

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

ЛЕСНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ И АТМОСФЕРНОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ

Под редакцией
В. А. Алексеева



Ленинград
„Наука“
Ленинградское отделение
1990

43
150

УДК 632.15 (253)

Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. – Л.: Наука, 1990. – 200 с.

Монография содержит сведения по воздействию наиболее распространенных в СССР антропогенных атмосферных загрязнителей – преимущественно окислов серы с различными примесями – на лесные фитоценозы и их почвы. Рассмотрены данные об источниках и резервуарах серы в биосфере, ее роль как элемента питания и загрязнителя, вопросы диагностики повреждений деревьев и древостоев загрязнителями, их влияние на лесные почвы и химический состав растений. Показано изменение морфоструктуры крон деревьев, рост, продуктивность, жизненное состояние деревьев и древостоев, их плодоношение и возобновление. Рассмотрено взаимодействие с загрязнителями мхов и эпифитных лишайников.

Для экологов, лесоведов, геоботаников, почвоведов, специалистов по охране окружающей среды. Библиогр. 580 назв. Ил. 44. Табл. 57.

Рецензенты:

Г. И. ГИРС, Е. А. МИРОСЛАВОВ

Л $\frac{1906000000-518}{042(02)-90}$ 533-90 (I полугодие)

© Коллектив авторов, 1990

ISBN 5-02-026549-7

ПРЕДИСЛОВИЕ

Авторы книги — в основном сотрудники лаборатории экологии растительных сообществ Ботанического института АН СССР. В течение 10 лет (1978—1987 гг.) они исследовали влияние различных загрязнителей — преимущественно окислов серы с разнообразными примесями — на лесные экосистемы, причем основными объектами были северотаежные хвойные леса, практически не изученные в этом отношении к началу работы над темой.

Комплексный подход к исследованиям позволил сотрудникам лаборатории получить достаточно разнообразную информацию по влиянию загрязнителей на состояние разных структурных частей фитоценозов и почвы этих же лесных экосистем. Недостаток собственных данных по физиологии и биохимии загрязненных растений предопределил привлечение к работе д-ра биологических наук С. А. Сергейчик, ведущего сотрудника Центрального республиканского ботанического сада АН БССР. Кроме того, авторы стремились к широкому привлечению литературного материала, что дало основу для более надежных обобщений и выводов. Весьма плодотворную роль в этом отношении сыграло участие нашего коллектива в разработке советско-американского проекта 02.03-21 „Взаимодействие между лесными экосистемами и загрязнителями”, а также творческие контакты с учеными Таллиннского ботанического сада АН ЭССР, Литовской сельскохозяйственной академии, Института эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР, Донецкого ботанического сада АН УССР и Центрального республиканского ботанического сада АН БССР. Мы благодарны сотрудникам Мурманского стационара Архангельского института леса и лесохимии Госкомлеса СССР и Лапландского государственного заповедника МСХ РСФСР за содействие в работе.

При изложении материалов использован монографический подход. К сожалению, ограниченный объем издания не позволил в полной мере воспользоваться накопленными к настоящему времени оригинальными сведениями по всей программе работ, в том числе по моделированию их результатов.

В. А. Алексеев, отв. редактор

ВВЕДЕНИЕ¹

В жизни человечества и планеты в целом леса играют важнейшую роль, являясь продуцентами органического вещества и кислорода, выполняя климатообразующую, водоохранную и противозрозионную функции. Огромна роль лесов как хранителей генофонда множества организмов, велико их рекреационное и эстетическое значение. Без преувеличения можно сказать, что здоровье леса — это здоровье человечества.

Среди многих опасностей, грозящих нормальному функционированию лесных экосистем, в последние десятилетия прибавилась новая — промышленное загрязнение.

К наиболее распространенным газообразным антропогенным загрязнителям относятся окислы серы, азота, озон, соединения углерода, фтора, хлора и некоторые другие. Помимо газов в атмосфере присутствуют твердые и жидкие аэрозоли самого различного происхождения: продукты неполного сгорания топлива, отходы плавильного производства черных и цветных металлов, выбросы цементных заводов, продукты трансформации первичных загрязнителей.

В наибольшей мере леса северного полушария испытывают на себе воздействие двуокиси серы (SO_2) и кислотных осадков, образованных преимущественно серной и азотной кислотами и имеющих pH ниже 5.6. К числу важных поллютантов антропогенного и природного происхождения относится также озон. Фтор, хлор и другие фитотоксиканты оказывают на леса меньшее влияние в силу их ограниченного распространения.

Загрязнители воздействуют на живой мир как биохимические агенты, нарушающие ультрамикроскопические структуры клеток, физиологические процессы и метаболизм растений, а через них — продукционные и ростовые реакции, продолжительность жизни, процессы размножения и возобновления. Благодаря генетическим особенностям, разному возрасту и исходному состоянию растений, различию условий их произрастания и напряженности факторов среды, а также неодинаковому составу, концентрации и продолжительности действия токсикантов их влияние на лесную биоту и функционирование экосистем существенно различно.

В отличие от многих природных стрессов, действующих в течение ограниченного периода времени — от минут и часов (пожары, заморозки) до нескольких лет (очаги размножения вредителей), проявление

¹ Автор В. А. Алексеев.

антропогенного загрязнения территорий обычно продолжается в течение многих десятилетий. Более того, усиление мощности и концентрации промышленных производств приводит к слиянию локальных полей загрязнения атмосферы и образованию устойчивого регионального загрязнения. При этом все большую роль приобретает косвенное воздействие поллютантов через трансформацию почвенного питания, нарушение взаимоотношений продуцентов и консументов и т. д. Существенно и то, что благодаря кумулятивным свойствам почвы продолжительность воздействия загрязнителей имеет не только количественное, но и (после некоторых пороговых воздействий) качественное значение, о чем свидетельствует появление „новой болезни ослабления лесов” в Европе и, как полагают (McLaughlin, 1985), в США. Что касается нашей страны, то надежная научная информация о состоянии ее лесов в связи загрязнением атмосферы отсутствует, поскольку до последнего времени государство не уделяло должного внимания проблеме и слабо субсидировало исследование. Имеющиеся разрозненные сведения касаются эффектов воздействия на леса локального загрязнения; влияние регионального изменения состояния атмосферы, существующего в ряде промышленных районов СССР, почти не изучено.

Собственные работы и исследования сотрудников возглавлявшейся мною лаборатории экологии растительных сообществ Ботанического института АН СССР инициированы заключением в 1978 г. советско-американского соглашения по проекту 02.03-21 „Взаимодействие между лесными экосистемами и загрязнителями”. Общая направленность работ лаборатории соответствовала комплексным задачам проекта (Алексеев, Дочинжер, 1981).

Учитывая, что основным загрязнителем в СССР и многих европейских странах является двуокись серы с различными примесями (и продукт ее трансформации — сульфаты), в качестве объектов исследования были избраны хвойные таежные леса вокруг комбинатов по выплавке цветных металлов (выбросы SO_2 с примесями никеля, меди и кобальта) и вокруг электростанций, работающих на ископаемом топливе (выбросы SO_2 , NO_x и щелочной золы). Позже к ним прибавилось изучение лесов, поврежденных выбросами предприятий по производству азотных удобрений. Кроме того, для разработки методических вопросов по диагностике повреждений листьев и жизненного состояния деревьев в европейской части СССР, Сибири, Средней Азии и на Дальнем Востоке были проведены рекогносцировочные обследования лесов вокруг некоторых химических комбинатов и заводов по выплавке стали и алюминия.

В данной монографии, построенной на оригинальных материалах комплексных исследований и с использованием литературных сведений, обсуждается широкий круг вопросов. Прежде всего рассмотрены данные об источниках и резервуарах серы в биосфере, в том числе вопросы поступления ее соединений в атмосферу, их перенос, трансформация и выведение из атмосферы. Далее показана двоякая роль серы в жизни растений: как необходимого элемента минерального питания и как агрессивного поллютанта, вызывающего их повреждение. Последнее имеет различный характер. В одних случаях воздействие ограничивается

незначительным повреждением ассимиляционных органов, в других — вызывает ослабление растений и даже их гибель. В связи с этим обращено внимание на вопросы полевой диагностики повреждения листьев и оценки жизненного состояния деревьев и древостоев. Центральное место в монографии занимает рассмотрение данных о воздействии загрязнителей на эдифицирующую синузию лесных фитоценозов — древостой и слагающие его особи. Среди них — изменения морфологической структуры крон деревьев, рост, продуктивность, жизненное состояние деревьев и древостоев, изменения в плодоношении и возобновлении древесных пород. Особый интерес представляют материалы о взаимодействии с загрязнителями мхов и эпифитного лишайникового покрова, почти не обсуждавшиеся в отечественной лесной литературе. Данные по корневым системам практически полностью опубликованы в статьях В. Т. Ярмишко (1982, 1984, 1985; Ярмишко, Чертов, 1986; Ярмишко, 1987) и в монографию не включены.

Большое внимание в работе уделено вопросам поглощения и трансформации атмосферных загрязнителей лесными почвами, оценке тенденций в изменении доступности для растений элементов минерального питания; эти вопросы чрезвычайно актуальны в связи с большой буферностью почв и длительностью сохранения в них некоторых поллютантов, препятствующих восстановлению коренной растительности. Приведены также данные по изменению химического состава растений в условно чистой атмосфере и под воздействием выбросов медно-никелевого комбината.

Одна из важнейших особенностей работ по изучению влияния загрязнения на леса — необходимость постоянного сопоставления получаемых сведений с материалами по не нарушенным поллютантами экосистемам, сопоставление с „нормой” явления. При этом часто оказывается, что само понятие „нормы” нуждается в уточнении, требуя таким образом предварительной проработки фундаментальных вопросов. К сожалению, сокращение запланированного объема книги не позволило сколько-нибудь подробно остановиться на материалах этого плана. По этой же причине в монографию не включен ряд других разделов, характеризующих изменение загрязнением лесных экосистем. Мы надеемся включить эти данные в готовящуюся монографию по динамике повреждения загрязнением таежных лесов.

Глава 1

РЕЗЕРВУАРЫ И ПОТОКИ СЕРЫ В БИОСФЕРЕ И ИХ ИЗМЕНЕНИЕ ПОД ВЛИЯНИЕМ ТЕХНОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ

РЕЗЕРВУАРЫ СЕРЫ В НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ¹

В первом приближении оценки резервуаров серы в почве и биомассе сделаны Дж. Френеом и Ч. Вильямсом (1983). Эти материалы свидетельствуют, что в фитомассе на нашей планете аккумулировано 600–760 Тг (млн.т) серы, в органическом веществе почв – $1.1 \cdot 10^4$ Тг, во всей почве – $2.6 \cdot 10^5$ Тг серы, а во внутреннем круговороте участвует 14 Тг серы в год. Однако эти данные не показывают, насколько изменились емкость и интенсивность биогеохимического круговорота серы в биосфере под влиянием антропогенных эмиссий.

Для решения этой задачи мы попытались сделать во втором приближении более дифференцированную оценку глобальных резервуаров серы в биосфере и их изменения в индустриальных районах Европы и Северной Америки. Данными послужили оценки фитомассы и почвенного органического вещества Н. И. Базилевич с сотр. (1982). Содержание серы в фитомассе мы оценивали по данным П. С. Коссовича (1913), Л. Е. Родина и Н. И. Базилевич (1965), Н. И. Казимирова с сотр. (1973, 1977, 1978), М. Ламберта и Дж. Тернера (Lambert, Turner, 1978) и собственным для таежной зоны СССР. Для расчета серы в органическом веществе почвы мы использовали данные Дж. Френея и Ч. Вильямса (1983) по отношению С : S в различных почвах.

В многочисленных работах по влиянию промышленного загрязнения на экосистемы установлено, что в растениях происходит увеличение количества серы (Dochinger, Seliga, 1976; Hutchinson, Navas, 1980; Drabljøs, Tollan, 1980; см. также главу 6 данной книги). При сильном загрязнении оно возрастает многократно, однако в региональном масштабе вряд ли следует ожидать увеличения серы в фитомассе более чем в 1.5 раза, и мы приняли эту величину для наших расчетов. В органическом веществе почв количество серы при региональном загрязнении увеличивается почти в 5 раз (см. главу 5), но эти данные, по-видимому, завышены, поскольку относятся не ко всему региону, а к его части. Поэтому мы приняли для расчетов более реальную величину – двухкратное возрастание.

В табл. 1 приведены данные по количеству серы и ее внутреннему круговороту, который мы оценивали по ее потреблению на прирост. Эти данные показывают, что самым мощным резервуаром серы в биосфере

¹ Автор О. Г. Чертов.

Резервуары серы в наземных экосистемах мира

Экосистемы	Площадь, 10 ⁶ км ²	Прирост, Тг · год ⁻¹		Органиче- ское веще- ство, Тг
		Фито- масса	Сера	
Арктические пустыни, тундра, лесотундра	10.09	3250	1.6	20890
Таежные леса	16.10	8330	1.7	293850
Широколиственные бореальные и субтропические леса	18.92	22100	17.7	762240
Ксерофитные редколесья	3.94	2510	1.0	14010
Лесостепи, степи, пампы, сухие степи	9.97	8260	12.4	16680
Суббореальные пустыни	3.99	1620	5.0	1030
Субтропические полупустыни и пустыни	9.92	2900	5.8	3950
Горные пустыни, субальпийские луга	4.40	3100	1.6	5680
Тропические леса, редколесья, саванны	47.26	76930	130.8	1395010
Тропические пустыни	10.87	3550	7.1	3040
Солончаки	0.56	220	4.4	160
Глобальные резервуары и потоки серы в наземных экосистемах			189.1	

служат тропические и широколиственные леса, далее – степные экосистемы и таежные леса. Глобальные оценки показывают, что 30% серы в биосфере заключено в фитомассе, а во внутренних циклах ежегодно участвует 18% серы от ее общего содержания в этих компонентах. Это указывает на высокую активность серы в биологическом круговороте. Полученные оценки значительно отличаются от величин, приведенных Дж. Френеом и Ч. Вильямсом. По нашим расчетам, количество серы в фитомассе почти в 5 раз выше, в органическом веществе почвы – заметно ниже, а интенсивность ее круговорота в экосистемах – более чем на порядок выше упомянутых оценок.

В табл. 2 приведены данные для индустриальных районов Европы и Северной Америки, в которых сосредоточено 12% серы живого вещества, 24% почвы и суммарно 20% серы биосферного резервуара. При указанных выше величинах возрастания серы в фитомассе и почве в результате регионального загрязнения на всей планете количество серы в фитомассе увеличится на 6%, в почве – на 24 и во всем наземном секторе биосферы – на 19%. Интенсивность круговорота серы в наземных экосистемах возрастет на 5%. Если оценить,

Фитомасса		Почва			Всего, Тг	
Сера		Органиче- ское веще- ство, Тг	Сера		Органиче- ское веще- ство	Сера
%	запас, Тг		%	запас, Тг		
0.05	10.4	49480	0.43	212.8	70370	223.2
0.02	58.8	137330	0.28	384.5	431180	443.3
0.08	609.8	452100	0.28	1265.9	1214340	1874.9
0.04	5.6	91120	0.28	255.1	105130	260.7
0.15	25.0	227000	0.56	1271.2	243680	1296.2
0.02–0.05	3.1	66500	0.56–0.80	449.7	67630	452.8
0.20	7.9	102900	0.56	576.2	106850	584.1
0.05	2.8	101760	0.28	284.9	107440	287.7
0.17	2371.5	639600	0.28	1790.9	2034610	4162.4
0.20	6.1	82450	0.56	461.1	85490	467.8
2.00	3.2	10590	1.00	105.9	10760	109.1
	3104.2			7058.8		10163.0

по данным А. Г. Рябошапко (1983), общее количество серы, поступившей в атмосферу в результате антропогенных эмиссий за 100 лет приблизительно в $5 \cdot 10^3$ Тг, то можно заключить, что около 30% этой серы может закрепиться в наземных экосистемах (без учета сорбции минеральной фазой почвы).

Таковы результаты более дифференцированной оценки резервуаров серы в биосфере и их изменения под влиянием деятельности человека. Безусловно, это также очень грубая оценка, поскольку данные по содержанию серы в фитомассе и почве еще приблизительны, а часть этих цифр относится к регионам, уже находящимся под воздействием промышленного загрязнения. Не учитываются также площади сельскохозяйственных земель. Вероятно, количество серы в фитомассе здесь завышено, так как вторичная растительность и посевы культурных растений имеют меньшую фитомассу, а вовлечение в круговорот и потребление на прирост, напротив, занижено, так как большинство сельскохозяйственных культур отличается заметно более высокой потребностью в сере. Не учтено здесь также и поступление серы с удобрениями, составляющее 26–29 Тг в год (Френей, Вильямс, 1983), смыв и выщелачивание из почвы.

Таблица 2

Резервуары серы в Европе и Северной Америке (над чертой – на „чистых” континентах,
под чертой – после индустриального загрязнения)

Экосистемы	Площадь, 10^6 км^2	Сера в приросте, $\text{Tг} \cdot \text{год}^{-1}$	Сера, Tг		
			Фитомасса	Органическое вещество почвы	Всего
Таежные леса	8.0	<u>0.8</u>	<u>29.2</u>	<u>191.1</u>	<u>220.3</u>
		1.2	43.8	382.2	426.0
Широколиственные бореальные и субтропические леса	10.5	<u>9.8</u>	<u>338.4</u>	<u>702.5</u>	<u>1040.9</u>
		14.7	507.6	1405.0	1912.6
Лесостепи, степи, прерии, су- хие степи	5.5	<u>6.8</u>	<u>13.8</u>	<u>701.3</u>	<u>715.1</u>
		10.2	20.7	1402.6	1423.3
Суббореальные пустыни	1.0	<u>1.2</u>	<u>0.8</u>	<u>109.8</u>	<u>110.6</u>
		1.8	1.2	219.6	220.8
Увеличение резервуаров и по- токов серы при загрязнении, $\text{Tг}/\%$ от глобального		9.3/4.9	191.1/6.2	1704.7/24.2	1895.8/18.6

Поступление серы в атмосферу

Природные процессы. Интенсивное накопление в последние годы данных о потоках, содержании и превращениях соединений серы в атмосфере, педосфере и гидросфере Земли существенно изменило представление о круговороте серы в биосфере. Растет и понимание того, что изображавшиеся циклом процессы превращения серы „представляют лишь сверхупрощенный взгляд на вопрос, так как в действительности существует не цикл, а переплетенная сеть взаимосвязанных реакций” (Френин, Вильямс, 1983, с. 124).

В потоке биогенной серы, образующемся при разложении органического вещества и редукции сульфатов микроорганизмами, идентифицированы помимо сероводорода (H_2S) — газа классического цикла, такие вещества, как диметилсульфид $(CH_3)_2S$, карбонилсульфид (COS), сероуглерод (CS_2), диметилдисульфит (CH_3SSCH_3) , метилмеркаптан (CH_3SH) и некоторые другие летучие газы (Bremner, Steele, 1978; Adams et al., 1980, и др.).

Обширные и разнообразные группы анаэробных и аэробных микроорганизмов и грибов разлагают органические соединения до сероводорода (Alexander, 1974; Гриненко, Иванов, 1983). Образующийся газ отчасти поступает в атмосферу, но в большей мере под действием других микроорганизмов претерпевает дальнейшие превращения, окисляясь до металлических сульфидов, обычно до сульфида железа (Kittrick, 1976; Ayotade, 1977, цит. по: Smith, 1981).

Образование диметилсульфида связывают преимущественно с бактериальным разложением растительных остатков, содержащих метионин и диметилбетапропиотетин, образование сероуглерода — с разложением серосодержащих аминокислот цистеина и цистина, карбонилсульфида — с деятельностью серобактерий, использующих находящиеся в растительных остатках тиоционат и изотиоционат (Banwart, Bremner, 1976; Bremner, Steele, 1978).

Основным источником биогенной эмиссии серы служит почва. Непосредственные измерения обнаруживают огромную вариабельность интенсивности потоков, вызванную количеством разлагающегося органического вещества, разнообразием и возможностями проявления деятельности деструкторов. Например, при обширном, охватывающем 38.5 млн. км², региональном исследовании биогенного выделения серы из различных почв северо-запада США были обнаружены колебания потоков общей серы от 0.001 до 1940 г/м² в год (Adams et al., 1980). В среднем для этой территории эмиссия серы из почвы составила 0.02 г/м² в год. Интересны состав и соотношение выделяющихся соединений серы (табл. 3).

Представленные данные свидетельствуют, что поступление в атмосферу серы с единицы площади культурных земель, в частности пашен,

¹ Автор В. А. Алексеев.

Т а б л и ц а 3

Биогенный поток соединений серы из некоторых почв США
(по: Adams et al., 1980)

Участки	Поток соединений серы, г S • м ⁻² • год ⁻¹						общая сера
	H ₂ S	COS	(CH ₃) ₂ S	CS ₂	(CH ₃) ₂ S ₂	прочие	
Культурная пашня	0.168	0.027	0.005	0.127	0.004	0.006	0.337
	0.164	0.019	0.008	0.171	0.001	0.006	0.369
Приливо-отливный марш	0.010	0.006	0.042	0.013	0.0004	—	0.0714
Застойное болото	0.166	0.005	0.004	0.006	—	0.006	0.187
Редко заливаемый марш	0.010	0.020	0.910	0.125	0.006	—	1.071

может быть выше, чем с некоторых заболоченных площадей. Другое важное положение, отмеченное и в более ранней работе Бремнера и Стила (Bremner, Steele, 1978), — некоторые типы почв продуцируют больше углеродных соединений серы, чем сероводорода.

Оценки глобального поступления в атмосферу природных соединений серы весьма разноречивы (табл. 4). Существенному изменению подверглись в последние годы представления об абиотических потоках серы. Наибольшая переоценка касается значений эмиссии океанического сульфата, поступающего в атмосферу вместе с морскими брызгами: их полагают теперь равными 140–220 млн. т (Janssen-Schmidt et al., 1981; Рябошапко, 1983; Möller, 1984) вместо 44, принимавшихся ранее по методике расчетов Э. Эриксона (Eriksson, 1963). Следует заметить, что до 90% морских сульфатов вновь возвращаются в океан (Johansson et al., 1974). Почти на порядок выше оценен объем SO₂, выделяющийся в атмосферу в результате извержения вулканов и их фумарольной деятельности (Леин и др., 1983; Cadle, 1980, цит. по: Acidic..., 1987). Некоторые авторы принимают во внимание также и серу золотого происхождения, причем помимо 8 млн. т, указанных в табл. 4, А. Г. Рябошапко (1983) учитывает поступления в атмосферу 12 млн. т серы с крупными пылевыми частицами, что имеет значение для аридных районов.

По-прежнему недостаточна и неопределенна в количественном отношении информация о биогенном выделении восстановленных соединений серы. Сероводород, которому до 10–20 лет назад отводили монополярную роль в биогенном выделении, в сводках 80-х годов находит отражение лишь вместе с другими короткоживущими соединениями — диметилсульфидом и др., причем их глобальные соотношения неясны. Эмиссия (CH₃)₂S из наземных экосистем оценивается в 2–5.5 млн. т серы в год (Granat et al., 1976), из океана — от 2–5.5 (Hitchcock, 1975) до 27–72 млн. т (Nguyen et al., 1983).

Таблица 4

Поступление природных соединений серы в атмосферу, млн. т в год (по данным разных авторов)

Поток	Eriksson, 1963	Robinson, Robbins, 1972	Kellog, 1972	Friend, 1973	Granat et al., 1976	Janssen- Schmidt et al., 1981	Рябошапко, 1983	Основные формы серы
Вулканические газы	—	—	1	2	3	20–30	28	SO ₂ , иногда H ₂ S
Эоловая эмиссия	—	—	—	—	—	—	8*	SO ₄ ²⁻
Эмиссия морских солей	45	44	44	44	44	140–220	140	SO ₄ ²⁻
Биогенные газы:								
суши	110	68	71	58	5	1–13	17**	H ₂ S; (CH ₃) ₂ S ₂ ; COS; (CH ₃) ₂ S ₂ ; CS ₂
Мирового океана	170	30	18	48	27	2–27	23**	(CH ₃) ₂ S; H ₂ S; COS; (CH ₃) ₂ S ₂ ; CS ₂
Всего	325	142	134	108	79	163–290	216	

* Без учета крупных частиц.

** В том числе 1 млн т серы в карбонилсульфиде и сероуглероде суши и 3 млн т — океана.

Таблица 5

Антропогенная эмиссия серы за 1978 г. и расчет по модели ЕМЕР ее выпадения в период с октября 1978 по сентябрь 1980 г.
(Umwelt, BMI, 1982, цит. по: Acidic precipitation, 1987)

Страна	Площадь, тыс. км ²	Эмиссия серы			Выпадение серы			
		общая, тыс. т/год	на единицу площади, г/м ² ·год	общее, тыс. т/год	на единицу площади, г/(м ² ·год)	за счет собствен- ных источников выбросов, %	за счет поступле- ния с других территорий, %	мокрые фоновые, %
Албания	28.7	50	1.7	80.4	2.8	15	67	18
Бельгия	30.5	404	13.3	193.2	6.4	41	53	6
Болгария	110.9	500	4.5	415.2	3.7	45	47	8
ГДР	108.2	2000	18.5	933.6	8.6	65	32	3
ФРГ	249.6	1815	7.3	1389.6	5.5	48	45	7
Дания	43.1	228	5.3	130.8	3.0	36	54	10
Финляндия	337.1	270	0.8	351.6	1.1	26	55	19
Франция	554.0	1800	3.3	1454.4	2.6	52	34	14
Греция	132.0	352	2.7	279.6	2.2	37	51	12
Великобритания	224.0	2560	10.5	1016.4	4.2	79	12	9
Ирландия	68.9	87	1.3	78.0	1.1	28	32	40
Исландия	60.7	6	0.1	28.8	0.5	0	25	75
Италия	301.2	2200	7.3	1358.4	4.5	70	22	8
Югославия	255.8	1475	5.8	1311.6	5.2	51	41	8

Люксембург	2.6	24	9.2	13.2	5.0	27	73	0
Нидерланды	41.0	240	5.9	207.6	5.0	23	71	6
Норвегия	323.9	75	0.2	306.0	1.0	8	63	29
Австрия	83.9	215	2.6	409.2	4.9	15	76	9
Польша	312.7	2150	6.9	1596.0	5.1	42	52	6
Португалия	76.7	84	1.1	87.6	1.2	27	33	40
Румыния	237.5	1000*	4.2	956.4	4.1	36	56	8
Испания	500.0	1000*	2.0	699.6	1.4	63	18	19
Швеция	450.0	275	0.6	566.4	1.2	18	58	24
Швейцария	41.3	58	1.4	169.2	4.1	10	78	12
Чехословакия	127.9	1500	11.7	1561.2	12.2	37	56	7
Турция	460.8	500*	1.1	499.2	1.1	42	39	19
СССР**	3363.4	8100	2.4	8281.2	2.5	53	32	15
Венгрия	93.0	750	8.1	560.4	6.0	42	54	4

* Расчетные данные.

** В границах части европейской территории, охваченной проектом ЕМЕР (European Monitoring and Evaluation Program).

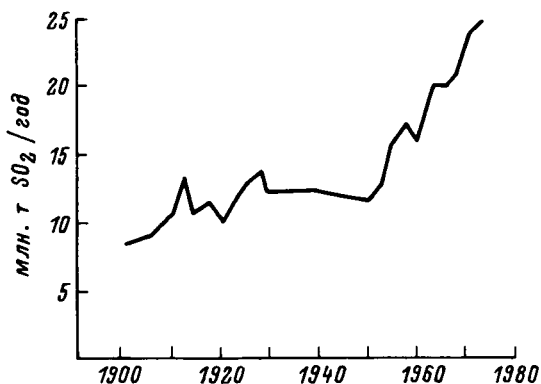


Рис. 1. Изменение антропогенных выбросов серы в Европе по годам (данные OECD, 1977, цит. по: Acidification..., 1982).

По оси ординат – количество выбросов серы, млн. т/год.

Поступление в атмосферу серы долгоживущих соединений (COS и CS_2) определяется в 3.5–4 млн. т в год (Рабошапко, 1983; Khalil, Rasmussen, 1984), из которых 2 млн. т отводят на долю сероуглерода и 1.4 млн. т – на долю карбонилсульфида (Khalil, Rasmussen, 1984).

Завершая краткий литературный обзор природных источников и процессов поступления различных соединений серы в атмосферу, следует подчеркнуть два обстоятельства: 1) изменение бытующих в настоящее время представлений о классическом цикле серы и 2) современные расчеты содержат из-за недостатка информации большую долю неопределенности, что заставляет ожидать их дальнейшего уточнения.

Антропогенная эмиссия. Гораздо большую точность имеют оценки антропогенной эмиссии серы, неуклонно возрастающей в течение последнего столетия (рис. 1). По состоянию на 1980 г. общий поток промышленных выбросов серы в атмосферу оценивается в 113 ± 19 млн. т в год (Рябошапко, 1983). В странах Европы они составляют более 20 млн. т в год (табл. 5), в СССР – 13.6 (Бродский, 1977; Соломатина, 1977).

Основными источниками загрязнения атмосферы в таких промышленно развитых странах, как США, СССР, ФРГ и Великобритания, являются топливная энергетика (55%), металлургическая промышленность (25%), очистка и переработка нефти и угля (10%), химическая, целлюлозно-бумажная промышленность, транспорт и другие виды хозяйственной деятельности (10%).

Основной вклад в антропогенную эмиссию серы вносят топливные электростанции. Наиболее „чистым” в этом отношении топливом является природный газ. В нефти среднее содержание серы колеблется от 0.1–0.2 до 1.6% (Acidification..., 1982), иногда до 2.8% (Stamm et al., 1984). Очень широко варьирует содержание серы в углях, различаясь не только от бассейна к бассейну, но и в их пределах (табл. 6).

При горении топлива органическая и пиритная (сульфидная) сера углей, составляющая примерно 95% общей серы (Kellog et al., 1972),

Таблица 6

Содержание общей серы (%) и зольности (%) углей разных бассейнов
(по: Угли СССР: Справочник, 1975)

Бассейн	Общая сера	Зольность	Бассейн	Общая сера	Зольность
Донецкий	3.1	20.7	Канско-Ачинский	0.5–0.6	9–11
Печорский	0.7–3.0	17–28	Ленский и Тунгусский	0.3–0.5	7–28
Кизеловский	5.2	29.5	Карагандинский	0.7	24.7
Челябинский	1.1	33	Экибастузский	0.8	24–46
Кузнецкий	0.4	13	Подмосковный (бурый уголь)	4.2	32

переходит в газообразную форму, преимущественно в двуокись серы, и поступают в атмосферу. Помимо SO_2 дымовые газы включают примерно 4% трехоксида серы. Сульфатная форма серы, присутствующая в составе углей и составляющая 5% от общей серы, остается в золе. Зольность углей, как показывают данные табл. 6, весьма велика: в некоторых углях она достигает почти половины массы этого топлива.

Учитывая тенденции развития мировой энергетики и расширения использования угля для ее нужд, различные исследователи прогнозируют существенное увеличение антропогенной эмиссии серы в ближайшие десятилетия (Иванов, 1981, и др.).

Другим важнейшим источником двуокиси серы являются используемые в металлургическом процессе руды черных и цветных металлов, содержащие до 30–45% сульфидной (пиритной) серы. При отсутствии или недостаточной очистке дымовых газов эмиссия двуокиси серы при выплавке сернистых руд более концентрирована, нежели при простом сжигании топлива, а наиболее мощные источники выбросов такого типа (Садбери, Канада; Норильск, СССР) выпускают в атмосферу ежегодно до 4000–6000 т SO_2 .

Антропогенные выбросы серы примерно в 1.5 раза превышают континентальную часть природной эмиссии соединений серы, причем распределены они по земному шару крайне неравномерно: 94% их общего количества приходится на северное полушарие (Cullis, Hirschler, 1980), где сконцентрирована основная доля мировой промышленности.

Огромный экономический ущерб от влияния загрязнителей на биоту (включая человека), понимание возможностей экологической катастрофы для планеты и некоторые признаки ее приближения – упомянем лишь массовое повреждение лесов во многих странах Европы – приводят к постепенному изменению политики промышленно развитых стран в отношении загрязняющих атмосферу производств. Можно надеяться, что пессимистические прогнозы, делавшиеся в 70-е годы относительно дальнейшего роста сернистого загрязнения, не оправдаются. Некоторые предпосылки к лучшему есть уже в настоящее время. Так, в Великобритании к 1982 г. содержание двуокиси серы в воздухе сократилось на 60% по сравнению с 1961 г., а твердых частиц – на 80% (Elsom, 1982). Выбросы SO_2 в Канаде снизились за 1973–1984 гг. с 6.6 до 3.8 млн. т

(Martin, Brydges, 1986). В США с 1976 по 1985 г. удалось уменьшить выбросы SO_2 на 42% (в том числе на 5% за 1985 г.), NO_2 — на 11%, CO — на 36% (EPA's new trends..., 1987). В Швеции в ближайшие годы планируется снижение промышленных эмиссий серы на 65% и окислов азота — на 35% (Sydow, 1987). Предпринимаются определенные усилия и по уменьшению промышленных выбросов в СССР.

Перенос, трансформация и выведение соединений серы из атмосферы

Распространение природных и антропогенных соединений серы в значительной мере определяется временем их химических превращений и выпадением на подстилающую поверхность. Наибольший путь — сотни тысяч километров — проделывает с массами атмосферы карбонилсульфид, тысячами километров исчисляется перенос сероуглерода. Другие органические соединения серы, продолжительность существования которых ограничивается часами или 1–2 сут, теоретически могут распространяться на сотни километров (табл. 7), однако полная реализация такой возможности весьма проблематична, поскольку их выделение связано с самыми нижними приземными (приводными) слоями воздуха, имеющими, с одной стороны, некоторые ограничения активного перемещения, а с другой — заключающими в себе большие возможности для выведения серы из атмосферы.

Знание дальности переноса, химических превращений и выпадения двуокиси серы антропогенного происхождения крайне важны для понимания всего комплекса вопросов загрязнения территорий и влияния на биоту. Рассмотрим их несколько подробнее.

Перенос антропогенной серы. Из труб промышленных предприятий и тепловых электростанций двуокись серы и сопутствующие загрязнители попадают в нижние слои атмосферы и рассеиваются, разбавляясь потоками воздуха. Временное и пространственное распространение содержимого дымового факела зависит от многих причин, но прежде всего от метеорологической обстановки во время эмиссии и высоты труб источников загрязнения.

Из метеорологических факторов наиболее важны температурная стратификация атмосферы, определяющая вертикальное распространение загрязнителей, направление и скорость ветра, обуславливающие их горизонтальный перенос. Дисперсия факела на расстоянии до 20 км от источника загрязнения моделируется распределением Гаусса (Берлянд, 1975; Turner, 1979; Робинсон, 1988, и др.), и концентрации двуокиси серы могут быть определены расчетным путем. Как правило, максимум SO_2 достигается у поверхности земли на расстоянии, равном 5–20-кратной высоте трубы. Эта закономерность нарушается в штилевую погоду, при наземных инверсиях и сверхадиабатических условиях атмосферы (Wippermann, 1981).

Чтобы уменьшить повреждение живой природы и снизить темпы коррозии металлических конструкций, в 60-х годах нашего столетия начали

Таблица 7

Состав, продолжительность существования и перенос соединений природной и антропогенной серы в топосфере (по: Рябошапко, 1983; Khalil, Rasmussen, 1984)

Показатели	Длительноживущие восстановленные соединения		Короткоживущие восстановленные соединения (H ₂ S, CH ₃ SCH ₃ , CH ₃ SSCH ₃ и др.)	SO ₂	SO ₃	SO ₄ ²⁻
	CS ₂	COS				
Природная эмиссия, млн.т S в год	1.62	1.06	36	28	—	160
в том числе континентальная часть	1.02	0.44	16	14	—	28
Антропогенная эмиссия, млн.т S в год	0.37	0.34	3	98	3	9
Время трансформации соединений серы или выпадения их из тропосферы	13 сут	2–2.5 года	1 сут	3 сут (1–32)	0.1	1–8 сут
Расстояние переноса в атмосфере, тыс. км (при V = 20 км/ч)	6.2	≥ 350	0.5	1.5 (0.7–6)		0.5–4

строить высокие и сверхвысокие трубы — до 200–300 м и более. Это позволило выбрасывать продукты сгорания топлива и отходы выплавки металлов на большую высоту и рассеивать их на далеких и обширных площадях. Вместе с тем, уменьшая загрязнение территории, непосредственно примыкающей к промышленным объектам, этот метод создал новые проблемы, поскольку загрязнители не исчезают, а действуют, хотя и в меньших концентрациях и в иной форме, на площадях, удаленных от места выброса на 1–2 тыс. км и более (Nordf, 1976; Robinson et al., 1978; Оттар и др., 1988). Загрязнение из локального превратилось в региональное и постепенно становится глобальным.

Широкое распространение трансграничного переноса (табл. 5) делает малоэффективными усилия той или иной отдельной страны улучшить ситуацию в пределах своих национальных границ. Многие государства Европы, например, получают за счет других стран более половины общего количества сернистых загрязнителей (табл. 5). Совершенно очевидно, что только объединенные усилия всех стран по выполнению Конвенции о трансграничном переносе могут значительно изменить существующие ныне тенденции.

Трансформация двуокиси серы. Одновременно с началом переноса в рассеивающемся факеле промышленных выбросов происходят химические реакции, направленные в сторону окисления двуокиси серы до сульфатов, и начинаются процессы выведения загрязнителей из атмосферы. Окисление SO₂ происходит двумя путями: 1) посредством

гомогенных реакций в газовой фазе с образующимися фотохимическим путем сильными окислителями (ОН, NO₂, O₃ и др.), главным образом с гидроксидом (Davis et al., 1979); 2) гетерогенно, с предварительной абсорбцией в каплях облаков, тумана, дождя и дальнейшим жидкостным окислением. В условиях сильного загрязнения твердыми частицами (летучая зола, сажа и т. д.) возможны реакции окисления после адсорбции SO₂ на поверхности этих частиц (Klockow, Schwela, 1987).

При газофазных реакциях окисление SO₂ происходит преимущественно на свету и зависит от наличия и состава радикалов-окислителей. По расчетам (Eggleton, Cox, 1978), скорость окисления может достигать летом в загрязненной атмосфере городов 5% в час, в чистой — примерно 1% в час (Altshuller, 1978). Зимой она очень низка (Altshuller, 1978; Barrie, Hoff, 1984). Продуктом фотоокисления SO₂ является серная кислота, которая нейтрализуется в течение двух суток, образуя аэрозоли сульфатов (Израэль с сотр., 1983).

Гетерогенное окисление осуществляется после диффузии сернистого ангидрида в аэрозольные и дождевые капли воды. Оно происходит либо каталитически, с помощью ионов металлов, загрязняющих атмосферу (например, Mn и Fe), либо с теми же сильными окислителями, что и при газофазном процессе. Второй путь, с преимущественным участием гидроксила, является основным (Davis et al., 1979). Растворение и некаталитическое окисление SO₂ в каплях для большинства случаев невелико, поскольку оно интенсивно идет лишь в щелочных условиях и практически прекращается при pH воды ниже 5 (Оттар и др., 1988). По оценкам советских авторов (Израэль с сотр., 1983), для европейского региона время существования SO₂ при жидкофазном окислении равно 140 ч.

Продуктом гетерогенного жидкостного окисления являются сульфаты. Продуктом гетерогенного окисления SO₂ на твердых аэрозолях является серная кислота, в течение 2–4 ч трансформируемая в сульфаты (Klockow, Schwela, 1987).

Непосредственное измерение скорости окисления двуокиси серы в факелах топливных электростанций и заводов по выплавке никеля и меди, проводившееся с помощью лётных средств и шаров-пилотов, показало, что реакции окисления, как и следовало ожидать, светозависимы (днем они в 3–5 раз интенсивнее, чем ночью) и что скорость существенно падает с расстоянием от источника загрязнения (Newman et al., 1975; Lusia, Wiebe, 1976, и др.). Основываясь на литературных данных и результатах собственных исследований, Л. Ньюмен (Newman, 1980) пришел к выводу, что средняя скорость окисления SO₂ в факелах промышленных и топливных выбросов не превышает 1%, т. е. продолжительность существования в атмосфере двуокиси серы достигает 100 ч. Многие исследователи все же полагают, что вступающая в реакции окисления двуокись серы переходит в сульфаты в более короткий срок, равный примерно 1 сут (см.: Klockow, Schwela, 1987).

Сульфаты являются конечным продуктом окисления двуокиси серы; появление их аэрозолей в загрязненном воздухе означает возникновение вторичного загрязнителя с продолжительностью существования

3–5 дней (Beilke, 1980) и дальностью переноса 1.5–2.5 тыс. км и более (табл. 7).

Выведение соединений серы из атмосферы. Существуют два пути выведения загрязнителей из атмосферы: сухой и мокрый, с осадками. Молекулы двуокиси серы удаляются преимущественно посредством сухого выпадения, сульфаты – в основном с осадками. Расчеты показывают, что в Европе 50% антропогенной серы выводится из атмосферы сухим осаждением, 30% – мокрым, 20% переносится в другие регионы и там также выпадает вместе с осадками (Оттар и др., 1988).

Сухое выпадение. Термин „выпадение”¹ (как синоним в литературе используется также термин „осаждение”) весьма условен в применении к молекулам газа и мелким частицам аэрозолей, не подчиняющимся законам гравитации; он означает, что молекулы и частицы загрязнителей, сталкиваясь в результате турбулентной или молекулярной диффузии с какими-либо телами (каплями или поверхностью воды, элементами растительности, почвой и т. д.), перехватываются ими и выводятся из атмосферы. В дальнейшем молекулы двуокиси серы, аэрозоли сульфатов (или какие-либо другие частицы) вступают в физическое или химическое взаимодействие с сорбентами. Сущность взаимодействия двуокиси серы с подстилающей поверхностью многообразна. Это может быть сорбция без разрушения (снег), растворение вслед за поглощением (вода), биологическое поглощение автотрофами (растительный мир), адгезия на частицах почвы с дальнейшими многообразными путями трансформации.

Скорость сухого выпадения (V_d) выражают формулой (Butcher, Carlson, 1972):

$$V_d = \frac{D}{C},$$

где D – поток загрязнителя к подстилающей поверхности, C – концентрация загрязнителя непосредственно над поверхностью.

Скорость выпадения характеризует быстроту полного очищения от поллютанта столба воздуха над единицей поверхности; она выражается в сантиметрах в секунду. Для различных типов растительности средняя скорость выведения двуокиси серы из атмосферы находится в пределах 0.2–2.8 см/с (Fowler, 1980); она зависит от скорости ветра, влажности поверхности, высоты и структуры полога растительных сообществ, а также открытости устьиц. В сосновом лесу скорость выпадения SO_2 варьировала от 0.05 до 1.0 см/с (Fowler, Cape, 1983). Днем, при скорости выпадения 0.5 см/с и сухой поверхности хвои, основное поглощение серы шло через устьица и лишь 20% поллютанта сорбировалось на поверхности коры, кутикуле хвои и напочвенном покрове. В ночные часы очищение атмосферы происходило медленнее, со скоростью до 0.1 см/с; в этот период, по данным цитируемых авторов, роль устьичного поглощения была сведена к нулю, а удельное значение других поверхностей возрастало.

¹ Русский аналог английского термина deposition.

Данные по значению снегового покрова в выведении SO_2 из загрязненного воздуха разноречивы: они колеблются от 0.01–0.1 (Garland, 1980; Fowler, 1980) до 0.4 см/с (Chamberlain, 1980). Сухой снег сорбирует двуокись серы медленнее, со средней скоростью около 0.1 см/с (Granat, Johansson, 1983), влажный – более быстро, приближаясь в этом отношении к водным поверхностям (Aalst, Bergsma, 1981). Существенное снижение скорости поглощения двуокиси серы тающим снегом может происходить из-за приснежных инверсий температуры (Fowler, 1980).

Водные поверхности поглощают SO_2 со скоростью 0.2–1.5 см/с (среднее значение 0.7 см/с), причем с увеличением волнения поглощение увеличивается (Georgii, Perseke, 1980).

Суммируя литературные данные, А. Чемберлейн (Chamberlain, 1980) пришел к заключению, что большинство поверхностей, включая растительность, почву, воду и снег, обладают способностью очищать атмосферу от двуокиси серы со скоростью 0.4–0.8 см/с. Исключения составляют шероховатые влажные щелочные почвы и смоченные осадками или покрытые снегом леса, для которых характерны в 2 раза более высокие скорости сухого осаждения поллютанта. Территории с мертвыми растениями и сухие, не покрытые растительностью аридные почвы, напротив, отличаются на порядок более низкими величинами сухого выпадения двуокиси серы.

Аэрозоли сульфатов слабо вовлекаются в процессы сухого выпадения. Объясняется это тем, что, с одной стороны, пренебрежимо мала скорость гравитационного осаждения этих частиц с размерами 0.1–1.0 нм (Davies, 1966); с другой стороны, они слишком крупны для эффективного выведения из атмосферы с помощью броуновского движения, являющегося наиболее важным механизмом сухого выпадения молекул SO_2 (Davies, 1966; Garland, 1978). Полагают все же, что средняя скорость сухого осаждения сульфатов составляет 0.2 см/с; это в 4 раза ниже принимаемой для региональных расчетов скорости сухого выпадения двуокиси серы (см., например, Оттар и др., 1988).

Заключая, следует отметить, что основными поглотителями соединений серы при сухом выпадении являются леса и водные поверхности.

Мокрое выпадение. Примерно половина находящихся в атмосфере соединений серы выпадает с осадками в виде дождя, снега, туманов и изморози.

Процессы внутриоблачного и подоблачного вымывания серы чрезвычайно сложны и еще недостаточно изучены. По оценкам Д. Фаулера (Fowler, 1980), до 80% находящихся в осадках соединений серы и азота вовлекается в них через процесс образования облачных капель; значительно меньшую роль играют другие пути, в том числе столкновение и захват загрязнителей гидрометеорами. Однако при „морозящем” дожде с мелкими каплями значение такого типа адсорбции возрастает.

Выведение антропогенной серы с осадками затрагивает преимущественно сульфаты, поскольку они, в силу своей гигроскопичности, служат ядрами конденсации при образовании облачных капель (Charlson et al., 1978). Параметризация и модели поведения SO_2 и SO_4^{2-} в процессах

внутриоблачного и подоблачного вымывания рассматривались в ряде работ (Scott, 1978, 1982; Hales, 1982, и др.). В модели Скотта (Scott, 1982) участие сульфатов в зимних условиях образования осадков колеблется между 41–70%, в летних – от 55 до 70%. Участие двуокиси серы значительно меньше.

Непосредственные измерения состава и количества соединений серы в осадках показывают, что доля растворенной в дождевых каплях двуокиси серы обычно не превышает 10% ее общего количества в связи с низкой растворимостью этого газа при рН меньше 5.0 (Оттар и др., 1988). Содержание сульфатов в осадках достаточно хорошо коррелирует с их содержанием в воздухе.

Концентрация соединений серы в атмосфере

Пространственная и временная неравномерность поступления в атмосферу (во всех случаях рассматривается тропосфера) тех или иных соединений серы, их резко различное первоначальное содержание в единице объема воздуха, разные условия переноса и различная продолжительность существования обуславливают неодинаковые поля концентраций соединений серы в воздушной оболочке Земли.

Наиболее равномерно распределен в пределах тропосферы выделяющийся в небольших количествах и имеющий наибольшую продолжительность жизни карбонилсульфид (табл. 8): его содержание составляет 500 ± 50 pptv/m³ (1.385 ± 0.138 мкг/м³) или, в пересчете на серу, 0.72 ± 0.07 мкг S/м³ (Bandy, Maroulis, 1980).

Менее равномерно распределен сероуглерод: его концентрация, по данным тех же авторов, в загрязненном воздухе промышленных регионов в несколько раз превышает наблюдаемую в районах с чистой атмосферой (0.5–0.7 и 0.12–0.14 мкг/м³ соответственно).

Таблица 8

Концентрация соединений серы и азота в атмосфере
(в скобках даны диапазоны флуктуаций), мкг/м³
(по: Израэль и др., 1983)

Соединения	Зона		
	урбанизированная	индустриально-региональная	геохимически чистая
SO ₂	40 (5–200)	10 (1–50)	0.5 (0.1–3)
H ₂ S	3 (0.5–10)	0.5 (0.2–3)	0.3 (0.1–1.0)
SO ₄ ²⁻ (частицы)	12 (3–25)	10 (1–20)	2.0 (0.5–5)
NO	8 (1–30)	1.5 (0.3–5)	0.2 (0.1–0.5)
NO ₂	20 (3–100)	4 (1.0–15)	0.5 (0.2–1.5)
HNO ₃ (газ)	3 (0.5–15)	1.5 (0.1–6)	0.2 (0.03–2)
NO ₃ ⁻ (частицы)	3 (0.5–15)	2.0 (0.3–8)	0.4 (0.05–4)

Наибольшую вариабельность в связи с огромными промышленными выбросами обнаруживает двуокись серы — даже средние величины концентраций этого газа, не отражающие локальных условий вокруг промышленных предприятий-загрязнителей, различаются в различных местах Земли в сотни раз (табл. 8). В крупных городах содержание в воздухе SO_2 в 100–1000 раз, а вокруг металлургических комбинатов — в сотни тысяч раз превышает концентрацию этого загрязнителя в составе чистой атмосферы.

Фоновое содержание серы в нижней атмосфере Европы составляет 1.25 мкг/м^3 для двуокиси серы и 0.8 мкг/м^3 для сульфатов (Szepesi, Fekete, 1987).

Концентрация сульфатов, являющихся как первичными природными аэрозолями, так и конечными продуктами других соединений серы, преимущественно SO_2 , в значительной мере определяется антропогенными источниками серы: в районах с чистой континентальной и океанической атмосферой они составляют $0.5\text{--}0.6 \text{ мкг S/м}^3$, в атмосфере промышленных регионов — на порядок превышают это значение (табл. 8).

Глава 2

СЕРА КАК ЭЛЕМЕНТ ПИТАНИЯ И ЗАГРЯЗНИТЕЛЬ¹

РОЛЬ СЕРЫ В ЖИЗНИ РАСТЕНИЙ

Сера является незаменимым элементом растительных клеток. Среднее содержание серы в растениях — $0.05\text{--}0.9\%$ сухой массы (Илькун, 1971; Кулагин, 1974а). Минимальное количество серы содержится в злаках, максимальное — в бобовых и крестоцветных растениях. Из органов растений больше всего серы — в листьях. Хлоропласты содержат 70% всей серы белков листа (Алешин, Пономарев, 1979).

Сера присутствует в растениях в минеральной и органической формах. Содержание органической серы колеблется от 0.06% в хвое до 0.7% в листьях некоторых крестоцветных (Гудериан, 1979). Не связанная в органических соединениях сера находится в растениях преимущественно в форме сульфата и в зависимости от поглощения из почвы и воздуха ее количество может значительно превышать концентрацию органической серы. Поэтому общее содержание серы в растениях подвержено более сильным колебаниям, чем содержание нейтральной серы. В отдельных случаях количество сульфатов может в $5\text{--}10$ раз превышать содержание органической серы до момента появления повреждений (Guderian, 1970). Содержание органической серы в процессе онтогенеза увеличивается мало (Thomas et al., 1944) или уменьшается в связи с распадом белков (Алешин, Пономарев, 1979). Нейтральная сера органических соединений входит в состав сульфгидрильных, дисульфидных, сульфогрупп и гетероциклических ядер.

¹ Автор С. А. Сергейчик.

Сера поглощается растениями главным образом в виде сульфатов через корни. В современных исследованиях наряду с признанием определенной доли медленного, пассивного движения сульфата через плазмалемму большое внимание уделяется специфическим механизмам переноса, из которых наиболее изучена облегченная диффузия. Облегченный перенос сульфата предполагает образование специфического комплекса SO_4^{2-} с особым переносчиком пермеазой, вмонтированным в мембрану или находящимся на ее поверхности (Pardee et al., 1966; Epstein, 1973). Можно предположить также существование высокоспецифичных транспортных систем, переносящих сульфат через мембрану (тонопласт) против градиента его концентрации (Шевякова, 1979).

Установлено, что перенос сульфата через мембрану зависит от энергообеспечения клетки, pH (оптимум 6.5), температуры (оптимум 37 °C), ионной силы (максимальная адсорбция при 0.05–0.3 моль/л KCl), синтеза белков (Hart, Filner, 1969; Brandfield et al., 1970; Padayatty, 1973, и др.).

В корневой системе наибольшее количество серы сосредоточено в кончиках главного и боковых корней (Wiebe, Kramer, 1954). В наземной части в старых листьях содержание серы резко снижено, а верхние, молодые листья отличаются высокой ее аккумуляцией (Bzozowska, Hanover, 1965). Центры накопления радиоактивной серы у растений совпадают с меристемами листьев и корней, отличающихся активным ростом и метаболизмом. Темпы накопления атмосферной серы наиболее велики у молодых, растущих листьев (Сергейчик, 1984). Бисвас и Сен (Biswas, Sen, 1959) нашли, что в молодых листьях гороха более 50 % серы находится в органических соединениях, а в старых листьях почти вся сера была в форме сульфата.

Показано, что для ^{35}S характерна высокая подвижность в растении, но в отличие от ^{32}P круговорот ее быстро приостанавливается, поскольку она интенсивно включается в обмен веществ молодых листьев. В старых же, закончивших рост листьях сера, напротив, очень лабильна: старые листья служат источником некоторого количества подвижной серы для более нуждающихся в ней молодых листьев и корней (Biddulph et al., 1958).

До тех пор пока не нарушается клеточная проницаемость, избыток неорганического сульфата может храниться в компартментах, отделяющих его от основных мест синтеза в клетке. Роль таких хранилищ подвижной серы на уровне целого растения может выполнять система проводящих тканей и межклеточного пространства, а на уровне клетки — вакуоли (Шевякова, 1979). У одного из видов сведы (*Suaeda fruticosa*) и у саксаула (*Haloxylon recurcum*) обнаружена аккумуляция серы в гранулоподобных структурах, располагающихся в листьях под эпидермальным слоем клеток (Ahmad, 1967). Локализация серы в таких водонерастворимых соленасыщенных органических комплексах может рассматриваться как механизм, защищающий ферментные системы галофитов от токсического действия солей.

Высшие растения принадлежат к организмам с весьма развитой сульфатредуцирующей способностью, которая устойчиво закрепилась в их

эволюции. Процесс восстановления сульфата, предшествующий вхождению серы в содержащие серу аминокислоты, является ключевым в ассимиляции серы высшим растением (Шевякова, 1979). У растений включение основного количества серы в метаболизм идет через образование цистеина, который является началом большей части S-производных, где сера, находясь в различного рода связях с O, C, H, определяет важнейшие функциональные свойства этих соединений в клетке. Ближайшим производным цистеина является цистин, образующийся при ферментативном окислении сульфгидрильной группы в дисульфидную. Благодаря обратимости этих реакций в живых системах происходит взаимопревращение цистеина и цистина, что помогает на определенном уровне поддерживать окислительно-восстановительные условия в клетке, подобно системе SH—глутатион \rightleftharpoons SS—глутатион. Цистеин — предшественник важнейшей серосодержащей аминокислоты — главного пути метаболизма серы у растений — метионина. Метионин — конечный продукт ассимиляторной редукции сульфата (Власюк и др., 1955; Шевякова, 1966; Holobrada, 1971, и др.). Метионин входит в число 20 незаменимых аминокислот и обладает уникальными свойствами, которые придает ему наличие в его молекуле не только метильной группы, но и серы. Ввиду важности этой аминокислоты для многих биохимических процессов, метионин занимает особое положение в общем метаболизме клетки. Наиболее известны его производные — S-аденозилметионин, участвующий в реакциях трансметилирования, и формилметионил тРНК — инициатор роста полипептидной цепи. Метионин найден в активном центре многих ферментов, как минорный компонент в составе ДНК. Метиониновые остатки могут придавать молекуле белка гидрофобные свойства, что играет доминантную роль в стабилизации активной конформации у ферментов в солевом окружении (Wulff, Kerodiopoulus, 1974; Торчинский, 1977). Кроме того, метионин наряду с цистеином играет важную роль в регуляции активности ферментов в процессе поглощения и восстановления сульфата, а также синтеза S-аминокислот (Кретович, 1972).

Окислительная деградация серосодержащих аминокислот, заканчивающаяся образованием сульфата, — главный путь для контроля над внутриклеточными концентрациями S-метаболитов и для детоксикации соединений с цитотоксическими свойствами. Окислительный распад метионина в растительной клетке состоит в последовательном образовании окисленных в различной степени производных, что в общем виде можно представить схемой: $R-S \rightarrow R-SO \rightarrow R-SO_2 \rightarrow X-SO_3 \rightarrow SO_4^{2-}$ (Шевякова, 1979).

Вступление сульфата в реакции этерификации требует предварительной активации (Lipmann, 1958). Роль субстрата в этих реакциях выполняет ФАФС.

К настоящему времени известно много органических соединений, способных связывать сульфат и таким образом обезвреживать его, но все они могут быть отнесены к 4 основным классам: фенолы, стероиды, липиды и полисахариды. У зеленых водорослей есть сульфатированные гемицеллюлозы и пектиновые вещества (Судына, Лозовая, 1982). Полагают, что сульфатные конъюгаты полисахаридов, обладая высокой

водоудерживающей способностью, возникли у наземных представителей водорослей как адаптация к периодическому высушиванию (Schiff, Hodson, 1973). Функционирование сульфотрансфераз необходимо для полимеризации мукополисахаридов (Habuchi et al., 1971). Во фракции липидов в листьях и хлоропластах высших растений обнаружены не только фосфо- и галактолипиды, но и сульфолипиды. Количество сульфолипидов в листьях составляет 0.5–1.2 мкмоль/г сырой массы (Roughan, Batt, 1969). Липиды, являясь существенной структурной частью мембраны, определяют ее способность к самосборке, физические свойства, локализацию и конформацию белков, их взаимодействие с кофакторами и субстратами (Крепс, 1979). Эволюция липидов совершается в тесном сопряжении с надмолекулярной организацией мембран, структура которых обусловлена генетически запрограммированной возможностью к самосборке (Судына, Лозовая, 1982). Сульфогруппа придает липидам сильнокислотные свойства, что стабилизирует активную конформацию белка (Shibuya et al., 1965), а отрицательный заряд липопротеинового комплекса — способность к связыванию чрезвычайно подвижных катионов (Kylin, 1975). У высших растений широко распространены флавоноидные сульфаты, играющие важную роль в ионном балансе клетки (Harborn, 1975). Из 200 видов растений, содержащих флавоноидные сульфаты, большинство характерно для растительных сообществ, обитающих на морских побережьях или влажных местах вблизи моря с высоким содержанием сульфата: это виды *Zostera*, *Daucus*, *Frankenia*, *Tamarix*, *Juncus* и др. Конъюгация обеспечивает флавоноидам высокую подвижность в клетке, благодаря чему они активно экскретируются в вакуоль, препятствуя вредной аккумуляции сульфата в цитоплазме и субклеточных структурах. Кроме того, флавоноидные сульфаты повышают водоудерживающую способность клеток.

В высших растениях встречаются тиоловые протеиназы, в активном центре которых важная роль принадлежит сульфгидрильной группе цистеина. Наиболее изученным ферментом из этой группы является папаин, получаемый в значительном количестве из млечного сока плодов *Carica papaya*. Подобные ферменты находятся в зерне злаков, в плодах *Ananas comosus* (бромелин), в *Aesclepias* (асклепин) и млечном соке растений *Ficus* (фицин) (Кретович, 1971). Благодаря сходству структуры и функции эти ферменты называют семейством папаина. Папаин обладает широкой субстратной специфичностью и расщепляет в полипептидных цепях связи, образованные любыми аминокислотными остатками.

Активность многих ферментов зависит от наличия высокореактивной SH-группы. Редокс-система цистеин–цистин и трипептид глутатион участвуют в образовании третичной структуры белков.

Некоторые высокомолекулярные соединения, в состав которых входят серосодержащие аминокислоты (формилметионин тРНК, метил тРНК, SH-белки 30S рибосом, серосодержащей нуклеотид — пептид), могут выполнять роль инициаторов начала образования и элонгации полипептидной цепи в процессе трансляции на рибосоме (Гаврилова, Спирин, 1972) или запуске клеточных делений (Hase et al., 1961).

Серa является важнейшим звеном метаболизма растений. Пируватдегидрогеназный комплекс, локализованный прежде всего в митохондриях, включает 3 кофермента, содержащие серу: тиаминпирозинфосфат (ТПФ), липоевую кислоту и кофермент А (Ко А или Ко А-SH). В молекулу ТПФ („кодексабоксилазы“) входит витамин тиамин (витамин В₁). Молекула кофермента А содержит витамин пантотеновую кислоту, связанную с β-аминоэтантолом (цистеамин), причем активность обусловлена SH-группой последнего. ТПФ и липоевая кислота являются простетической группой пируватдегидрогеназного комплекса; особой прочностью характеризуется связь между липоевой кислотой и ферментным белком (образование пептидной связи между карбоксильной группой липоевой кислоты и ε-аминогруппой остатка лизина); Ко А, напротив, ведет себя по типу косубстрата. ТПФ катализирует декарбоксилирование и перенос групп. Образующийся вследствие декарбоксилирования пирувата ацетальдегид связан с тиазолловым кольцом ТПФ, который переносит его на липоевую кислоту. Липоевая кислота при разрыве дисульфидной связи катализирует и окисление, и перенос групп. Липоевая кислота принимает остаток ацетальдегида, одновременно окисляя его до уксусной кислоты, причем энергия окисления аккумулируется в форме богатой энергией тиацильной связи; затем ацильный остаток переносится на Ко А и липоевая кислота восстанавливается в дигидролипоевую. В качестве конечного продукта действия пируватдегидрогеназы образуется ацетил-кофермент А („активированная уксусная кислота“). Ацетильный остаток связан богатой энергией связью с коферментом А (тиацильная связь, групповой потенциал 8 ккал/моль) и поэтому чрезвычайно реакционноспособен.

Ацетил-кофермент А является одним из самых важных промежуточных продуктов обмена веществ клетки, представляя узловой пункт перекрещивания многих путей обмена, а также связующее звено между обменом жиров и углеводов и исходную точку, с которой начинаются многие процессы биосинтеза (Либберт, 1976). Ацетил-кофермент А является предшественником жирных кислот и терпеноидов. У высших растений синтез одного из двух бензольных колец происходит путем ароматизации поликетидной цепи: к синтезированному через шикимовую кислоту производному фенилпропана присоединяется три ацетильных остатка (из малонил-Ко А) и кольца замыкаются. Процесс синтеза лимонной кислоты становится возможным благодаря высокому групповому потенциалу ацетил-кофермента А. В лимоннокислом цикле изолимонная кислота превращается в α-кетоглутаровую, которая подвергается окислительному декарбоксилированию в мультиферментной системе, принципиально сходной с пируватдегидрогеназной. Процесс идет при участии тех же коферментов (ТПФ, липоевая кислота, Ко А, ФАД, НАД). Функционирование лимоннокислого цикла не ограничивается генерацией энергии. Некоторые промежуточные продукты, образующиеся в ходе цикла, используются в ряде важнейших процессов биосинтеза. Так, из α-кетоглутаровой кислоты образуются аминокислоты семейства глутаминовой кислоты, из щавелево-уксусной – аспарагиновая

и родственные ей аминокислоты, из сукцинил-Ко А — порфирины (Кретович, 1971; Либберт, 1976).

Кроме макроэргических соединений, в состав которых входит сера, биологические функции ее в клетке можно свести к следующим основным аспектам: структуральная (в составе белков, углеводов, липидов и других веществ), каталитическая (в активном центре ферментов, составная часть кофакторов), поддержание окислительно-восстановительного баланса в клетке ($R-SH \rightleftharpoons R-SS$), сопряжение с цепью переноса электронов, инициация клеточных делений и роста полипептидной цепи в процессе биосинтеза белков, в реакциях метилирования РНК, ДНК и других важных соединений (Шевякова, 1979).

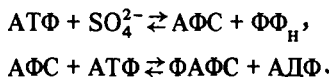
ДВУОКИСЬ СЕРЫ: ФИТОТОКСИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ, ПОГЛОЩЕНИЕ И МЕТАБОЛИЗАЦИЯ В РАСТЕНИЯХ

Двуокись серы является сильнодействующим ассимиляционным ядом (Thomas, Hill, 1937; Legge, Jaques, 1977; Olszyk et al., 1987).

Движущей силой поглощения SO_2 растениями является диффузия молекул SO_2 , главным образом через устьица. Скорость поглощения SO_2 представляет собой функцию градиента концентрации с поверхности внутрь листа и сопротивления к потоку SO_2 , слагаемого из аэродинамического, кутикулярного, устьичного и мезофильного сопротивлений. Основным конечным продуктом растворения SO_2 является сульфат. В клетке повреждаются прежде всего мембраны. Среди вторичных эффектов SO_2 -производных особенно важны изменения аминокислотного и белкового обменов, обусловленные нарушениями на уровне ДНК, РНК и на уровне ферментов (Jäger, Klein, 1980).

Поглощенная клетками SO_2 при физиологических значениях pH находится в форме SO_3^{2-} (50%) и HSO_3^- (50%) (Gotton, Wilkinson, 1966).

Известны 2 метаболических пути внутриклеточного сульфита, зависящие от того, окислился поступивший сульфит или нет. Сущность первого пути заключается в окислении SO_3^{2-} до SO_4^{2-} , которое осуществляется в хлоропластах (Liebera et al., 1973) и в митохондриях (Arrigoni, 1959). Полагают, что превращение $SO_3^{2-} \rightleftharpoons SO_4^{2-}$ в хлоропластах происходит в цепи транспорта электронов и сопровождается восстановлением феррицианида калия или НАДФ⁺. Окислившийся сульфит вступает в нормальный метаболизм серы, восстанавливаясь до S^{2-} в фотосинтетической системе хлоропластов, что требует 180 ккал/моль (Shiff, Hodson, 1973). Процессу ассимиляции сульфата предшествует его активация при помощи фосфорилирования АТФ. Эту реакцию можно считать своеобразными „воротами”, через которые относительно инертный окисел серы вступает в метаболический цикл. Процесс активации сульфата у большинства организмов происходит в 2 стадии:



Реакция образования предшественника „активного сульфата” – аденозин 5'-фосфосульфата (АФС) – катализируется ферментом трансферазного цикла АТФ-сульфурилазой, а реакция образования „активного сульфата” – 3'-фосфоаденозин 5'-фосфосульфата (ФАФС) – ферментом фосфокиназного типа АФС-киназой (Шевякова, 1979). В ряде работ (Abrams, Shiff, 1973; Shiff, Hodson, 1973) постулируется существование второго метаболического пути восстановления S^{4-} до S^{2-} , минуя стадию окисления. В этом случае сульфит связывается с низкомолекулярным белком – переносчиком HS-Car-SH. Реакция катализируется сульфотрансферазой. Образование SH-групп в молекуле переносчика происходит в процессе транспорта электронов. Скорость фототранспорта определяет скорость включения серы в содержащие серу соединения. Следует отметить, что непосредственное восстановление сульфит-иона зависит только от наличия связанных тиолов, а восстановление сульфата нуждается в фотосинтетическом АТФ для образования АФС. Стадией, лимитирующей скорость восстановления сульфатов, является синтез АФС, тогда как восстановление сульфитов лимитируется только количеством SH-групп (Ziegler, Hampp, 1977). Полагают, что окисление восстановленных форм серы осуществляется по пути: S-AK (метионин-цистеин) → цистеиновая кислота → сульфоксид → сульфон → неорганический сульфат. Новообразование сульфата из содержащих серу аминокислот можно рассматривать как защитную функцию против накопления в тканях токсических недоокисленных веществ (Сабинин, 1955; Шевякова, 1979).

Повышение содержания серы в среде и тканях до определенного уровня стимулирует реакции фосфорилирования и восстановления сульфата, увеличивает скорость включения содержащих серу аминокислот в белки, содержание белков, обогащенных метионином, и ферментов, катализирующих побочные реакции в метаболизме серы. В этот период максимально мобилизуются потенциальные возможности клетки к балансированию всей совокупности ответных реакций на избыток сульфата, что выражается в усилении окислительной деградаци S-аминокислот, регуляции их синтеза по типу обратных связей. При дальнейшем увеличении содержания серы возможности регуляции биосинтезов и детоксикации накапливающихся в клетках метаболитов типа сульфоксидов резко ограничиваются, что ведет к необратимому расстройству метаболизма серы и сопряженных с ним других метаболических циклов (Шевякова, 1979).

Механизм токсического действия SO_2 заключается в нарушении деятельности многих ферментов вследствие подкисления цитоплазмы, изменения ионного баланса, накопления балластных токсических веществ, в разрушении фотосинтетических структур, появлении автокаталитических цепных реакций свободнорадикального и фотодинамического окисления (Николаевский, 1979).

Фотосинтетический аппарат клетки проявляет высокую чувствительность к SO_2 , которая может нарушать световую и темновую стадии фотосинтеза, воздействуя на состояние хлорофилла, активность ферментов, электронтранспортную цепь или ламеллярную структуру гран. Чистый

фотосинтез и потенциальная фотосинтетическая активность у поврежденных SO_2 листьев снижаются (Нобл, Такемото, 1982). По мнению японских исследователей, SO_2 инактивирует первичный донор электронов или сам реакционный центр цепи переноса электронов (Shimazaki, Sugahara, 1980). SO_2 нарушает протонный градиент, с которым связано образование АТФ (Wellburn et al., 1981), ингибирует транспорт электронов в фотосистеме II (Ellenson, Amundson, 1982). Сульфит и сульфат относятся к разобщителям электронного транспорта (Asada et al., 1965; Silvius et al., 1975). Под влиянием 0.1–0.3 ppm SO_2 зарегистрировано уменьшение активности рибулесодифосфаткарбоксилазы, хлорофиллазы, интенсивности фотосинтеза и содержания хлорофилла (Ziegler, 1975).

Ответная реакция фотосинтетического газообмена при действии SO_2 имеет трехфазовый характер: незначительное подавление, активация и последующее подавление. На стадии активации фотосинтеза наблюдается преимущественное образование C_{3-6} -соединений (фосфорилированных сахаров + фосфоглицериновой кислоты и сахарозы), что связано с усилением карбоксилирования рибулесодифосфата. На стадии подавления фотосинтеза повышается относительная доля образования C_4 -соединений (малата и аспартата) в связи с превращением 3-фосфоглицериновой кислоты (3-ФГК) по менее энергоемкому пути енолизации пировиноградной кислоты и дальнейшим повторным карбоксилированием фосфоенолпирувата. Повышение количества метки в 3-ФГК обусловлено затруднением ее восстановления до триоз (Барахтенова, 1987).

Одной из важных причин депрессии фотосинтеза под влиянием SO_2 может быть деструкция мембран хлоропластов. Результаты исследований состояния пигмент-белковых комплексов (ПБК) мембран хлоропластов, солюбилизированных додецилсульфатом натрия и разделенных в полиакриламидном геле, позволили установить, что SO_2 оказывает глубокое влияние на структурно-функциональное состояние мембран хлоропластов, проявляющееся как в изменении количества хлорофилла, разрушенного в мембранах пластид, так и в изменении количества и соотношения свободного хлорофилла, ПБК реакционных центров фотосистем I и II (CP_1 , CP_a) и светособирающего ансамбля (LH_1 , LH_2 , LH_3). Так, у клена остролистного под влиянием экспериментальной фумигации листьев SO_2 значительно разрушаются ПБК реакционных центров фотосистемы I и II, с преимущественным нарушением структуры CP_a , что приводит к увеличению соотношения CP_1/CP_a на 330%. Существенно уменьшается содержание ПБК светособирающего пула, за исключением LH_3 . Соотношение $\text{LH}_1 + \text{LH}_2 + \text{LH}_3/\text{CP}_1 + \text{CP}_a$ возрастает за счет более сильного разрушения ПБК реакционных центров фотосистем. Нарушения оптимальной ориентации пигментов в мембранах хлоропластов сопряжены с изменением соотношений коротко- и длинноволновых максимумов флуоресценции хлорофилла и нарушением процессов миграции энергии (Сергейчик, 1984).

Одним из первых признаков клеточных повреждений SO_2 является разбухание и деформация тилакоидов хлоропластов, тогда как комплекс Гольджи, эндоплазматический ретикулум и митохондрии остаются

нетронутыми (Uhring, 1978; Крэнг, 1982). Наличие ультраструктурных нарушений хлоропластов под влиянием SO_2 отмечалось у растений даже при отсутствии визуальных симптомов повреждения листьев (Godzik, Sassen, 1974). Финские исследователи (Huttunen, Soikkeli, 1984) в зоне загрязнения воздуха SO_2 выявили у растений нарушения структуры поверхности клеток и изменения кутикулярных восков. Характерно, что повреждения оболочек хлоропластов служат первым симптомом действия поллютанта на ультраструктурном уровне. Зарегистрированы набухание тилакоидов и грануляция стромы. Митохондрии повреждаются на более поздних стадиях реакции на загрязнение. Среди начальных изменений цитоплазмы следует отметить увеличение элементов эндоплазматического ретикулума, вакуолизацию, появление гранул и липидных капель, снижение количества полисом.

Результаты наших опытов также показали, что SO_2 вызывает нарушения ультраструктуры хлоропластов (Арнаутова и др., 1987). Деструктивные изменения органелл выражаются в набухании мембран и крайних тилакоидов гран, появлении волнистости ламелл стромы, уменьшении количества гран и тилакоидов в гранах, разрыве оболочек и др. Наряду с разбуханием тилакоидов наблюдается аккумуляция электронноплотного вещества, появление многочисленных осmioфильных глобул.

Установлено, что под влиянием SO_2 снижается общая фиксация $^{14}\text{CO}_2$, а также включение метки в 3-ФГК, фосфаты сахаров, пентозы и крахмал. Однако во фракцию растворимых сахаров, содержащую сахарозу, стахиозу, мальтозу, рафинозу, включение метки возрастает. Среди аминокислот процент радиоактивности увеличивается в аспартате, глутамате и аланине, но снижается в глицине и серине. Отмечено значительное возрастание радиоактивности в малате и снижение в гликолате. Наблюдаемые изменения в распределении метки среди ранних продуктов фотосинтеза становятся более контрастными при увеличении времени экспозиции в $^{14}\text{CO}_2$. Следовательно, SO_2 снижает включение метки в продукты цикла Кальвина, а количество продуктов, образующихся в результате β -карбоксилирования, возрастает (Lorenc-Plucinska, 1983). SO_2 вызывает у растений неспецифические изменения метаболизма радиоуглерода. Они выражаются в появлении „аланинного эффекта” и колебательном соотношении углеводного и альтернативного путей синтеза (Николаевский, 1979).

Малые дозы SO_2 могут стимулировать дыхательный газообмен (Николаевский, Мирошникова, 1969). Полное и необратимое ингибирование дыхания наступает при воздействии 15–20 ppm SO_2 (Mudd, 1973). Увеличение или уменьшение интенсивности дыхания является следствием нарушения активности ряда окислительных ферментов, разбалансирования в количестве накапливающихся промежуточных продуктов пентозофосфатного и гликолитического путей окисления или в крайнем случае исчерпания дыхательного субстрата (Илькун, 1978).

Характер воздействия SO_2 на белки весьма разнообразен: поллютант может окислять реакционноспособные сульфгидрильные группы ферментов; расщеплять дисульфидные связи, влияя на четвертичную структуру молекул; конкурировать с истинным субстратом за активный

центр фермента; снимать аллостерическую регуляцию; способствовать появлению новых изоформ; образовывать комплекс с изоферментом или субстратом, изменяющий ферментативную активность; изменять активность ферментов, нарушая активность комплексных систем (Кунина и др., 1979).

Загрязнение воздуха SO_2 вызывает нарушение азотного обмена древесных растений, глубина и направленность которого зависят от возраста и биологических особенностей видов (Тарабрин и др., 1986). Малые дозы SO_2 увеличивают, а высокие уменьшают содержание общего и белкового азота (Илькун, 1978; Пягай и др., 1987). Изменение фракционного состава белков в течение вегетации в условиях промышленно загрязненной среды направлено в сторону уменьшения легкорастворимых и увеличения труднорастворимых белков древесных растений (Щацкая, 1983).

SO_2 нарушает компартментацию аминокислот и их продуктов, соотношение SS- и SH-групп, индуцирует глубокие нарушения водного режима клеток (Jäger et al., 1972), увеличивает количество эфиров жирных кислот (Grunwald, 1981), уменьшает содержание органических кислот (Sarkar, Malhotra, 1979; Grzesiak, 1979) и биологически активных ростовых веществ (Hurghisiu, Buiculescu, 1980), нарушает катионно-анионный баланс (Илькун, 1978) и буферную емкость цитоплазмы (Jäger, Klein, 1977).

Степень повреждения листьев и других органов растений кислыми газами определяется соотношением скорости поступления токсикантов во внутренние ткани и полноты их нейтрализации, метаболизации без нарушения структуры и функций клеточных систем (Илькун, 1978).

Глава 3

ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ РАСТЕНИЙ И СТАНДАРТЫ НА ЗАГРЯЗНЕНИЕ АТМОСФЕРЫ¹

Для защиты здоровья человека во многих странах приняты стандарты на предельно допустимые концентрации (ПДК) загрязнителей воздуха. Чувствительность растений к загрязнению атмосферы количественно и качественно отличается от чувствительности человека; в связи с этим в отдельных промышленно развитых странах разработаны стандарты и для защиты растений.

Повреждения растений от воздействия атмосферного загрязнения подразделяются на „скрытые”, хронические и острые (см., например, Linzon, 1978). Под влиянием низких концентраций поллютантов, обычно непродолжительным, возникают визуально невидимые, „скрытые” повреждения; они затрагивают физиолого-биохимические процессы

¹ Автор В. А. Алексеев.

Таблица 9

Шкала относительной чувствительности некоторых видов деревьев к двуокиси серы по повреждению листьев

Вид	Категории чувствительности (по данным разных авторов) ¹		
	чувствительные	промежуточные	устойчивые
<i>Abies alba</i>	а		
<i>A. nordmanniana</i>	а		
<i>Larix decidua</i>	б, д		
<i>Picea abies</i>	а, б, д	в	
<i>P. pungens</i>	а	б, д	б, е
<i>Pinus sylvestris</i>	а, б, в, д		
<i>P. nigra</i>	д	а, б	
<i>Acer platanoides</i>	а		б, е
<i>Alnus glutinosa</i>	а, г	д	б
<i>A. incana</i>	б, в, г		
<i>Betula pendula</i>	а, г, е	б, д	
<i>B. pubescens</i>		в	
<i>Carpinus betulus</i>		а, б	
<i>Castanea sativa</i>			д
<i>Fagus sylvatica</i>	а	б, г	
<i>Fraxinus excelsior</i>	г	д	
<i>Quercus robur</i>		г	
<i>Q. petraea</i>			б, д
<i>Robinia pseudoacacia</i>		а, г, д	б
<i>Tilia cordata</i>	а, г		е

¹ По данным авторов: а – Haut, Stratman, 1969; б – Ranft, 1966; в – Høbjørg, 1973; г – Mooi, 1972; д – Ranft, Dässler, 1970; е – Linzon et al., 1973; из: Davis, Wilhour, 1976.

и анатомические структуры клеток листьев растений. Хронические эффекты нарушений возникают при достаточно длительных (месяцы, годы) периодах загрязнения с сублетальными концентрациями поллютантов (Mudd, 1975, и др.). Такие воздействия приводят к постепенному разрушению хлорофилла и вызывают хлоротичность (пожелтение, обесцвечивание) отдельных участков листа. Хлорозы проявляются в виде точек, пятен различной формы, сливающихся в дальнейшем и оставляющих неповрежденными лишь небольшие участки мезофилла вдоль крупных жилок. Острые повреждения вызываются высокими концентрациями загрязнителей, убивающими прежде всего мезофильные клетки листа.

С явлением острого повреждения обычно связано понятие „пороговой“ концентрации, хотя оно в принципе применимо и к скрытым повреждениям, например изменению содержания галактолипидов мембран тилакоидов листьев (Кунина и др., 1979). Сущность концепции

Таблица 10

Предельно допустимые концентрации для содержания в воздухе
двуокиси серы и фтористого водорода, мкг/м³

Вещество	Концентрация, мкг/м ³	Период воздействия	Страна	Источник
Двуокись серы	1300	3 ч	США	Цит. по: Гудериан, 1979
	260	24 ч		
	60	1 год	ФРГ Страны ЕЭС	Тот же Prinz, Brandt, 1980
	140	1 год		
	120*	1 год		
	80**	1 год		
	50***	1 год		
Фтористый водород	2.7	24 ч	США	Weinstein, 1971, цит. по: Гудериан, 1979
	0.5	Вегетационный период		
	4*	24 ч	Страны ЕЭС	Prinz, Brandt, 1980
	3**	24 ч		
	2***	24 ч		
	0.2	70 сут в вегетационный период	Канада	Sidhu, 1980
	1.4*	Период вегетации	Страны ЕЭС	Prinz, Brandt, 1980
	0.5**	То же		
0.3***	То же			

* Для наименее чувствительных растений.

** Для чувствительных растений.

*** Для очень чувствительных растений.

о пороговых значениях загрязнения заключается в том, что ниже определенной концентрации не возникает повреждающего эффекта, поскольку растение успевает переработать загрязнитель в нетоксичные продукты. Известно, например, что при поступлении в лист двуокиси серы вначале происходит образование сульфита, являющегося в 30 раз более токсичным соединением, нежели продукт дальнейшей трансформации – сульфат (Thomas et al., 1943). Скорость переработки сульфита в сульфат составляет примерно 0.5–3 ч, в зависимости от чувствительности растений (Garsed, Read, 1977; Miller, Xerikos, 1979). Если поступление в лист SO₂ происходит быстрее, чем переработка растением промежуточного ядовитого соединения, то наблюдается гибель клеток мезофилла и возникновение участков некротической ткани листа. Дальнейшее загрязнение усиливает эффект.

Как следует из обзора, выполненного Дж. Мудом (Mudd, 1975), для возникновения некрозов чувствительным к SO₂ видам достаточно 30-минутной экспозиции в воздухе, содержащем 1–4 млн.⁻¹ частей двуокиси серы (2.6–10.5 мг/м³) или 8-часовой фумигации при 0.05–0.5 млн.⁻¹ (0.13–1.3 мг/м³) SO₂. Линейные взаимоотношения „доза (произведение концентрации на время) – эффект” оказываются справедливы только для узкого интервала времени и концентраций (см., например, Хальбваш, 1988). Более того, ранжирование чувствительности древесных растений

Т а б л и ц а 11

Предельно допустимые концентрации вредных веществ в воздухе для древесных пород (по: Временные нормативы..., 1984)

Вещество	Максимальные концентрации, мг/м ³	
	максимальная разовая	среднесуточная
Азота окислы	0.04	0.02
Аммиак	0.1	0.04
Бензол	0.1	0.05
Взвешенные вещества (промышленная пыль, цемент)	0.2	0.05
Метанол	0.2	0.1
Окись углерода	3.0	1.0
Пары серной кислоты	0.1	0.03
Сернистый ангидрид (диоксид серы)	0.3	0.015
Сероводород	0.08	0.008
Фтористые газообразные соединения (в пересчете на фтор)	0.02	0.003
Формальдегид	0.02	0.003
Хлор	0.025	0.015
Циклогексан	0.2	0.2

на основе острых повреждений при относительно коротких фумигациях может не совпадать с результатами длительных, многомесячных опытов с низкими „хроническими” концентрациями (Garsed, Rutter, 1982). Поэтому шкалы относительной чувствительности растений, построенные на основе использования шоковых, сверхвысоких концентраций в течение нескольких десятков минут могут быть неверны. К сожалению, именно такой методикой из-за отсутствия современного оборудования были вынуждены пользоваться в 70–80-е годы многие советские экспериментаторы.

При изучении чувствительности растений к загрязнению могут использоваться различные критерии, однако подавляющее число шкал основано на одном, наиболее важном признаке – повреждении листьев. Сопоставление шкал, составленных разными авторами (табл. 9), обнаруживает, что оценки чувствительности не всегда совпадают. Различия в оценках могут отражать внутривидовую генетическую неоднородность чувствительности особей и влияние различий во внешних условиях среды, при которых выращивались растения или осуществлялись эксперименты. Интересная особенность подмечена Г. М. Илькуном (1978): вид в краевых частях ареала имеет более низкую устойчивость к загрязнителям. Эта черта, связанная с экологической амплитудой вида, проявляется не только на краю ареала, но и в любых малоподходящих эдафических условиях его произрастания, приводящих к общему ослаблению индивидуумов и большей их зависимости от дополнительных неблагоприятных факторов.

Т а б л и ц а 12

Национальные стандарты качества воздуха в США
(по: Diagnosing..., 1976)

Загрязнитель	Период воздействия	Стандарт, мг/м ³	
		первичный	вторичный
Двуокись серы	Год	0.08*	—
	Сутки	0.365**	—
	3 ч	—	1.3**
Фотохимические окислители	1 ч	0.16**	0.16**
Двуокись азота	Год	0.10*	0.10*
Углеводороды	3 ч (с 6 до 9 утра)	0.16**	0.16**
Твердые частицы (нетоксичная пыль)	Год	0.075***	0.06***
	Сутки	0.26**	0.15**
Окись углерода	8 ч	10.0**	10.0**
	1 ч	40.0**	40.0**

* Среднее арифметическое значение.

** Максимальная величина, допускающаяся не чаще 1 раза в год.

*** Среднее геометрическое значение.

Диапазон абсолютных различий наиболее и наименее чувствительных к загрязнению древесных растений варьирует в пределах 10-кратной величины (Mudd, 1975). В известной мере он отражен в стандартах на загрязнение воздуха, принятых в странах Европейского Экономического Сообщества (табл. 10). Используемый в странах ЕЭС подход дает возможность более эффективно использовать имеющиеся шкалы относительной чувствительности растений, подкрепляя их данные абсолютными значениями ПДК.

В СССР пока не разработаны ПДК для представителей растительного мира и при необходимости используются ПДК для человека, имеющие, как правило, более высокие значения (Охрана..., 1978). Лишь для лесов вокруг музея-усадьбы Л. Н. Толстого в 1984 г. приняты „Временные нормативы” (табл. 11). Анализируя эту таблицу, нетрудно убедиться в существенной недоработке нормативов. Прежде всего нет необходимости устанавливать более жесткие ПДК, чем для человека, для таких токсических веществ, как бензол, метанол, пары серной кислоты, формальдегид и циклогексан. Эти загрязнители характерны для ограниченных объемов воздуха и могут причинить вред горшковым растениям цехов, но не лесным массивам. В мировой практике не было ни одного случая повреждения лесов перечисленными токсикантами. Другое замечание связано с регламентированными периодами воздействия загрязнителей. Приведенные в табл. 11 разовые и среднесуточные величины ПДК удобны лишь для понимания и оценки „залповых” выбросов. Поскольку деревья функционируют ежегодно в течение многих месяцев, то эффект воздействия поллютантов зависит от их концентрации в течение вегетационного сезона, года и даже, как становится ясно в связи с усыханием

лесов Европы, в течение десятилетий. Поэтому необходима разработка ПДК для гораздо более длительных периодов, чем указано во „Временных нормативах...” (1984).

Некоторые данные по стандартам на загрязнение воздуха для защиты растений в европейских странах и США приведены в табл. 12. Наиболее жесткие ограничения для двуокиси серы разработаны Рабочей группой по атмосферному загрязнению Международного союза лесных организаций. Ее рекомендации, основанные на многолетнем изучении влияния SO_2 на ель европейскую, принятую в качестве чувствительного биоиндикатора, таковы: в период вегетации максимальная разовая концентрация за 30 мин не должна превышать 0.075 мг/м^3 , в сутки — 0.05 , в год — 0.025 мг/м^3 . Такие требования необходимо выполнять, чтобы сохранить жизненное состояние ели и ее средообразующие свойства. Если целью ПДК является только сохранение продуктивности еловых лесов, то максимальную концентрацию разрешается увеличить, но не более чем в 2 раза.

Анализ современной литературы по влиянию атмосферного загрязнения на лесные деревья приводит к выводу, что принятые в европейских странах ограничения вполне применимы для СССР; однако в северных районах страны целесообразно введение еще более жестких регламентаций, на чем, в частности, настаивает В. В. Крючков (1983).

Глава 4

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ДИАГНОСТИКИ И КЛАССИФИКАЦИИ ПОВРЕЖДЕННЫХ ЗАГРЯЗНЕНИЕМ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ¹

ДИАГНОСТИКА ПОВРЕЖДЕНИЙ ДЕРЕВЬЕВ И ДРЕВОСТОЕВ ПРИ АТМОСФЕРНОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ И ОЦЕНКА ИХ ЖИЗНЕННОГО СОСТОЯНИЯ

Воздействие атмосферного загрязнителя на растения — биохимическое явление, затрагивающее в первую очередь метаболические и физиологические процессы и разрушающее ультрамикроскопические структуры клеток листа. По мере разрушения внутриклеточных структур начинают проявляться внешние, визуально наблюдаемые повреждения и отклонения от нормы у ассимиляционных органов и других частей растений. Чем сильнее и продолжительнее загрязнение, тем в большей мере проявляется его воздействие. Например, у сосен и елей в северной тайге под действием многолетних выбросов комбината по выплавке цветных металлов отмечались следующие морфологические изменения: 1) хлорозы и некрозы хвои; 2) снижение продолжительности жизни хвои; 3) ускоренное отмирание ветвей основной части кроны;

¹ Автор В. А. Алексеев.

4) снижение охвоенности кроны; 5) снижение линейного прироста оси ствола и ветвей; 6) ослабление побегообразования за счет отмирания почек; 7) усиление образования недолговечно живущих побегов из спящих почек; 8) изменение размеров хвоинок; 9) нарушение распределения фитомассы хвои по высоте кроны; 10) разрастание нижних ветвей, находящихся зимой под снегом; 11) изменение габитуса молодых деревьев, превращение их в кустообразную или стланиковую форму; 12) гибель деревьев.

Не все из перечисленных изменений, выявленных при исследовательских работах, целесообразно рекомендовать в качестве диагностических признаков, поскольку одни из них требуют большой работы по их выявлению, другие не слишком информативны. Для целей полевой диагностики и оценки жизненного состояния деревьев достаточно иметь данные о первых четырех признаках, причем диагностической основой являются сведения о повреждении листьев — хлорозах и некрозах. Три остальных признака (пункты 2—4) также очень важны, так как чаще всего именно они позволяют определить жизненное состояние кроны и дерева в целом как в условиях загрязнения, так и в контроле.

Различие в химическом составе загрязнителей, их концентрации, длительности разовых, эпизодических, систематических или постоянных воздействий вызывают неодинаковые ответные реакции растений, однако их внешнее отображение часто неспецифично (или недостаточно специфично) и без специальных химических анализов не всегда позволяет отличить влияние одного загрязнителя от другого. Распознавание загрязнителей осложняется еще и тем, что атмосферные выбросы промышленных предприятий представляют собой, как правило, сложные смеси различных по химическому составу газов и твердых частиц. Их совместное действие на растение бывает синергическим (взаимно усиливающим), аддитивным (суммарным) или антагонистическим, а симптомы повреждения листьев несколько отличаются от симптомов влияния главного загрязняющего агента, действующего в одиночку. Все это предопределило специфику принятого в данной работе подхода: описываются повреждения листьев, возникающие от смесей загрязнителей, типичных для тех или иных промышленных предприятий. Подобный подход был использован канадскими авторами (Malhotra, Blauel, 1980) и является, на наш взгляд, наиболее целесообразным для руководства к полевым работам.

Диагностические признаки повреждения листьев при воздействии атмосферных выбросов различных промышленных предприятий

Основным диагностическим признаком повреждения листьев растений от атмосферного загрязнения являются хлорозы и некрозы. Вместе с тем этот признак не полностью специфичен, поскольку хлорозы и некрозы возникают от действия многих причин: недостатка или избытка питательных веществ почвы, высоких и низких температур, засухи,

подтопления корневых систем, а также в результате деятельности энтомофитовредителей и различных патогенов. В некоторых случаях отличить реакцию листа на загрязнение от действия других агентов затруднительно.

Влияние выбросов комбината по выплавке цветных металлов

Основные загрязнители: двуокись серы и тяжелые металлы — никель, медь и т. д.

Возрастная чувствительность листьев: наименьшую чувствительность имеют растущие хвоя и листья, наибольшую — полностью закончившие рост. Старая хвоя обладает промежуточной чувствительностью, однако из-за усиливающихся с возрастом нарушений в структуре восков и кутикулы (Huttunen, Laine, 1983; Karhu, Huttunen, 1986, и др.) возрастают нерегулируемые зимние и ранневесенние потери воды (Алексеев, 1986; Huttunen et al., 1981), хвоинки иссушаются, некротируют и опадают. Более сильные повреждения старой хвои связаны также с большой длительностью воздействия на нее загрязнителей.

Характер повреждений листьев и хвои. У сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*), ели европейской (*Picea abies*), сибирской (*P. obovata*) и финской (*P. x fennica*) хлорозы желтоватого, желтого и оранжево-бурого цвета в виде точек, поясков, пятен неправильной формы и сплошных участков, охватывающих преимущественно верхнюю часть хвоинок. Первыми визуально наблюдаемыми сигналами неблагополучия являются пожелтение или побурение кончиков старых хвоинок, более отчетливо заметное у сосны, и некоторое снижение продолжительности жизни хвои. Эти не вполне надежные индикационные признаки проявляются при близких к фоновым концентрациям двуокиси серы, порой за многие десятки километров от источника загрязнения. Подкрепить данные по индикации можно с помощью химических анализов воздуха и растительности и путем обследования состояния эпифитного лишайникового покрова.

С приближением к источнику загрязнения и усилением интенсивности воздействия его выбросов происходит более широкое распространение хлорозов и появление некрозов хвои. Некрозы, белесоватого, коричневого или бурого цвета, начинаются с кончика хвоинки и распространяются к основанию. Прежде других проявляют признаки повреждения хвои генетически менее устойчивые и предварительно ослабленные по разным причинам особи. Иногда наблюдаются деформация и неравномерный рост хвоинок. Наиболее интенсивное некротирование и опадение хвои сосны и ели происходят в начале весны, при переходе от отрицательных к положительным температурам (Карпенко, 1983). В первую половину лета в период активного роста хвои некрозы обычно не возникают; растущая хвоя повреждается лишь при концентрациях двуокиси серы, в десятки раз превышающих ПДК; во вторую половину лета некротирование хвои текущего года более возможно. Начало острых повреждений происходит достаточно быстро: через несколько часов после газовых атак появляются хлорозы, а через 1—3 сут развиваются некрозы.

Сосна и ель имеют близкую и весьма высокую чувствительность к загрязнению этого типа, однако ель обладает более высокой способностью к новообразованию ветвей из спящих почек и поэтому более устойчива.

В северных районах, где снеговой покров хорошо развит и сохраняется в течение многих месяцев, у хвойных пород наблюдается лучшее сохранение (Malhotra, Blauei, 1980) и даже разрастание ветвей, находящихся зимой под снегом (Алексеев, Рак, 1985). Причины этого явления: предохранение хвои от зимне-весеннего иссушения и меньшая продолжительность загрязнения двуокисью серы и тяжелыми металлами.

Лиственница сибирская (*Larix sibirica*) и даурская (*L. gmelinii*), хвоя которых опадает на зиму, более устойчивы к хроническому загрязнению воздуха металлургическими комбинатами, однако нежные ткани ее хвои также весьма чувствительны к высоким концентрациям выбросов. Хлорозы, переходящие в некрозы, возникают менее чем через сутки после эпизодов газовых атак. Хвоинки желтеют, их верхняя часть становится некротической, теряет влагу, темнеет, засыхает и опадает. Иногда от пучка или одиночных хвоинок остаются лишь зеленовато-желтые „пенечки” в несколько миллиметров длиной. Как и у других пород, наибольшая чувствительность наблюдается у взрослой хвои. Отмирание хвои первой генерации провоцирует распускание новой хвои из почек текущего года, а также из спящих почек. Вновь распутившаяся хвоя обычно недоразвита и при повторных фумигациях также некротирует и отмирает. Если концентрация выбросов недостаточно велика, чтобы убить почки, весной следующего года развивается новая хвоя, которая при благоприятных условиях может улучшить состояние дерева и при прекращении загрязнения со временем полностью восстановить его нормальное функционирование и жизненное состояние.

Из лиственных пород менее чувствительны к острому загрязнению ивы, такие как ива козья (*Salix caprea*), ушастая (*S. aurita*), лопарская (*S. lapponum*). После воздействия высоких концентраций загрязнителей на листовых пластинках ив возникают различной формы и положения хлорозы, переходящие в некрозы коричневой и бурой расцветки; некротированные части высыхают, деформируя оставшиеся живыми и зелеными части листа.

У берез (*Betula pubescens*, *B. subarctica*, *B. tortuosa* и *B. nana*) вначале развиваются межжилковые и краевые хлорозы желтого или кофейного цвета, которые при повторных фумигациях переходят в некрозы красноватого или коричневого цвета. Крупные жилки листа и часть прилегающих к ним клеток мезофилла повреждаются позже других тканей. Иногда полностью некротированные и высохшие листья остаются долго висеть на ветвях. Сходные с березой повреждения наблюдаются у ольхи серой (*Alnus incana*) и ольховника (*Duschekia fruticosa*). Некрозы у ольховника — красно-коричневого или бурого цвета, межжилковые и краевые, нередко они занимают участки тканей между крупными жилками.

Начальное повреждение листьев осины сопровождается появлением осенних расцветок листьев: они имеют желтый или красноватый цвет,

междилковый некроз занимает часть листа. По мере некротирования и высыхания участки листа буреют, чернеют, становятся ломкими и иногда выкрашиваются. Более сильные повреждения листьев и хвои при остром локальном загрязнении наблюдаются на стороне, обращенной к промышленному объекту.

Мелкий подрост хвойных и лиственных пород и невысокий подлесок, защищенные пологом взрослого древостоя, повреждаются меньше, что особенно характерно для экземпляров, находящихся зимой под снежным покровом. Однако при сильном загрязнении почвы тяжелыми металлами, наблюдающемся после многолетних воздействий выбросов крупных металлургических комбинатов, хлорозы и некрозы возникают у подростка и еще оставшихся в живых растений нижних ярусов даже в условиях чистой атмосферы (см. главу 8).

Влияние выбросов заводов по выплавке алюминия

Основные загрязнители: соединения фтора, преимущественно фтористый водород, и двуокись серы.

Возрастная чувствительность листьев: наибольшей чувствительностью обладают растущие хвоя и листья, наименьшей — закончившие рост.

Характер повреждений листьев: типичные формы некрозов, при воздействии фтора — верхушечные и краевые, т. е. места наиболее активных процессов функционирования ассимиляционных органов. У хвойных возникающий некроз приурочен к верхней части хвоинки, имеет буровато-красный цвет, за что получил название „ожога верхушки хвои” (Diagnosing..., 1976). Повреждение может охватывать и другие части хвоинки, и даже всю ее. При нескольких сублетальных фумигациях некроз распространяется порциями к основанию хвоинок, причем число эпизодов загрязнения можно определить по более темным поясам, отграничивающим некротические участки друг от друга. Пораженная фтором ткань отделяется от зеленых, неповрежденных частей хвои четкой, резкой границей, иногда с грязно-зеленой каймой.

Низкие концентрации при их повторном или продолжительном действии приводят к накоплению фтора в многолетней хвое, вызывают ее повреждение и опадение. В первую очередь страдают старые и ослабленные деревья. Сосны, ели и лиственницы относятся к чувствительным видам (Рожков, Михайлова, 1989).

У лиственных пород возникновению некрозов обычно предшествуют верхушечные и краевые светло-зеленые хлорозы, меняющие затем окраску на красно-коричневую, коричневую или бурую. У листьев сложной конфигурации некрозы захватывают выемки и доли листа. Расширение повреждения идет вглубь и к основанию листьев, так что впоследствии остаются нетронутыми несколько главных жилок с незначительной частью зеленого по цвету мезофилла листа. Сухие некротированные части листьев выкрашиваются.

Как чрезвычайно активный химический элемент, фтор в очень малых количествах стимулирует, а в несколько больших ингибирует

метаболические процессы. Имеются данные, что за одно и то же время воздействия фтористые соединения могут вызвать некроз у самых чувствительных видов, подавление роста у менее чувствительных и стимуляцию роста у наиболее устойчивых (Weinstein, 1977).

Влияние выбросов предприятий по производству азотных удобрений

Основные загрязнители: двуокись серы, окислы азота (в основном двуокись азота), аммоний, фтор.

Возрастная чувствительность листьев: фтор повреждает растущие листья, двуокись серы — закончившие рост, поэтому повреждаются хвоя и листья различного возраста и фаз роста.

Характер повреждений листьев довольно пестрый из-за участия нескольких загрязнителей (см.: Сергейчик, 1984). Двуокись азота при одиночном действии — слабый токсикант, вызывающий неспецифический, порою временный хлороз. В смеси с двуокисью серы дает синергический, усиливающий повреждение эффект. При умеренных воздействиях загрязнителей хвоя старых возрастов приобретает тусклый грязно-зеленый цвет, при повторных эпизодах — желтеет и преждевременно опадает. При выбросах высокой концентрации на старой хвое и листьях возникают хлорозы, тогда как молодые обнаруживают некрозы оранжевого, красно-коричневого или бурого цвета. Хлорозы и некрозы краевые, верхушечные, межжилковые. На хвоинках наблюдаются точечные повреждения, пятна, темноокрашенные пояски. Характерна частичная или полная дефолиация деревьев.

У лиственных пород отмечаются более раннее пожелтение и опадение листьев.

Многолетние выбросы окислов азота и аммония вызывают изменения в почвенном содержании азота и приводят к бурьянистому разрастанию нитрофильных растений.

Влияние выбросов работающих на угле электростанций

Основные загрязнители: двуокись серы, окислы азота, кальций, калий, магний и различные микроэлементы.

Возрастная чувствительность листьев: более чувствительны закончившие рост хвоя и листья.

Характер повреждения листьев: точечные или пятнистые хлорозы желто-зеленого или желтого цвета, порой имеющие временный характер. Примесь к SO_2 частиц щелочных металлов, необходимых для питания растений (кальция, магния, калия), имеет антагонистический характер и снижает неблагоприятное для деревьев действие избыточных количеств двуокиси серы.

Леса вокруг небольших по мощности, а также крупных, но работающих на низкосернистом топливе электростанций могут в течение многих лет не обнаруживать признаки ухудшения своего жизненного состояния (Алексеев с сотр., 1986).

Угнетению и гибели подвергаются чувствительные к SO_2 лишайники и мхи. При хроническом загрязнении сокращается продолжительность жизни хвой. Полное улавливание твердых частиц из труб электростанций приводит к созданию более жесткого воздействия окислов серы и азота на растения. Неблагоприятные метеорологические условия усиливают действие этого довольно мягкого для древесных растений типа загрязнения.

Сопоставление рассмотренных выше сведений о специфике повреждений дает возможность убедиться, что, несмотря на некоторые отличия, атмосферные выбросы разных промышленных предприятий вызывают сходные симптомы. Наибольшим отличием обладают некрозы от эмиссий двух металлургических производств: выплавки цветных металлов (никеля, меди) и алюминия, поскольку в первом случае наиболее чувствительны закончившие рост хвоя и листья, во втором — растущие. Однако и в этих случаях сопутствующие загрязнители могут изменить симптомы повреждения. Без дополнительных химических анализов можно лишь констатировать влияние загрязнения, не уточняя, какой именно фитотоксикант вызвал повреждение.

Распространение хлорозов и некрозов у хвойных пород происходит однотипно: от кончика хвоинки к ее основанию. У лиственных пород верхушечные и краевые повреждения листа вызываются обычно воздействием фтора. В цветовой гамме повреждений преобладают желто-красно-коричневые тона, не отличающиеся постоянством для разных пород и меняющиеся во времени.

Диагностика жизненного состояния деревьев

Наличие тех или иных диагностических симптомов повреждения листьев растений позволяет, хотя и не всегда, осуществить индикацию, опознавание фактора (или факторов), вызвавших данное повреждение. Иногда эти признаки выражены настолько сильно, что они определяют и интенсивность ослабления особей. Гораздо чаще, однако, степень ослабления (или повреждения) дерева определяется другими неспецифичными признаками, а именно: изреживанием густоты кроны вследствие недоразвития или преждевременного опадения листьев и хвои, резким сокращением прироста, скоротечным усыханием ветвей в верхней половине кроны и т. д.

Примером использования признаков состояния листьев и дефолиации крон является шкала ИЮФРО¹ (табл. 13), разработанная для оценки „новой болезни ослабления лесов”, прогрессирующей во многих европейских странах.

Для травянистых растений, особенно однолетников, повреждение и дефолиация листьев позволяют точно характеризовать жизненное состояние растений на данный момент времени и прогнозировать его

¹ ИЮФРО — Международный союз лесных исследовательских организаций.

Таблица 13

Классы повреждения деревьев (цит. по:
Nilsson, Duinker, 1987)

Уровень дефолиации, %	Уровень изменения окраски листьев, %		
	<25	25-60	>60
0 - 10	0	I	II
10 - 20-25	I	II	II
20-25 - 60	II	II	III
>60	III	III	III
Сухое дерево	IV	IV	IV

Примечание. Класс повреждения: 0 - здоровое дерево, I - легкое повреждение, II - умеренное повреждение, III - сильное повреждение.

дальнейшее здоровье. Однако для деревьев, растений с многолетним циклом развития, степень повреждения листьев и жизненное состояние дерева далеко не всегда являются синонимами. Например, у лиственных пород с ежегодно опадающей листвой повреждение листьев или даже полная дефолиация дерева во вторую половину вегетационного периода при сохранении почек оказывает малое влияние на состояние дерева в следующий год.

Приведенная выше шкала (табл. 13), вероятно, вполне применима для оценки „new forest decline”, поскольку проявление симптомов болезни часто не связано с ослаблением дерева и меняется от года к году. Что касается более широкого использования шкалы, в том числе для оценки жизненного состояния деревьев, то оно едва ли целесообразно из-за ее малой прогностической информативности и слишком ограниченного набора признаков ослабления и повреждения особей.

Несравненно более универсальной в этом плане является шкала категорий состояния деревьев, разработанная энтомологами для оценки деревьев, поврежденных насекомыми и пожарами (Санитарные правила, 1970).

Шкала достаточно полно и без лишней дробности отражает основные категории жизнестойкости деревьев. Вместе с тем критерии их выделения нуждаются в определенном уточнении; желательно расширение сферы применимости шкалы, необходимо совершенствование системы балльных оценок. Критические замечания и предложения по доработке шкалы обсуждались в печати (Алексеев, 1982, 1989).

Ниже приведена модифицированная нами шкала, позволяющая использовать ее как в поврежденных (в том числе атмосферным загрязнением), так и в неповрежденных лесах. Шкала не предназначена для индикации причин того или иного состояния дерева - для этого необходимо привлечение дополнительных диагностических признаков.

Шкала категорий жизненного состояния деревьев по характеристике кроны

Здоровое дерево. Деревья не имеют внешних признаков повреждений кроны и ствола. Густота кроны обычная для господствующих деревьев (I—II классов Крафта в случае применимости этой классификации). Мертвые и отмирающие ветви сосредоточены в нижней части кроны; в верхней ее половине крупных отмерших и отмирающих ветвей нет или они единичны и по периферии кроны не видны. Закончившие рост листья и хвоя зеленого или темно-зеленого цвета. Продолжительность жизни хвои типична для региона. Любые повреждения листьев и хвои незначительны (менее 10%) и не сказываются на состоянии дерева.

Ослабленное (поврежденное) дерево.¹ Обязателен хотя бы один из следующих признаков: а) снижение густоты кроны на 30(25—40)% за счет преждевременного опадения или недоразвития листьев (хвои) или изреживания скелетной части кроны; б) наличие 30(25—40)% мертвых и (или) усыхающих ветвей в верхней половине кроны; в) повреждение (объедание, скручивание, ожог, хлорозы, некрозы и т. д.) и выключение из ассимиляционной деятельности 30% всей площади листьев (хвои) насекомыми, патогенами, пожаром, атмосферным загрязнением или по неизвестным причинам.

К категории ослабленных (поврежденных) относятся также деревья с одновременным наличием признаков „а”, „б” и „в” и иными повреждениями (включая ствол и корневые лапы), проявляющимися в меньших размерах, но приводящих к суммарному ослаблению жизненного состояния дерева на 30%.

Сильно ослабленное (сильно поврежденное) дерево. В верхней половине кроны обязателен хотя бы один из следующих признаков: а) снижение густоты облиствения кроны на 60% за счет преждевременного опадения листьев (хвои) или изреживания скелетной части кроны; б) наличие 60% мертвых и (или) усыхающих ветвей; в) повреждение (объедание, скручивание, ожог, хлорозы, некрозы и т. д.) и выключение из ассимиляционной деятельности 60(50—70)% всей площади листьев (хвои) насекомыми, патогенами, пожаром, атмосферным загрязнением или по неизвестным причинам.

К этой категории относятся также деревья с одновременным наличием признаков „а”, „б” и „в” и иными повреждениями (включая ствол и корневые лапы), проявляющимися в меньших размерах, но приводящих к суммарному ослаблению жизненного состояния дерева на 60%.

Отмирающее дерево. Основные признаки отмирания деревьев: крона разрушена, ее густота менее 15—20% по сравнению со здоровой; более 70% ветвей кроны, в том числе ее верхней половины, сухие или усыхающие. Оставшиеся на деревьях хвоя и листья хлоротичны: они

¹ Здесь и далее в шкале термин „поврежденное” дерево используется как синоним термина „ослабленное” дерево. В реальных условиях возможны случаи, когда ослабленное дерево не имеет видимых повреждений, и, наоборот, поврежденное дерево не является ослабленным.

бледно-зеленого, желтоватого, желтого или оранжево-красного цвета. Некорозы имеют белесый, коричневый или черный цвет. В комлевой и средней частях ствола возможны признаки заселения стволовыми вредителями.

Сухостой. В первый год после гибели на дереве могут быть остатки сухой хвои или неопавших сухих листьев, часто имеются признаки заселения насекомыми-ксилофагами. В дальнейшем постепенно утрачиваются ветви и кора.

Приведенная классификация основана на диагностических признаках, каждый из которых достаточен для отнесения дерева к той или иной категории жизненного состояния. Вместе с тем она оставляет возможность использования любых дополнительных частных признаков, которые могут влиять на здоровье дерева.

Необходимо подчеркнуть, что прогнозная ценность использованных в шкале признаков неодинакова. Наименьшей информативностью обладают характеристики повреждения листьев и облиственности крон листопадных видов деревьев, в том числе лиственницы. Эти диагностические признаки характеризуют только текущее состояние дерева; при прекращении воздействия повреждающего фактора они могут существенно измениться уже на следующий год. Повреждение хвои вечнозеленых хвойных пород более длительно сказывается на жизнедеятельности дерева, поскольку наращивание нормального количества (и качества) фотосинтезирующих органов требует нескольких (3–5 и более) лет.

Наиболее информативно для прогнозных оценок состояние ветвей верхней половины кроны дерева. Значительное разрушение кроны вследствие отмирания ветвей требует даже после полного прекращения воздействия вызвавших это явление факторов длительной, иногда десятки лет восстановительной деятельности дерева, причем у особой большинства видов возвращение к первоначальному состоянию здоровья невозможно.

Определение здоровых, отмирающих и мертвых деревьев, как правило, не вызывает затруднений и ошибок. Хорошо различается и внешний вид ослабленных (поврежденных) и сильно ослабленных деревьев, состояние которых близко к „центру” принятых градаций. Возникающие при полевых работах сомнения обычно вызваны существованием деревьев некоторых промежуточных состояний. Например, в любых лесах нередко встречаются особи, для которых характерно „начало ослабления” (повреждения). При их таксации возможен двойной путь: либо внести в перечетную ведомость в качестве деревьев промежуточной градации, либо поочередно относить их к ближайшим категориям.

Оптимальное время обследования древостоев — начало второй половины вегетационного периода, когда у большинства видов деревьев закончен рост листьев и побегов.

Оценка жизненного состояния древостоев

На основании данных, полученных в результате таксации деревьев и оценки их состояний на пробных площадях, рассчитывают показатели жизненного состояния древостоев. С этой целью деревьям той или иной

категории жизненности присваивают определенный коэффициент, который в дальнейшем используют в расчетах. В настоящее время в СССР и других странах распространены балльные оценки состояния деревьев (и древостоев), которые представляют собой набор чисел: 0–4 (Miller, Millesan, 1971; Еверт и др., 1981); 0–5 (Lux, Peiz, 1968), 1–6 (Санитарные правила..., 1970), I–VIII (Исаев и др., 1988). Например, согласно „Санитарным правилам в лесах СССР” (1970), здоровые деревья оцениваются баллом 1, ослабленные – 2, сильно ослабленные – 3, отмирающие – 4, свежий сухостой – 5, старый сухостой – 6. Здоровые древостои имеют индекс от 1.0 до 1.5, ослабленные – от 1.6 до 2.5, сильно ослабленные – от 2.6 до 3.5, усыхающие – от 3.6 до 4.5, сухостой – от 4.6 и выше (Карпенко, 1981).

Искусственность ступеней оценочных шкал неоднократно была предметом критики (Алексеев, 1982; Reuther, 1987; Muir, McCune, 1987).

Мы предлагаем деревьям различных категорий жизненности присваивать коэффициенты, соответствующие состоянию их здоровья. Это позволяет перейти от обычно используемых номерных индексов к показателям качественного, смыслового значения. Жизненное состояние здоровых деревьев приравнивают к 100%, мертвых – 0%. Для деревьев промежуточных градаций указывают коэффициенты, соответствующие их жизненному состоянию к моменту перечета.

В принципе оценку жизненного состояния можно записать для каждого дерева пробной площади с любой индивидуальной дробностью, не забывая, однако, о природной вариабельности внешнего вида деревьев и весьма ограниченной точности диагностики, едва ли превышающей 10% от всей шкалы.

Для большинства производственных и исследовательских целей вполне достаточно оценить жизненное состояние деревьев, категории которых перечислены в вышеприведенной шкале. В этом случае целесообразно принять, что ослабленные особи утратили примерно треть часть жизненных потенциалов, а сильно ослабленные – $\frac{2}{3}$ и их „здоровье” оценивается соответственно в 70 и 40% нормального. Жизненный потенциал отмирающего дерева редко превышает 5% возможного.

Расчет жизненного состояния древостоя производится по формуле:

$$L_v = \frac{100v_1 + 70v_2 + 40v_3 + 5v_4}{V}, \quad (1)$$

где L_v – относительное жизненное состояние древостоя, рассчитанное с учетом крупности деревьев; v_1 – объем древесины здоровых деревьев лесообразователя (или лесообразователей) на пробной площади или на 1 га, в m^3 ; v_2, v_3, v_4 – то же для ослабленных (поврежденных), сильно ослабленных и отмирающих деревьев соответственно; 100, 70, 40 и 5 – коэффициенты, выражающие (в процентах) жизненное состояние здоровых, ослабленных, сильно ослабленных и отмирающих деревьев; V – общий запас древесины деревьев древостоя на пробной площади или 1 га, в m^3 (включая объем сухостоя).

При показателе от 100 до 80% жизненное состояние древостоя оценивается как „здоровый”, при 79–50% древостой считается ослабленным, при 49–20% – сильно ослабленным, при 19% и ниже – полностью разрушенным.

Широко распространен расчет индексов состояния древостоев по числу деревьев. В этом упрощенном случае:

$$L_n = \frac{100n_1 + 70n_2 + 40n_3 + 5n_4}{N}, \quad (2)$$

где L_n – относительное жизненное состояние древостоя, рассчитанное по числу деревьев; n_1 – число здоровых, n_2 – ослабленных, n_3 – сильно ослабленных, n_4 – отмирающих деревьев лесообразователя (или лесообразователей) на пробной площади (или 1 га); N – общее число деревьев (включая сухостой) на пробной площади или 1 га.

Расчеты жизнестойкости древостоев по числу деревьев более просты и быстры, чем по объему, но гораздо менее точны, поскольку предполагают одинаковое значение деревьев разной крупности, разного ранга. В действительности оно резко различно. Фотосинтетическая деятельность больших и малых деревьев, их продукция, контролируемый ими объем пространства в экосистеме различаются в десятки и сотни раз. Вероятно, при оценке жизнестойкости древостоя было бы наиболее правильно учитывать величины фитомассы особей различных категорий состояния, однако в настоящее время последнее не всегда возможно из-за недостатка данных. В связи с этим было предложено использовать объемные показатели стволов деревьев (Алексеев, 1982), определение которых является обычной процедурой при обработке данных пробных площадей и не вызывает каких-либо сложностей. Результаты расчетов по формулам 1 и 2 совпадают далеко не всегда, причем отклонения оценок могут иметь как одинаковый знак (Барткявичус, 1987), так и разный (Алексеев, 1989). В не подвергавшихся уходу молодняках использование формулы „по числу деревьев” занижает жизнестойкость древостоев, иногда существенно. Происходит это из-за того, что в молодых древостоях опад формируется из многочисленных, отставших в росте угнетенных деревьев, не играющих значительной роли в жизни и здоровье древостоя, но сильно влияющих на значение индекса. В начинающих распадаться разновозрастных перестойных древостоях оценка жизнестойкости „по числу деревьев”, напротив, может дать завышенные значения. Аналогичная ситуация наблюдается и при воздействии на взрослые древостой атмосферных загрязнителей, вызывающих преимущественное повреждение господствующих особей: в этом случае использование упрощенных методов расчета может привести к недооценке воздействия промышленных выбросов. Заметим, однако, что при решении отдельных задач, например выяснении состояния аллейных посадок, целесообразен расчет именно „по числу деревьев”.

Один из важнейших методических вопросов – отношение к включению сухостоя в оценку жизненного состояния древостоев.

В лесах, не подвергавшихся уходу и санитарным рубкам, в процессе роста и дифференциации деревьев переходит в угнетенную, ослабленную

часть, а затем в отпад огромное число особей, составляющих значительную долю деревьев древостоя (Морозов, 1970); данные об этом можно получить из многочисленных таблиц хода роста (Третьяков и др., 1952; Козловский, Павлов, 1967, и др.). Таким образом, наличие в лесу сухостоя — вполне естественное и закономерное явление, присущее нормальным, здоровым древостоям. Учет отмерших деревьев при определении санитарного состояния леса вполне правомерен, поскольку он имеет значение для оценки пожарной и санитарной опасности. Целесообразно ли учитывать сухостой при определении жизненного состояния лесов? Обладая нулевой жизненностью, деревья в первые годы после гибели оказывают определенное влияние на живую часть эдифицирующей синузиды леса через численность и динамику энтомовредителей и патогенов, появление или трансформацию экологических ниш (например, на изменение условий светового питания или непосредственное освобождение наземного пространства для соседних деревьев). Продолжительность сколько-нибудь заметного воздействия сухостоя на древостой специально, насколько нам известно, не изучалась; общие соображения позволяют предполагать, что она не выходит за пределы 10 лет, ограничиваясь в большинстве случаев 2–5 годами. До появления более определенных сведений предлагается включить в расчет состояния леса сухостой с давностью его образования не более 10 лет.

В молодняках, средневозрастных и приспевающих древостоях (а во многих лиственных лесах СССР и при более высоком возрасте) продолжительность стояния отмерших деревьев „на корню” обычно не превышает 10 лет; далее они переходят в категорию валежа и перестают учитываться в оценках. В северных лесах стволы отмерших хвойных деревьев часто стоят по нескольку десятилетий, иногда по 50–70 лет, практически не влияя на жизненность древостоев. Их учет и включение в оценку, практикуемые ныне, существенно занижают показатели состояния здоровья лесов (рис. 2) и тем самым ставят разновозрастные таежные леса в неравное оценочное положение по сравнению с лесами иных ботанико-географических районов. Таким образом, предлагаемая мера выравнивает систему оценок.

В ряде случаев целесообразно знать не столько жизненное состояние древостоя, сколько меру его поврежденности. Для проведения такой оценки деревьям разных категорий состояния придают иные коэффициенты. Так, здоровому неповрежденному дереву присваивают коэффициент 0, поврежденному (ослабленному) — 30%, сильно поврежденному — 60%, усыхающему — 95%, сухостойю — 100%. Соответственно изменится и формула расчета:

$$D_v = \frac{30v_2 + 60v_3 + 95v_4 + 100v_5}{v}, \quad (3)$$

где D_v — поврежденность древостоя, в %; v_2, v_3, v_4, v_5 — объем древесины поврежденных (ослабленных), сильно поврежденных, усыхающих деревьев и сухостойа на пробной площади или 1 га, в м³; 30, 60, 95 и 100 — коэффициенты, выражающие, в %, поврежденность разных категорий

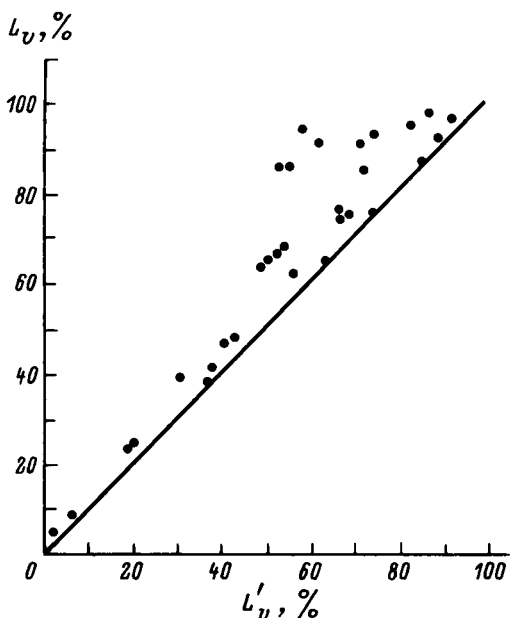


Рис. 2. Сравнение различных методов расчета жизненного состояния древостоев Кольского полуострова.

По оси абсцисс – жизненное состояние древостоев при учете деревьев, отмерших в последние 10 лет, %.

деревьев; V – общий запас древесины деревьев древостоя на пробной площади или 1 га, в м^3 (включая объем здоровых деревьев).

При показателе D_v менее 20% древостой можно считать „здоровым” (поврежденность от 11 до 19% свидетельствует о начальном ослаблении древостоя), при 20–49% – „поврежденным”, при 50–79% – сильно поврежденным, при 80% и более – „разрушенным”.

Иногда удобнее использовать показатели здоровья (или поврежденности) деревьев, выраженные не в процентах, а в долях единицы: это не меняет сути описанной методики и позволяет сохранить за результатами расчетов принятое в последние годы название „индекса” жизненного состояния древостоев.

КЛАССИФИКАЦИЯ ПОВРЕЖДЕННЫХ ЗАГРЯЗНЕНИЕМ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Необходимость выделения и классификации поврежденных атмосферными загрязнителями лесов возникла несколько десятилетий назад, когда с бурным ростом промышленности резко возросли выбросы поллютантов и появились явные нарушения в состоянии растительности.

Принципы классификации достаточно просты: они заключаются в выборе и использовании хорошо узнаваемых в природе (или легко определяемых) характеристик жизненного состояния экосистем. Для оперативной деятельности лесного хозяйства в условиях локального загрязнения лесов, при получении экспертных оценок с целью наложения штрафных санкций и каких-либо других „мезомасштабных” мероприятий обычно руководствуются состоянием древостоев; в этом случае достаточна классификация, основанная только на оценке жизненного состояния деревьев (с. 49). Для крупномасштабных решений, в том числе разработки политики государства в отношении окружающей среды, крайне важно вовремя знать первые симптомы неблагополучия, иметь данные о начальных стадиях повреждения наиболее чувствительных компонентов лесных экосистем. С учетом этого обстоятельства предлагается выделять по жизненному состоянию 5 классов лесных экосистем: I - класс ненарушенных экосистем; II – класс начального повреждения экосистем; III – класс поврежденных экосистем; IV – класс сильно поврежденных экосистем; V – класс полностью разрушенных экосистем.

I. *Класс не нарушенных атмосферным загрязнением лесных экосистем.* В сообществах этого класса не наблюдается симптомов повреждений от загрязнения ни у одного из компонентов экосистем, в том числе у эпифитного покрова лишайников. Древостой по жизненному состоянию оценивается как „здоровый” ($L_v = 99-90\%$), если нет влияния других стрессовых ситуаций. Многолетнее содержание двуокиси серы в воздухе районов распространения лесов I класса – менее 0.005 мг/м^3 , что ненамного превышает верхнюю границу содержания газа в геохимически чистой атмосфере (см. табл. 8); выпадение сульфатов – до $15-20 \text{ кг/га}$ в год (Брюханов и др., 1982). Судя по литературе, значительная часть лесов многих европейских стран уже не относится к этому классу.

При исследовательских работах целесообразно использовать экосистемы не нарушенных загрязнением лесов в качестве эталонных для сравнительного изучения поврежденных экосистем.

II. *Класс начального повреждения лесных экосистем.* В качестве характерного признака начального повреждения лесной экосистемы под влиянием поллютантов мы принимаем нарушение или разрушение покрова эпифитных лишайников. Возможно использование в качестве характерных и любых других признаков, свидетельствующих о повреждении того или иного компонента экосистемы. Деревья также могут иметь симптомы влияния поллютантов, однако в лесах этого класса обязательно выполнение следующего условия: здоровые деревья в древостое преобладают и жизненное состояние древостоев не имеет существенных (более 10%) отклонений от соответствующего показателя эталонных аналогов – незагрязненных лесов. Если незагрязненные леса отсутствуют, то L_v древостоев с начальным повреждением не должно быть ниже 80%.

Леса II класса обычны при региональном типе загрязнения атмосферы. При локальных источниках загрязнения они присутствуют всегда и наиболее широко распространены вокруг работающих на ископаемом топливе электростанций. В зависимости от мощности последних, степени

очистки выбросов и содержания серы в углях зона таких лесов может распространяться на несколько километров от трубы (Алексеев с сотр., 1986) или простирается на 30–50 км и далее, что наблюдается в сфере действия выбросов мощных тепловых электростанций.

Целесообразность выделения лесов этого класса диктуется все большим распространением регионального загрязнения. Наиболее важно сигнальное значение начальных повреждений.

III. *Класс поврежденных лесных экосистем.* Основным признаком поврежденной лесной экосистемы является утрата лидерства здоровыми деревьями — основным лесообразователем: их доля составляет в лесах этого класса менее 50 % как по числу, так и объему. Жизненное состояние древостоев оценивается как „ослабленное”, поврежденность составляет 20–49 %. При атмосферном загрязнении здесь широко распространены хлорозы и некрозы листьев, значительно снижена продолжительность жизни хвои, происходит отмирание ветвей в верхней части кроны. Покров эпифитных лишайников практически разрушен.

Леса этого класса широко распространены в сфере действия выбросов промышленных предприятий черной и цветной металлургии, заводов по производству минеральных удобрений, предприятий целлюлозно-бумажной промышленности. Они получают распространение также при длительном региональном загрязнении.

IV. *Класс сильно поврежденных лесных экосистем.* В древостоях таких экосистем здоровые деревья основного лесообразователя единичны или отсутствуют. Состояние древостоев оценивается как сильно ослабленное (сильно поврежденное) и характеризуется потерей жизненного потенциала на 50–80 %. Продолжительность жизни хвои снижена более чем в 2 раза, массовое распространение имеют хлорозы и некрозы листьев и хвои, подрост и подлесок повреждены. Зону, в которой преобладают экосистемы этого класса, можно назвать зоной разрушения экосистем. Существенное значение в ухудшении жизненного состояния растений здесь имеет изменение почвенных условий.

Перечень промышленных предприятий, выбросы которых приводят к неизбежному появлению лесов этого класса, значительно более узок, чем для лесов II–III классов, а территория с сильно поврежденными лесами имеют гораздо меньшее распространение. Однако вокруг крупных комбинатов по выплавке цветных металлов зоны разрушения занимают десятки и сотни тысяч гектаров.

В случае регионального загрязнения сильно поврежденные леса возникают как результат дополнительного воздействия других абиотических или биотических стрессов. При этом само загрязнение может играть роль триггерного механизма, вызывающего ослабление экосистем и провоцирующего тем самым дальнейшее развитие неблагоприятной ситуации, в частности вспышки численности энтомовредителей (Исаев с сотр., 1988).

V. *Класс полностью разрушенных экосистем.* Леса отсутствуют, здоровых и ослабленных деревьев нет, возможны остатки разрушенных древостоев с сильно поврежденными и отмирающими особями. Площади, занимаемые полностью деградированными экосистемами, относительно

невелики; лишь в отдельных случаях, в частности вокруг крупных комбинатов по выплавке цветных металлов, они составляют тысячи гектаров.

Приведенная классификация построена на признаках состояния лесного сообщества, главным образом его эдифицирующей синузии. Легко заметить, что такой подход позволяет использовать определяющий признак того или иного класса для выявления степени поврежденности лесов при воздействии любого стрессового фактора, а не только загрязнения атмосферы. Что касается дополнительных, уточняющих признаков, то они будут меняться с изменением повреждающего агента. Безусловно, возможно дальнейшее расширение ассортимента признаков и для случая загрязнения атмосферы, в том числе из других блоков экосистемы. Например, при изменении рН осадков меняется не только эпифитная лишенофлора, но и комплекс листовой энтомофауны (Яновский, 1989), причем последний симптом может оказаться более ранним вестником начала повреждения экосистемы.

Глава 5

ИЗМЕНЕНИЕ ЛЕСНЫХ ПОЧВ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ЗАГРЯЗНЕНИЯ СОЕДИНЕНИЯМИ СЕРЫ С РАЗЛИЧНЫМИ ПРИМЕСЯМИ

ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ¹

При промышленном загрязнении почва служит активным биогеохимическим барьером на пути продуктов техногенеза; при этом она сама структурно и функционально изменяется, воздействуя тем самым на ход развития всей экосистемы.

Общие принципы классификации почв и отдельных горизонтов по устойчивости к загрязнению выработаны М. А. Глазовской (1979). Ею предложена таблица подвижности элементов в почве (табл. 14), имеющая большое значение для понимания поведения загрязняющих агентов в экосистемах.

Важную роль в судьбе загрязнителей в почве играет гумус, „гумусовая оболочка Земли” (Ковда, 1978) — экран, удерживающий элементы-биофилы от стока в океан, и пурификатор загрязнений биосферы. Деятельность человека приводит к разрушению „гумусосферы” как в результате прямого уничтожения почв эрозией и техногенезом, так и в силу минерализации гумуса при нерациональном использовании земель в сельском и лесном хозяйстве.

В ряду загрязняющих агентов одно из ведущих мест принадлежит техногенной сере, поступающей в растения и почвы в огромных количествах. Однако это обстоятельство не попало в поле зрения отечественных

¹ Автор О. Г. Чертов.

Таблица 14

Подвижность биологически активных элементов в различных почвах
(по: Глазовская, 1979)

Кислотность почвы	Почвы		
	практически неподвижные	слабоподвижные	подвижные
I. Субаэральные почвы			
Кислые (рН < 5.5)	Mo ⁴	Pb ²⁻⁴ , C ³⁻⁶ , Ni ²⁻³ , Co ²⁻³ , V ⁴⁻⁵ , As ³ , Se ³	Sr, Ba, Cu, Zn, Cd, Hg, S ⁶
Слабокислые (рН 5.5–5.7)	Pb	Sr, Ba, Cn, Cd, Cr ³⁻⁶ , Ni ²⁻³ , Co ²⁻³ , Mo ⁴ , Hg	Zn, V ⁵ , As ⁵ , S ⁶
Щелочные (рН 7.5–9.5)	Pb, Ba, Co	Zn, Ag, Sr, Cu, Co	Mo ⁶ , V ⁶ , As ⁵ , S ⁶
II. Глеевые почвы			
Кислые (рН < 5.5)	S ² , Mo ⁴ , V ³⁻⁴ , As ³	Cu ² , Zn ² , Pb ² , Co ² , Ni ² , Cr ²	Sr, Ba, Ag
Слабокислые (рН 5.5–7.5)	S ² , Ba, Pb, Mo	Cu ² , Zn ² , Co ² , Ni ² , As ³ , Se, V, Mo, Cr	Sr
Щелочные (рН 7.5–9.5)	S ² , Ba, Pb, Zn, Co, Ag	Mo, Sr, As, Se, V	Ni, Hg

почвоведов, занимающихся в основном выявлением изменения почв под влиянием тяжелых металлов и органических загрязнителей.

Сера служит важным элементом питания, поэтому она активно вовлекается в биологический круговорот и в процессе почвообразования аккумулируется в верхних гумусовых горизонтах почв. Естественным источником серы в почве являются пириты, содержащие серу в восстановленной форме.

Более 90% серы аккумулятивных горизонтов заключено в органическом веществе и гумусе (Айдинян, 1964; Tabatabai, Bremner, 1972; Френей, Вильямс, 1983). Цикл серы в почве сопряжен с циклом азота (Frink, Voigt, 1976; Reuss, 1980), и отношение N : S варьирует от 10 : 1 до 5 : 1 (Френей, Вильямс, 1983). Однако цикл серы существенно отличается от цикла азота, поскольку в аэробных условиях минерализация органической серы осуществляется сероокисляющими бактериями до иона сульфата, а в анаэробных — сульфатредуцирующими микроорганизмами до сероводорода.

В ряде работ отмечается, что большая часть серы присутствует в гуминовых кислотах (Айдинян, 1964). По другим данным, именно фульвокислоты содержат в себе наибольшие количества серы (Крупский с соавт., 1971; Крупский, Мамонова, 1974; Bettany et al., 1979); отношение C : S в гуминовых кислотах, согласно этим авторам, составляет 75–99, а в фульвокислотах — 32–51.

Большинство авторов указывают на присутствие двух типов связи серы с гумусовыми кислотами: сера, непосредственно связанная с углеродом алифатических структур ($-R-S$), и сложные эфиры серной кислоты ($-R-O-SO_3H$), в иностранной литературе называемые HI -редуцируемой серой и „органосульфатами” (Tabatabai, Bremner, 1972; Freney et al., 1975; Fitzgerald, 1978; Френей, Вильямс, 1983). Сера, связанная с углеродом, составляет около 10%, сложные эфиры серной кислоты — от 50 до 70% общей серы. Обе формы серы довольно легко доступны для корней растений (Fitzgerald, 1978).

Скорость сорбции сернистого газа повышается с уменьшением кислотности, будучи максимальной в карбонатных почвах, и практически не зависит от деятельности микроорганизмов (Payrissat, Bailke, 1975). Поэтому почвы вблизи источников выбросов серы сорбируют до 50–160 кг/га в год (Nyborg et al., 1976; Фокин с сотр., 1981). Поверхность почв США может поглощать 600 млн. т двуокиси серы в год при выбросе 33 млн. т в год (Canter et al., 1974). В целом сорбция сернистого газа и сульфатов представляет собой физико-химический процесс, зависящий от кислотности, количества глины и гумуса (Halstead, Rennie, 1977; Couto et al., 1979), а в подпочве — от количества коллоидных полуторных окислов (Johnson, Cole, 1977). Сорбция сульфатов сильно подавляется ионом фосфорной кислоты, что объясняет большие потери серы из пахотных почв при внесении удобрений (Metson, Blakemore, 1978).

Имеется несколько типов загрязнения серой: кислые осадки, сера в комплексе с тяжелыми металлами, сера в комплексе со щелочной золой и пылью.

ВЛИЯНИЕ КИСЛОТНЫХ ОСАДКОВ НА ЛЕСНЫЕ ПОЧВЫ¹

Сведений об изменении внешнего облика лесных почв под влиянием кислотных осадков очень мало. При экспериментальном подкислении в лесу Э. Боот с сотр. (Vååth et al., 1979) обнаружили увеличение мощности подзолистого горизонта в подзолистых почвах Швеции с 6 до 9 см. В работе В. М. Дроздовой с сотр. (1964) приведены карты кислотности осадков на европейской территории СССР, из которых следует, что по северному побережью Финского залива уже в 50-х годах выпадали дожди с повышенной кислотностью. Из сопоставления мощности горизонтов поверхности подзолистых почв прибрежной части Карельского перешейка и его центра, по данным О. Г. Чертова (1981, с. 40, табл. 7), следует, что мощность подзолистого горизонта в зоне кислых дождей была в 1.3–3.7 раза выше, а иллювиального горизонта — в 1.1–1.4 раза ниже. Специальное обследование в 1985 г. двух участков на идентичных местобитаниях (сосняк брусничный на сильнодренированных флювиогляциальных песках с уровнем грунтовых вод 3–4.5 м) на побережье (Зеленогорск) и в „ветровой тени” Центрального Карельского плато (Сосново)

¹ Автор О. Г. Чертов.

Таблица 15

Мощность горизонтов, см, поверхностно-подзолистых почв
Карельского перешейка (n = 15)

Горизонт	Западная часть (Зеленогорск)	Восточная часть (Сосново)	Критерий Стьюдента	Достоверность различий (P)
A ₀	4.1±0.26	3.5±0.26	1.66	< 0.90
A ₁ A ₂	1.7±0.25	1.1±0.12	2.17	0.95
AB _h	7.0±0.28	11.2±0.30	10.37	> 0.999

выявило определенные различия в морфологии почв (табл. 15). В зоне вероятного выпадения кислых осадков сильнее проявляется подзолообразование, а гумусово-иллювиальные горизонты имеют не только меньшую мощность, но и существенно слабее прокрашены иллювиальным гумусом.

Вблизи предприятий, выбрасывающих двуокись серы, pH почвы иногда достигает величины 2.8–2.1 (Hutchinson, Whytby, 1976; Белицина, Дронова, 1981; Butzke, 1984). В Чехии кислотность лесных почв заметно возросла за последние 40 лет (Pelišek, 1983).

Особенно ясно подкисление почв выявляется в лабораторных и полевых экспериментах с искусственными кислотными дождями. В многолетних полевых опытах в ФРГ (Hetsch et al., 1980), Норвегии (Abrahamsen, 1983) и Швеции (Bååth et al., 1979) показано снижение pH почти на одну единицу, в лабораторных экспериментах это подкисление выражено еще сильнее: с pH 4–5.5 до 2.4–4.2 (Чертов, Меньшикова, 1983) в зависимости от интенсивности подкисления (табл. 16). Согласуются с полевыми экспериментами результаты математического моделирования почвенной кислотности Дж. Реуса (Reuss, 1980): почва с емкостью катионного обмена 10 мг-экв./100 г и степенью насыщенности 20% за 10 лет воздействия кислого дождя [pH 4, 1100 мм в год, 110 мг-экв./H⁺/(м²·год)] снизит pH с 5.7 до 5.5, если она не сорбирует сульфаты, и с 5.5 до 5.2, если сульфаты сорбирует. Это отражает существенные изменения почвенного поглощающего комплекса: из него происходит вытеснение и вымывание кальция и магния (Overrein, 1972; Jackson et al., 1977; Abrahamsen, 1980, 1983b; Johnson et al., 1983; Чертов, Меньшикова, 1983, и др.) и насыщение водородом. Увеличение подвижности алюминия (Lochman, 1981; Lee et al., 1982) приводит к повышению фитотоксичности почв. Б. Ульрих (Ulrich, 1983) считает подвижный алюминий основным фактором дестабилизации лесных экосистем под воздействием кислых осадков. Возникает новый тип закрепления серы в лесных почвах: осаждение сульфатов в форме алуниита – труднорастворимого алюмогидроксисульфата [KAl₃(OH)₆(SO₄)₂] (Adams, Rawaifih, 1977; Wolt, 1981).

Избыточная сера включается преимущественно в состав фульвокислот, и при сильном загрязнении содержание ее в фульвокислотах может повыситься до 30% (Hutchinson, Whitby, 1976). Гуминовые кислоты

Таблица 16

Результаты экспериментального подкисления образцов ненарушенной подстилки (площадь 25 × 25 см²) 0.01 н. H₂SO₄ (рН 2.2) в течение 3-месячного полива

Тип леса	Горизонт	Исходное состояние	Поступление серы при подкислении, кг/га		
			0	50	500
Сосняк черничный, синузия <i>Pleurozium schreberi</i>	A' ₀	<u>4.85</u>	<u>5.25</u>	<u>3.95</u>	<u>1.45</u>
		0.23	0.19	Не опр.	Не опр.
	A'' ₀	<u>4.20</u>	<u>4.93</u>	<u>4.40</u>	<u>2.65</u>
		0.25	0.25	0.26	0.81
С. черничный, синузия <i>Hylocomium splendens</i>	A' ₀	<u>4.85</u>	<u>5.28</u>	<u>3.83</u>	<u>1.65</u>
		0.22	0.34	0.31	0.85
	A'' ₀	<u>3.80</u>	<u>4.73</u>	<u>4.23</u>	<u>2.35</u>
		0.24	0.21	0.32	0.88
С. брусничный, синузия <i>Dicranum</i> sp.	A' ₀	<u>4.45</u>	<u>5.05</u>	<u>4.77</u>	<u>1.75</u>
		0.19	0.22	Не опр.	Не опр.
	A'' ₀	<u>4.15</u>	<u>4.77</u>	<u>4.00</u>	<u>2.50</u>
		0.17	0.21	0.24	0.48

Примечание. Над чертой – рН, под чертой – сера, %.

Таблица 17

Некоторые физико-химические свойства подстилки поверхностно-подзолистых почв Карельского перешейка (n = 15)

Свойства подстилки	Западная часть (Зеленогорск)	Восточная часть (Сосново)	Критерий Стьюдента	Достоверность различий (P)
рН (водный)	3.3 ± 0.02	3.6 ± 0.04	6.09	> 0.999
Углерод	29.6 ± 1.39	40.8 ± 1.88	4.79	> 0.999
Сера	0.21 ± 0.015	0.25 ± 0.012	2.05	< 0.90
Насыщенность серой	6.3 ± 0.63	5.3 ± 0.22	1.50	< 0.90

практически не участвуют в связывании избыточной серы, гумины связывают ее в меньшей степени по сравнению с фульвокислотами (Чертов, Меньшикова, 1983).

Данные нашего полевого обследования (табл. 17), хотя и демонстрируют достоверно пониженную кислотность лесных подстилок на побережье Финского залива (Зеленогорск), не дают основания для заключения, что это снижение определяется кислыми осадками: на побережье

в подстилках также меньше и серы, а степень насыщенности серой, рассчитанная по формуле, приведенной на с. 75, в обоих районах одинакова.

Повышение кислотности почв под воздействием кислых осадков приводит к агрегированию гуминовых кислот и повышению растворимости фульвокислот (Shnitzer, 1978). Более того, резко повышается растворимость всей системы гумусовых веществ, а количество гумина (нерастворимого остатка) сильно понижается. Это приводит, во-первых, к дополнительному повышению кислотности почв, во-вторых, к значительным потерям гумуса за счет его вымывания: в эксперименте О. Г. Чертова и Г. П. Мельшиковой (1983) потери гумуса в минеральных горизонтах составили 25–66%.

Очень существенное воздействие кислотные осадки оказывают на микроорганизмы лесных почв (Rippon, 1978; Bååth et al., 1979; Bewley, Stotzky, 1983; Lettl, 1984), причем интенсивно развиваются фитотоксичные группы грибов (Лебедева, Семенцова, 1985). Отмечается также снижение скорости денитрификации и азотфиксации (Francis, 1982; Chang Fu-Hsian, Alexander, 1983).

Изменяется при подкислении и количество почвенных животных: снижается численность мелких червей *Enchytraeidae* (Abrahamsen, 1983a), микроартропод (Graft, Webb, 1984), тогда как численность *Collembola* увеличивается (Bååth et al., 1980).

Естественно, что комплекс перечисленных изменений приводит к уменьшению биологической активности лесных почв. Интенсивность дыхания почв снижается в 1.5–2.5 раза (Tamm, 1976; Bååth et al., 1979): с 200 до 80 мг С/100 г почвы в неделю. Значительно медленнее идет разложение лесной подстилки (Abrahamsen et al., 1978; Bååth et al., 1980; Lohm, 1980; Novland et al., 1980). В лабораторном эксперименте это снижение было 2–4-кратным (табл. 18). При этом разложение идет с преимущественным образованием фульвокислот (Ганжара, Рассохина, 1977). Полностью минерализация прекращается при pH 1.6 (Bewley, Stotzky, 1984). В итоге можно ожидать изменения типа гумусообразования, и уже есть данные о трансформации модергумусных почв в грубогумусные в загрязненных лесах (Buch, 1982).

Резюмируя изложенное о воздействии кислотных осадков на лесные почвы, можно заключить, что в них происходят следующие изменения.

1. Повышение кислотности (снижение pH), выщелачивание обменных оснований, увеличение подвижности алюминия, осаждение серы в виде алунита.
2. Повышение растворимости и вымывание гумуса из минеральных горизонтов, сорбция серы преимущественно фульвокислотами.
3. Снижение количества бактерий, относительное увеличение численности микромицетов, блокирование цикла азота на стадии аммиака, снижение численности и активности почвенной фауны.
4. Снижение интенсивности почвенного дыхания и скорости разложения растительных остатков.
5. Трансформация типа гумусообразования в сторону грубогумуса и усиление подзолообразования.

В итоге при подкислении почвы сначала наблюдается некоторое улучшение роста леса за счет покрытия дефицита серы и азота, затем рост

Таблица 18

Влияние экспериментального подкисления на свойства грубогумусной подзолистой супесчаной почвы

Свойства почв	Почва до опыта	Почва после опыта	
		контроль	подкисление
рН (водный):			
A_0	4.4–4.6	4.7–4.8	2.4–2.7
$A_1 (A_1 A_2)$	3.9–4.3	4.0–4.4	2.8–3.1
Сера, %, A_0	0.18–0.21	0.26–0.27	0.43–0.59
Углерод, %:			
A_0	33–38	33–35	32–37
A_1	10.4	10.0	6.2–9.6
$A_1 A_2$	2.36	1.70	0.8–0.9
Минерализация, %:			
A_0^I	0	24.4	10.6–11.8
A_0^II	0	4.2	1.3–2.3
Сера, % к общей сере в A_0 :			
ГК	13–20	16–18	6–9
ФК	51–74	14–24	74–83
НО	9–29	57–70	8–22

Примечание. ГК – гуминовые кислоты, ФК – фульвокислоты, НО – нерастворимый остаток.

Таблица 19

Чувствительность почв к кислым осадкам в зависимости от свойств верхней 15-сантиметровой толщи минеральных горизонтов почв (по: McFee, 1980, 1983)

Классы чувствительности	Емкость катионного обмена, мг-экв./100 г	Степень насыщенности основаниями, %	рН водный
Чувствительные	< 6	30–50	> 5
Слабочувствительные	6–15	> 50	> 5
Нечувствительные	> 15	> 50	> 6
	Разная	< 30	< 5

снижается в связи с увеличением кислотности, накоплением подвижного алюминия и повреждением корней (Matzner, 1984).

Меры борьбы с подкислением почв в принципе очень просты: это известкование; эффективным может быть даже простое перемешивание верхних горизонтов с подпочвой (Huttermann, 1985).

Конкретными придержками для определения степени чувствительности почв к кислым осадкам могут служить данные американских исследователей (McFee, 1980; Klopatek et al., 1980), обобщенные в табл. 19. Мы дополнили ее данными о свойствах подстилки и типах гумуса

Таблица 20

Чувствительность лесных почв к кислым осадкам
в зависимости от типов гумуса

Классы чувствительности	Свойства подстилки		Типы гумуса
	емкость катионного обмена, мг-экв./100 г	рН водный	
Чувствительные	< 25	> 4	Малогумусные, сухие грубогумусные, модергумусные и мелкодерновые супесчаные и песчаные
Слабочувствительные	25–35	> 4	Мулевые, дерновые и модергумусные песчаные
Нечувствительные	> 35	> 3	Грубогумусные, влажные грубогумусные, торфянистые и торфяные. Модергумусные, мулевые и дерновые суглинистые

(табл. 20). В целом же можно полагать, что в лесной зоне СССР чувствительными к кислым осадкам являются поверхностно-подзолистые песчаные почвы, а нечувствительными – все тяжелые, торфяные, пойменные и карбонатные почвы, а также все сильнокислые почвы разного генезиса и гранулометрического состава.

Еще раз подчеркнем, что в нашей стране влияние кислотных осадков на лесные почвы и лесные экосистемы проявляется не только в западной части европейской территории СССР, испытывающей влияние трансграничного переноса из Западной Европы, но и в других районах: в радиусе более 100 км от крупных промышленных центров и агломераций и 50 км от больших металлургических предприятий и тепловых электростанций может быть расположена зона выпадения кислых осадков, где лесные экосистемы находятся под влиянием избыточного поступления серы и протона.

ЗАГРЯЗНЕНИЕ ЛЕСНЫХ ПОЧВ СЕРОЙ В КОМПЛЕКСЕ СО ЩЕЛОЧНОЙ ЗОЛОЙ¹

При этом типе загрязнения в почву вблизи работающих на угле и сланцах электростанций поступает серы до 100 кг/га в год и более (Друзина и др., 1983) совместно с огромным количеством щелочной пыли – до 30 т/га в год (Suš, 1976; Кулиев, 1977; Кулиев, Лобанов, 1978; Bublinc, Supuka, 1978). При таком сильном загрязнении лесные почвы изменяются очень существенно, что отражается и на их внешнем облике: в Западной Европе в ряде случаев хорошо различим слой, включающий выпавшую золу (Dunger, 1982). На европейской территории СССР при таком загрязнении лесная подстилка становится перегнойной.

¹ Авторы О. Г. Чертов, В. Д. Друзина, Г. П. Меньшикова.

Таблица 21

Мощность горизонтов торфяных почв в редкостойных заболоченных сосняках северной тайги вблизи работающей на угле электростанции, см

Расстояние от ТЭС, км	T ₀ (очёс)	T ₁	T ₂	T ₃	Общая мощность торфа, * см	Объемная масса слоя торфа 0–10 см (без очёса), г/см ³
0.5	3	0	35	35	70	0.087
1	3	0	30	38	68	0.095
2	3	6	24	54	84	0.084
7	3	5	40	10	55	0.062
15	4	36	24	0	60	0.078

* Среднее из 10 определений.

Таблица 22

Свойства грубогумусных подзолистых песчаных почв при загрязнении серой и щелочной золой

Свойства почв	Расстояние от ТЭС, км		
	7.0	15.0	100.0
	Запас A ₀ , кг/м ²		
	15.4	11.5	4.7
рН солевой:			
A ₀	6.8–7.0	5.3–6.0	3.2
A ₁ A ₂	3.8	3.6	3.5
C	4.5	4.7	4.9
Гидролитическая кислотность, мг-экв./100 г:			
A ₀	10.1–14.5	29.0–72.3	66.0
A ₁ A ₂	6.9	10.9	6.0
C	3.8	1.9	1.0
Сумма обменных оснований, мг-экв./100 г:			
A ₀	80.0	52.0–70.2	23.0
A ₁ A ₂	9.4	1.6	0.8
C	0.1	0.1	0.6
Степень насыщенности основаниями, %:			
A ₀	85.0–89.0	49.0–64.0	27.0
A ₁ A ₂	58.0	13.0	18.0
C	3.0	5.0	25.0
Углерод, %:			
A ₀	11.3–15.5	20.7–23.4	35.2
A ₁ A ₂	0.58	1.15	2.2
Сера, %:			
A ₀	0.20–0.36	0.20–0.22	0.17
A ₁ A ₂	0.06–0.08	0.04	0.03

Таблица 23

Физико-химические свойства торфяных почв при загрязнении серой и щелочной золой

Расстояние от ТЭС, км	Горизонт	Глубина, см	рН водный	Гидролитическая кислотность, мг-экв./100 г	Обменные основания, мг-экв./100 г		Степень насыщенности основаниями, %	Углерод, %	Азот, %	C : N
					Ca ²⁺	Mg ²⁺				
0.5	T ₀	3-0	4.9	30.0	Не определяли			28.0	0.49	57.1
	T ₂	0-5	4.2	56.1	5.7	17.1	28.9	28.0	0.32	87.5
	T ₂	5-10	4.2	84.5	22.0	2.0	22.1	22.8	0.51	44.7
	T ₂	25-30	3.8	88.3	5.0	11.0	15.3	Не определяли		
1.0	T ₀	3-0	4.9	25.2	18.0	13.0	55.2	28.0	0.56	50.0
	T ₂	0-4	4.4	56.1	5.9	1.3	11.4	22.8	0.60	38.0
	T ₂	4-8	4.1	43.2	14.5	8.5	34.7	23.0	0.66	34.8
	T ₂	15-20	4.2	62.5	11.0	6.0	21.4	Не определяли		
	T ₃	40-50	4.8	49.2	2.4	4.8	12.8	" "		
2.0	T ₀	3-0	4.5	68.1	31.4	11.4	38.6	28.6	0.67	42.7
	T ₁	0-3	4.2	68.1	10.0	10.7	23.3	24.8	0.69	35.9
	T ₁	3-6	3.9	44.2	23.5	4.0	38.4	27.0	0.66	40.9
	T ₂	10-15	3.7	63.8	16.9	9.7	29.4	28.0	1.28	21.9
	T ₂	20-25	3.8	57.3	9.5	5.0	20.2	19.4	1.05	18.5
	T ₃	40-50	4.0	69.7	8.0	3.5	14.2	Не определяли		
7.0	T ₀	3-0	4.2	53.7	9.0	13.0	29.0	27.0	0.66	40.9
	T ₁	0-5	3.2	96.4	9.0	9.0	15.7	28.0	0.36	77.8
	T ₂	5-10	3.2	82.8	14.5	3.5	17.9	30.2	0.45	67.1
	T ₂	30-40	3.6	88.3	7.0	8.5	14.9	30.2	0.62	48.7
	C	65-75	3.9	Не определяли	0.6	Следы		Не определяли		
15.0	T ₀	4-0	3.8	84.5	12.5	6.5	18.4	29.2	0.66	44.2
	T ₁	0-5	3.4	94.4	12.0	8.0	13.9	29.2	0.63	46.3
	T ₁	5-10	3.4	84.5	12.0	10.0	20.7	29.6	0.66	44.8
	T ₂	30-40	3.8	74.1	2.0	3.5	6.9	Не определяли		

Т а б л и ц а 24
Запасы элементов в 10-сантиметровом слое почвы, кг/га

Расстояние от ТЭС, км	Азот	Фосфор	Калий	Кальций	Магний	Сера
0.5	404	36	34	278	270	149
1	519	174	72	215	24	124
2	402	169	65	261	322	68
7	154	62	45	102	81	46
15	302	82	72	89	147	36

Т а б л и ц а 25
Изменение кислотности и содержания серы по профилю торфяных почв в зоне загрязнения серой и щелочной золой электростанциями, работающими на сланцах (I) и каменном угле (II)

Глубина, см	pH водный	Сера, %
I. Южная тайга, район Прибалтийской ГРЭС		
0-2	6.55	0.278
5-10	6.70	0.265
10-15	4.65	0.252
15-18	3.90	0.225
18-25	4.40	0.190
II. Северная тайга, район Интинской ТЭС		
0-3	4.90	0.081
3-7	4.40	0.121
7-11	4.10	0.198
18-20	4.20	0.020

В торфяных почвах вблизи ТЭС практически исчезает слой слаборазложившегося торфа (табл. 21).

Очень рельефно прослеживается влияние загрязнения серой и щелочной золой на физико-химические свойства почв (табл. 22, 23). Сильно снижаются кислотность почвы (до нейтральной и щелочной реакции вблизи источника выброса), гидролитическая кислотность, резко возрастают количество обменных оснований и насыщенность основаниями подстилки и верхних горизонтов торфа. Такое изменение кислотно-основных свойств почв отмечалось многими исследователями (Мусин, Чепурко, 1975; Sawicka, 1982, и др.).

В почвах заметно изменяется только количество кальция и магния и происходит накопление серы (табл. 24, 25). В этих условиях в большинстве случаев в почвах наблюдается определенная аккумуляция тяжелых металлов, поступающих с золой (Collier, Greenwood, 1977; Wangen, Williams, 1978; Бериня с сотр., 1985), однако их подвижность и токсичность невысоки.

В целом изменение кислотно-основных свойств при этом типе загрязнения захватывает верхнюю часть органических горизонтов — подстилку (иногда гумусовый горизонт) дренированных почв и 10–15-сантиметровую толщу торфа, что хорошо видно по данным табл. 24.

В дренированных лесных почвах хорошо заметно существенное снижение углерода гумуса в подстилках и гумусовом горизонте (см. табл. 22, 23), однако в торфяных почвах этого проследить не удастся. Скорость минерализации гумуса здесь возрастает, при этом содержание в воздухе сернистого газа способствует более энергичному разложению органического вещества (Лух, 1974). Избыток оснований приводит к активизации деятельности мезофауны (Dunger, 1982), что и объясняет наблюдаемое снижение гумуса почв вблизи электростанций.

Комплекс перечисленных изменений свидетельствует о существенном сдвиге состояния почв, которое можно определить как антропогенную эутрофикацию эдафической среды. Это, пожалуй, единственный случай положительного влияния загрязнения на почвы, хотя другие компоненты лесных экосистем испытывают отрицательное воздействие; например, происходит разрушение синузий эпифитных лишайников (Алексеев с сотр., 1986), повреждение ассимиляционного аппарата растений (см. главу 2).

ВЛИЯНИЕ НА ЛЕСНЫЕ ПОЧВЫ ЗАГРЯЗНЕНИЯ СЕРОЙ В КОМПЛЕКСЕ С ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ¹

При изучении этого типа загрязнения первое, на что было обращено внимание, — это аккумуляция тяжелых металлов (ТМ) вокруг промышленных предприятий (Дончева, 1978; Важенин, 1982; Шилова с сотр., 1984; Hazlet et al., 1984; Sposito, Page, 1984; Карабань с сотр., 1985, и др.).

О размерах этой аккумуляции можно судить по данным табл. 26, 27. Гораздо меньше работ, где обращается внимание на совместный эффект серы и ТМ (Hutchinson, Whitby, 1976; Freedman, Hitchinson, 1978; Nakos, 1979). Под влиянием серы в комплексе с ТМ изменяются практически все свойства почвы (табл. 28) и их облик. На Кольском полуострове в ненарушенном состоянии почвы имеют мощную грубогумусную подстилку, ясно выраженный, но небольшой по мощности подзолистый горизонт и горизонт вымывания. Под влиянием загрязнения в „окнах” древостоя появляются участки нарушенных почв: здесь мощность подстилки в 2 раза меньше, чем под куртинами живых сосен, однако минеральные горизонты изменяются мало.

В техногенной пустыне вблизи комбината относительно сохранившиеся являются почвы под редкими стелющимися кустами ивы и березы. Здесь имеется мощная подстилка иной морфологии: она серая, буквально наполненная техногенной пылью. Под нею расположен нормальный профиль гумусово-иллювиального подзола. Там, где растительность

¹ Авторы О. Г. Чертов, И. В. Лянгузова, В. Д. Друзина, Г. П. Меньшикова.

Содержание подвижных форм и валовые содержания ТМ от комбината цветной

Расстояние от источника загрязнения, км	Водная вытяжка				Ацетатно-аммиачный буфер (рН 4.8)			
	Ni	Cu	Fe	Mn	Ni	Cu	Fe	Mn
	Сосняки							
2	14.5	12.1	22.8	<2	153	258	517	2.0
10	<10	3.3	<10	<2	141	170	365	3.7
30-40	<10	<2	<10	<2	26.8	4.4	22	49
70	<10	<2	<10	<2	<10	<2	<10	31
	Ельники							
2	26.2	15.4	19.5	6.4	466	308	277	85
8	18.9	16.7	21.5	7.0	323	236	155	122
18	<10	<2	15.2	13.4	91	11	13	256
30-40	<10	<2	19.4	17.6	24	3.0	22	232
60	<10	<2	<10	12.0	<10	<2	<10	226

полностью уничтожена, нет подстилки, верхние минеральные горизонты (A₂, часть B) смыты. Поверх этих горизонтов имеется тонкий (0.5–2 см) техногенный серый горизонт, в котором вблизи комбината концентрируется до 7% никеля (Евдокимова, Мозгова, 1982).

Интересно, что повторное обследование почв через 6 лет после первого в зоне загрязнения на Кольском полуострове (в 1987 г.) не выявило каких-либо достоверных изменений в аккумуляции серы и физико-химических свойствах почв (кислотность, сумма обменных оснований, содержание азота, отношение C : N).

Несколько иначе выглядит почвенный покров вблизи Норильского горно-металлургического комбината на Таймыре, где сформированы очень своеобразные таежно-мерзлотные почвы (глубина залегания мерзлоты летом 60–90 см) на продуктах выветривания основных горных пород. Эти почвы имеют небольшую подстилку и развитый гумусовый горизонт, профиль почв – необычного буроземного облика. Здесь также наблюдается снижение мощности подстилки при приближении к источнику загрязнения, но профиль таежно-мерзлотных почв не изменяется. Существенно различаются только физико-химические свойства почв (табл. 29). Здесь не наблюдается повышения кислотности почв, напротив, таежно-мерзлотные почвы становятся даже менее кислыми. Это связано, по всей вероятности, с нейтрализующей ролью большого количества окислов металлов. Тем не менее резкое подкисление почв вблизи предприятий цветной металлургии (до рН 2.8) – явление нередкое, и оно описано в Садбери (Hutchinson, Whitby, 1976) и Греции (Nakos, 1979).

В подстилках загрязненных почв кроме тяжелых металлов аккумулируется значительное количество серы. При этом профильное

в подстилках ельников и сосняков на разном удалении
металлургии, мг/кг

1.0 н. HCl					Общее содержание				
Ni	Cu	Fe	Mn	Co	Ni	Cu	Fe	Mn	Co
408	937	3580	4.6	6.8	4640	1460	33030	360	174
393	900	2840	6.2	14	3040	1090	37670	540	112
87	57	767	58	<5	450	100	10690	210	36
10	5.4	292	39	<5	102	9.8	6570	165	<20
1300	1360	3380	188	He опр.	8180	1720	28260	470	260
1000	1200	3080	357	" "	4070	1600	14670	610	120
315	137	640	326	" "	770	193	8200	412	37
75	40	690	275	" "	315	59	16480	455	<20
17	8.0	238	292	" "	112	16	2460	284	<20

распределение серы (табл. 30) характеризуется двумя максимумами: в поверхностных горизонтах (A_0 и T_0) и в горизонте вымывания (B_h) и сильноразложившемся торфе (T_3). Такое распределение серы свидетельствует о том, что в этих почвах она закрепляется преимущественно в органическом веществе. Лишь в гумусово-иллювиальном горизонте (B_h) часть ее может сорбироваться полуторными окислами.

Механизм закрепления ТМ в этих почвах сходен с таковым для серы. Часть металлов, иногда довольно значительная (до 40%), включается в обменной форме в состав катионов почвенного поглощающего комплекса (Пинский, 1981; Елпатьевский, Луценко, 1981); другая часть (20–39%) удерживается оксидами железа и марганца (Мотузова, Павлова, 1981; Nichkey, Kittrick, 1984). Большая доля металлов связывается органическим веществом почв – гуминовыми и фульвокислотами (Журавлева, 1965; Дроздова, 1968; Алешукин, 1968; Vanerjee, Sengupta, 1977; Мышков, Вожняковска, 1983; Пиунова, 1983; Takamatsu et al., 1983), при этом большинство исследователей обращали внимание главным образом на роль гуминовых кислот. Тем не менее фульвокислоты играют существенную роль в закреплении загрязнителей, о чем можно судить по данным табл. 31. Тяжелые и органические почвы, обладающие большой емкостью обмена и значительным количеством органического вещества, способны накапливать гораздо больше ТМ, чем песчаные или бедные гумусом почвы.

Естественно, что токсичность загрязненных серой и ТМ почв будет зависеть от концентрации протона в почвенном растворе и растворимости металлов. При экспериментальном исследовании зависимости растворимости металлов в почве от рН почвенного раствора выясняется очень интересная картина (Tyler, 1978; Acidification..., 1982; Cottenie et al.,

Содержание металлов в лесных подстилках в зависимости

Расстояние от источника загрязнения, км	Сосняки				
	pH	Ni	Cu	Fe	Mn
					Валовое
2.5	4.30	4.04	1.46	33.03	0.358
10	4.00	3.04	1.09	37.67	0.541
30	4.20	0.45	0.10	10.69	0.209
70	4.35	0.10	0.01	6.57	0.166
					Подвижные
2.5	7.10	<15	44.8	275	<3
	5.50	<15	31.8	188	<3
	3.96	56.5	30.6	52.8	<3
	3.00	245	197	261	<3
	2.66	289	348	408	<3
	2.40	323	459	543	<3
10	7.15	<15	32.7	164	<3
	5.94	<15	21.0	112	<3
	3.85	50.7	12.6	<30	<3
	2.84	231	132	62.1	<3
	2.51	270	229	187	<3
	2.33	288	300	158	<3
30	6.64	<15	<6	41.1	<3
	5.35	<15	<6	<30	<3
	3.87	<15	<6	<30	13.2
	2.87	30.9	<6	37.5	46.2
	2.47	43.8	6.3	85.2	51.9
	2.28	54.0	9.3	106	55.8
70	7.83	<15	<6	41.1	<3
	6.66	<15	<6	<30	<3
	4.38	<15	<6	<30	5.7
	2.81	<15	<6	<30	33.0
	2.40	<15	<6	<30	35.7
	2.22	<15	<6	44.1	38.4

1984; Чертов с сотр., 1985; см. табл. 27): в сильнокислой среде растворимость никеля в 20–40 раз выше, чем в близкой к нейтральной среде. Это же справедливо для меди и марганца, и растворимость этих металлов резко изменяется при pH 4–5. Это объясняется тем, что при увеличении кислотности в почвенном растворе происходит возрастание количества свободных фульвокислот наиболее активной фракции Ia, которые связывают многие ТМ. Поэтому эти металлы переходят в псевдорастворимое состояние, и хотя токсичные ионы находятся здесь в связанном

от рН среды (по: Чертов и др., 1985)

Расстояние от источника загрязнения, км	Ельники				
	рН	Ni	Cu	Fe	Mn
содержание (г/кг)					
2.5	4.57	8.18	1.72	28.26	0.467
8	4.23	4.07	1.60	14.67	0.608
18	3.78	0.768	0.193	8.21	0.412
30	4.18	0.315	0.039	16.49	0.457
Формы (мг/кг)					
2.5	7.06	36.3	51.6	213	<3
	5.84	25.5	26.4	124	<3
	4.13	81.9	28.5	35.1	29.7
	3.11	402	71.2	128	105
	2.66	597	177	411	135
	2.45	663	263	584	148
8	6.17	<15	34.2	181	<3
	5.08	20.4	21.6	117	<3
	3.68	77.4	24.9	32.7	89.7
	2.91	375	88.8	85.5	247
	2.59	546	187	203	348
	2.35	633	292	351	396
18	5.79	<15	<6	<30	<3
	4.77	<15	<6	<30	7.2
	3.78	<15	<6	<30	63.6
	3.08	61.2	<6	<30	193
	2.68	128	6.6	52.5	264
	2.41	173	14.4	107	303
30	5.86	<15	<6	69.9	8.1
	4.93	<15	<6	51.0	11.4
	3.84	<15	<6	38.4	65.7
	3.03	24.0	<6	45.3	189
	2.60	45.0	<6	105	260
	2.36	51.0	<6	157	254

состоянии, такие формы металлов следует считать доступными. Следовательно, совместное воздействие кислых серных выпадений и ТМ оказывается синергическим и наиболее опасным.

Необходимо отметить, что при этом типе загрязнения резко изменяются не только свойства гумусовых веществ, но и состав гумуса (табл. 31): в загрязненных почвах снижается количество гуминов и более чем в 2 раза повышается содержание гуминовых кислот, снижается также и количество водорастворимого органического вещества

Таблица 28

Изменение свойств подстилки грубогумусных подзолов при загрязнении серой и ТМ

Свойства подстилки	Расстояние от комбината, км			
	1	2	10	30-45
Мощность, см	0.5 (9)	1 (9)	3.5 (9)	6-10
S, %	0.12 (0.45)	0.12 (0.34)	0.29	0.18-0.27
pH водный	4.1	4.3	4.0	4.0-4.2
Обменные основания, мг-экв./100 г почвы	8	6-11	13	20-27
C, %	11 (11)	10 (16)	18	21-39
N, %	0.2 (0.4)	0.3 (0.6)	1.0	0.4-1.0
C : N	55 (27)	33 (27)	18	39-52
N : S	1.7 (0.9)	2.5 (1.8)	3.0	5.0

Примечание. В скобках – свойства почв с полным профилем под куртинами сохранившейся растительности.

Таблица 29

Изменение свойств таежно-мерзлотных почв при загрязнении серой и ТМ на п-ове Таймыр

Свойства почв	Расстояние от комбината, км			
	3	7	20	300
Мощность A ₀ , см	3	5	5	7
Сера, %:				
A ₀	0.68	0.51	0.24	0.19
AB	0.07	0.02	0.09	0.20
pH водный, A ₀	6.60	6.05	5.25	4.55
Обменные основания, мг-экв./100 г почвы, A ₀	78.3	65.8	80.2	84.5
C, %:				
A ₀	14.0	27.6	27.2	44.5
AB	8.4	4.1	4.0	11.4
N, %:				
A ₀	0.53	0.85	1.15	0.63
AB	0.22	0.10	0.16	0.10
C : N, A ₀	26.4	32.5	23.6	70.6
N : S, A ₀	0.8	1.7	4.8	3.3

Т а б л и ц а 30

Распределение серы по профилю сильнозагрязненных почв
Кольского полуострова

Горизонт	Глубина, см	S, %
Подзолистые почвы		
A ₀ A ₁	0-2	0.345
A ₂	2-5	0.060
B _h	5-15	0.110
B ₁	20-35	0.087
BC	60-65	0.047
Торфяно-перегнойные почвы		
T ₀	0-5	0.355
T ₁	5-7	0.195
T ₂	7-13	0.235
T ₃	13-15	0.420

Т а б л и ц а 31

Свойства гумусовых веществ подстилки грубогумусных
подзолов при загрязнении серой и ТМ

Свойства подстилки	Расстояние от источника загрязнения, км	
	2	40
Состав гумуса, % к С _{общ} :		
гуминовые кислоты	52.4	25.3
фульвокислоты	19.8	16.4
нерастворимый остаток	27.8	58.3
Сu, мг/кг препарата:		
гуминовые кислоты	144	95
фульвокислоты	1585	49
Ni, мг/кг препарата:		
гуминовые кислоты	288	68
фульвокислоты	239	71

(Конорева, 1983). Такая картина напоминает изменение гумуса лесных почв при рекреационной деградации (Чертов, 1981) и, по-видимому, отражает общие черты трансформации системы гумусовых веществ при ее разрушении: увеличение растворимости гумуса и повышенную устойчивость гуминовых кислот, что приводит к их относительному возрастанию в деградированных почвах.

Сера и ТМ сильно воздействуют на биологическую активность почв. Изменяется состав микрофлоры (Евдокимова с сотр., 1984), общая численность бактерий в загрязненной почве возрастает с 1160 до 1260-1780 млн./г. Иная ситуация складывается в отношении почвенных грибов (Nordgren et al., 1983; Rühling et al., 1984; Tyler, 1984): количество их

заметно уменьшается при загрязнении и выравнивается с контролем только осенью. В загрязненных почвах снижается численность членистоногих (Bengtsson, Rundgren, 1984), мелких дождевых червей энхитреид (Bengtsson, Rundgren, 1982), крупных дождевых червей люмбрицид (Bengtsson et al., 1983; Tyler, 1984).

Опыты с инкубацией загрязненных и чистых образцов почв (Freedman, Hutchinson, 1978; McIlveen, 1980; Molony et al., 1983) показали, что при загрязнении скорость минерализации подстилки снижается на 20%. В нашем эксперименте это ингибирование составило 30% от скорости минерализации незагрязненной подстилки. Это обстоятельство отражает снижение скорости биологического круговорота и мобилизации элементов питания, освобождающихся при минерализации органического вещества.

В заключение можно сделать вывод о том, что загрязнение лесных почв серой в комплексе с ТМ оказывается наиболее драматичным: в техногенной пустыне, где полностью уничтожена растительность, перестает существовать и почва. Такой характер техногенного воздействия служит примером крайне сильной антропогенной дистрофикации эдафической среды, гораздо более сильной, чем традиционные виды лесной дистрофикации — рубки и пожары (Чертов, 1981).

При оценке „чувствительности” лесных почв к этому виду загрязнения мы можем взять за основу табл. 19 и 20, где рассматривается чувствительность лесных почв к кислым осадкам. Однако смысл этих классов будет несколько иным, чем просто чувствительность. С позиций воздействия серы и ТМ чувствительные почвы (включая сильнокислые ненасыщенные почвы из класса нечувствительных к кислым осадкам) — это почвы, обладающие малой сорбционной способностью, где даже при невысоком загрязнении может формироваться токсическая эдафическая среда. Напротив, нечувствительные почвы — почвы с высокой сорбционной способностью, в силу чего здесь даже при значительном загрязнении токсичность почв будет невысокой.

Идеальным способом очистки почв от ТМ можно считать промывку их кислыми водами, повышающими растворимость металлов, с последующим известкованием этих почв. Однако такой путь неприемлем с экологической точки зрения, поскольку эти кислые воды с высоким содержанием подвижных ТМ вызовут деградацию и гибель экосистемы рек и озер. Поэтому наиболее приемлемым следует считать известкование и поддержание кислотности на уровне, близком к нейтральному. Металлы при этом будут связаны в почве в недоступной форме и будут медленно выщелачиваться. Надо полагать, что такие загрязненные, но нетоксичные почвы не будут представлять угрозу для окружающей среды и будут обладать нормальной или даже высокой продуктивностью (как результат известкования) для обеспечения хорошего роста древесной растительности. Однако их трансформация в сельскохозяйственные земли недопустима, так как ТМ будут аккумулироваться в продуктах питания.

УВЕЛИЧЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ СЕРЫ В ПОЧВЕ В РЕГИОНАЛЬНОМ МАСШТАБЕ ПРИ ПРОМЫШЛЕННОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ¹

Как было показано выше, при загрязнении всех типов наблюдается заметная аккумуляция в почве серы. Более всего в зоне загрязнения сера накапливается на восстановительных биогеохимических барьерах — в торфяных почвах (Крым, 1982) и в перегнойных почвах пойм лесных ручьев.

Однако следует ожидать и более широких последствий загрязнения в региональном масштабе. На Северо-Западе европейской территории СССР бурное промышленное развитие началось в XX в., при этом поступление серы значительно возросло: в начале века здесь выпадало серы 3–4 кг/га в год (Коссович, 1913), в 50–60-х годах — 10–12 (Дроздова с сотр., 1964). Поэтому представляет интерес выявление характера изменений содержания серы в лесных почвах в результате этих процессов.

Для решения этой задачи было проведено сопоставление содержания валовой серы в лесных подзолистых почвах Северо-Запада СССР в начале XX в. и в 50–70-х годах. Аналитические материалы начала века приведены в классической работе А. А. Роде (1937), нашего времени — в многочисленных статьях (Левкина, Яковлев, 1965; Морозова, Егорова, 1965; Бутузова, 1971; Морозова, Куликова, 1971; Пономарева с сотр., 1971; Почвы Ленинградской обл., 1973). Как в начале века, так и в наши дни определение серы в почве проводилось осаждением хлористым барием после сплавления почвы с содой и растворения в соляной кислоте. Данные отобраны только для хорошо дренированных почв разного механического состава; результаты обрабатывались статистически. В указанной литературе данные представлены в оксидах, и мы сохранили такое выражение результатов.

В табл. 32 представлены данные по содержанию серы в почвенных образцах 18 профилей начала века и 35 профилей нашего времени. В гумусовых горизонтах содержание серы за полвека возросло почти в 5 раз, и, несмотря на столь сильное варьирование средних, эта разница достоверна с вероятностью 0.999. По содержанию серы в иллювиальных горизонтах и почвообразующей породе (горизонты В и С) почвы в начале века четко разделились на 3 кластера (при среднем значении всей выборки 0.053 % SO_3). В современный период содержание серы в нижней части профиля возросло в 3 раза (разница достоверна для двух кластеров и недостоверна для третьего).

В гумусовых горизонтах четко прослеживается связь между содержанием органического вещества и серы (табл. 32). В нижних горизонтах четко выражена связь между полуторными окислами (суммой оксидов железа и алюминия) и серой. Отметим, что различия в содержании гумуса и полуторных окислов в начале века и в наше время оказываются несущественными.

¹ Автор О. Г. Чертов.

Таблица 32

Количество серы и ее связь с гумусом и полуторными окислами в подзолистых почвах
Северо-Запада СССР

Период	Горизонт	Число наблюдений	SO ₃ , %	Гумус, %	Полуторные окислы, %	Уравнения регрессии (y – SO ₃ , %; x – гумус или R ₂ O ₃ , %)	Коэффициент корреляции и достоверность уравнений
Начало XX в.	A ₁	26	0.056 ± 0.238	3.64 ± 0.504	Не опр.	y = 0.0304x – 0.055	0.664 (P = 0.999)
	В и С	28	0.024 ± 0.0014	Не опр.	15.2 ± 1.04	y = 0.00089x + 0.0104	0.672 (P = 0.999)
		25	0.076 ± 0.0027	" "	17.5 ± 0.57	y = 0.0030x + 0.0228	0.645 (P = 0.999)
		3	0.137 ± 0.0041	" "	18.2 ± 0.86	y = 0.00407x + 0.063	0.856 (P = 0.95)
50–70-е годы	A ₁	29	0.258 ± 0.0462	3.53 ± 0.427	Не опр.	y = 0.056x + 0.062	0.517 (P = 0.999)
	В и С	110	0.184 ± 0.0119	Не опр.	14.8 ± 0.55	y = 0.013x – 0.013	0.635 (P = 0.999)

Представляет интерес, насколько велика емкость поглощения почв в отношении серы. Поскольку еще нет возможности осуществить теоретический расчет насыщенности почв серой, мы взяли за эталон полного насыщения (100 %) реальные почвы. Для определения насыщенности гумусового горизонта таким эталоном послужила загрязненная городская почва (гумус – 1.59 %, сера – 0.185 %, или 0.462 % SO_3). Для горизонтов В и С эталоном выбрана бурая лесная почва на маломощной коре выветривания гипса северной тайги в Архангельской обл. (Пономарева, 1964), содержащая 16 % R_2O_3 и 0.67 % SO_3 . По этим данным были выведены следующие формулы для определения насыщенности почв серой: для A_1 $V = S \cdot 859.11/H = \text{SO}_3 \cdot 343.64/H$; для В и С $V = S \cdot 5970.15/\text{R}_2\text{O}_3 = \text{SO}_3 \cdot 2388.06/\text{R}_2\text{O}_3$, где V – насыщенность почвы серой по гумусу или полуторным окислам, %; S и SO_3 – содержание в почве общей серы или оксида серы, %; H – содержание гумуса, %; R_2O_3 – содержание полуторных окислов, %. Используя эти формулы, мы установили, что насыщенность гумусового горизонта серой в начале века составила 5 %, в настоящее время – 25 %. В подпочве в начале века она была в трех упомянутых кластерах 4, 10 и 18 % соответственно (среднее 8 %), в настоящее время – 30 %.

В целом содержание серы в почвах исследованного региона остается ниже ее кларка в биосфере – 0.17 % (Глазовский, 1982). Поскольку сера в окисленной среде обладает высокой миграционной способностью, можно предположить, что в рассмотренных почвах в начале века удерживалось только то количество серы, которое было необходимо для функционирования организмов экосистем. В наше время при поступлении избыточных количеств этого элемента установилось новое динамическое равновесие между поступлением, сорбцией почвой, потреблением растениями и выщелачиванием. Возможно, что после прекращения поступления избыточных количеств серы почвенная система вернется в исходное состояние.

Глава 6

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТЕНИЙ ПРИ АТМОСФЕРНОМ И ПОЧВЕННОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ¹

По потребности и содержанию серы в растениях можно выделить три группы на уровне семейств (Панин, 1980): 1) с низким содержанием серы (100–150 мг/кг) – розоцветные, вьюнковые, злаковые, подорожниковые, крушиновые, осоковые; 2) со средним содержанием (150–300 мг/кг) – жимолостные, рдестовые, ивовые, сложноцветные, бобовые, бурачниковые; 3) с высоким содержанием (300–600 мг/кг) – зонтичные, гречишные, крестоцветные. На большую потребность культурных растений третьей группы в сере обращал внимание еще П.С. Коссович

¹ Авторы И. В. Лянгузова, О. Г. Чертов.

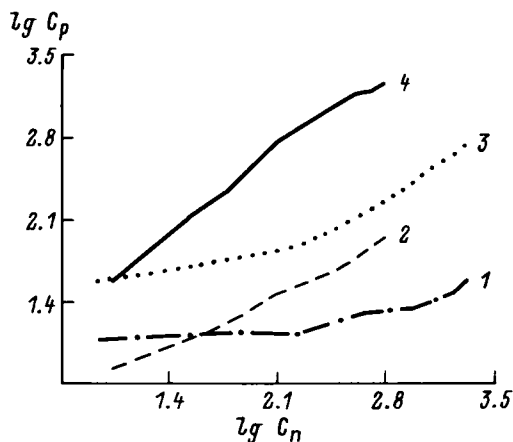


Рис. 3. Зависимость содержания никеля и меди в надземной части и корнях всходов сосны обыкновенной от количества подвижных форм этих элементов в почве.

Содержание в надземной части всходов: 1 — Cu, 2 — Ni; в корнях всходов: 3 — Cu, 4 — Ni. По оси абсцисс — содержание металлов в подстилке, по оси ординат — то же в растениях.

(1913). Очевидно, что растения первой группы потенциально могут обладать наибольшей чувствительностью к избытку серы.

В отношении древесных растений систематизированных данных нет. Для таежной зоны европейской части СССР известно, что средневозрастные сосняки аккумулируют в фитомассе 5–14 кг/га серы, а ельники — всего 3–4 кг/га (Казимиров, Морозова, 1973; Казимиров с сотр., 1977), хотя потребление на прирост и возврат с опадом различаются в этих древостоях значительно. При приближении к источнику загрязнения серой в ассимиляционном аппарате древесных растений происходит заметная аккумуляция этого элемента, в несколько раз превышающая фон. Это явление наблюдается при всех типах воздействия серы: при кислых осадках (Lambert, Turner, 1978), в комплексе с тяжелыми металлами (Sidhu, Pritam Singh, 1977; Мартынюк, Ромашкевич, 1984), щелочной золой (Gilmore, Hungerford, 1977; Keller, Jager, 1980; Tesaf, Temmlova, 1981) и вблизи морских побережий, где отмечается повышенное поступление серы с ветровым переносом со стороны моря (Turner, Lambert, 1980). Еще более впечатляющей является аккумуляция растениями тяжелых металлов (Зырин с сотр., 1981; Парибок, 1983; Обухов, Лепнева, 1986, и др.).

В модельных опытах на питательных растворах установлено, что при возрастании концентрации токсических металлов в среде пропорционально повышалось их содержание в растениях, причем у высших растений наибольшая аккумуляция загрязнителей отмечалась в корнях (Тэмп, Лянгузова, 1986; Парибок с сотр., 1986, и др.).

В опытах на почвенном субстрате также обнаружено значительное поглощение растениями тяжелых металлов (Ernst, 1972; Гринь с сотр.,

Таблица 33

Содержание подвижных форм металлов в подстилке, использованной для проведения вегетационного опыта, мг/кг абсолютно сухого вещества

№ варианта	Ni	Cu	Fe	Mn
1 (контроль)	11	9	348	77
2	32	77	448	81
3	57	170	528	75
4	123	417	753	71
5	270	890	1130	63
6	410	1270	1750	54
7	513	1800	2140	36
8	615	2310	2610	19

1980; Первунина, Зырин, 1980; Зырин с сотр., 1981; Обухов, Лепнева, 1986; Wotton et al., 1986, и др.), вызывающее снижение содержания хлорофилла и каротиноидов (Каменова-Юхименко с сотр., 1987).

В лабораторном эксперименте (см. также главу 9) был получен ряд субстратов с различным уровнем загрязнения тяжелыми металлами (табл. 33), на которые были высеяны семена сосны обыкновенной, и через 3 мес проведен анализ роста всходов. В табл. 34 и на рис. 3 приведены результаты определения химического состава всходов сосны, демонстрирующие почти линейное повышение концентрации никеля и меди во всходах при возрастании загрязнения почвы: коэффициент корреляции между этими элементами в почве и всходах варьирует от 0.87 до 0.99. При этом до 80% никеля и меди концентрируется в корнях всходов, что свидетельствует о наличии механизма задержки загрязнителей, который может быть связан с образованием в корнях труднорастворимых соединений или прочных комплексов с органическими лигандами (Косицин, Алексеева-Попова, 1983). Полученные закономерности в изменении аккумуляции никеля и меди всходами *Pinus sylvestris* L. при почвенном загрязнении тяжелыми металлами хорошо совпадают с приводимыми Д. Уоттоном с сотр. (Wotton et al., 1986) данными о накоплении этих же элементов 6-месячными всходами *P. banksiana* Lamb. и *Picea mariana* (Mill.) BSP, что говорит об общем механизме поступления и распределения никеля и меди во всходах хвойных пород.

Токсическое действие металлов на растения может быть связано с нарушением свойственных растениям соотношений между ними. Избыточное поступление одного из металлов может привести к недостаточности другого необходимого элемента в результате ограничения его поступления или связывания в тканях. Антагонизм может проявляться как между отдельными тяжелыми металлами, так и между ними и макроэлементами (Ca, Mg, K) (Парибок, 1983). В условиях нашего эксперимента при максимальной степени загрязнения почвы никелем и медью значительно снижается содержание в растениях Mn, Ca, Mg.

Таблица 34

Содержание металлов во всходах сосны обыкновенной, выращенных в условиях вегетационного опыта (над чертой – содержание элемента в надземной части всходов, под чертой – в корнях)

№ варианта	Ni	Cu	Fe	Mn	Ca	Mg	K
1 (контроль)	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>112</u>	<u>442</u>	<u>2420</u>	<u>1550</u>	<u>8170</u>
	37	17	1534	97	1090	1900	7670
2	<u>11</u>	<u>8</u>	<u>116</u>	<u>405</u>	<u>2210</u>	<u>1650</u>	<u>7500</u>
	125	30	2440	83	1350	990	6900
3	<u>18</u>	<u>7</u>	<u>120</u>	<u>477</u>	<u>2560</u>	<u>1640</u>	<u>7100</u>
	260	48	2244	112	1670	1230	8300
4	<u>30</u>	<u>10</u>	<u>125</u>	<u>440</u>	<u>2660</u>	<u>1630</u>	<u>6200</u>
	713	92	253	116	1080	1500	8800
5	<u>42</u>	<u>13</u>	<u>110</u>	<u>370</u>	<u>2340</u>	<u>1500</u>	<u>6200</u>
	1386	164	2503	146	900	1550	9660
6	<u>54</u>	<u>17</u>	<u>110</u>	<u>300</u>	<u>2240</u>	<u>1400</u>	<u>6900</u>
	1950	230	1690	150	850	1250	8650
7	<u>61</u>	<u>25</u>	<u>107</u>	<u>266</u>	<u>1960</u>	<u>1620</u>	<u>7900</u>
	1613	330	1935	104	870	1060	9340
8	<u>53</u>	<u>28</u>	<u>60</u>	<u>168</u>	<u>1230</u>	<u>1170</u>	<u>6670</u>
	1502	420	1830	57	400	700	8150

В полевом опыте на Кольском полуострове, характеристика которого приведена в табл. 35, выявлен вклад почвенного и воздушного загрязнения. В условиях полевого опыта накопление в корнях тяжелых металлов в сильно загрязненных почвах значительно ниже, чем в лабораторном эксперименте (табл. 36). Несмотря на более слабое поглощение загрязнителей, всходы сосны угнетены значительно сильнее (см. главу 9), что связано с непосредственным влиянием двуокиси серы на ассимиляционный аппарат растений.

Сопоставление вариантов этого опыта показывает, что 1) при выращивании всходов на „чистой” почве в зоне разрушения лесных экосистем содержание элементов-загрязнителей в корнях в 7–10 раз ниже, чем на загрязненной почве в той же зоне; 2) при выращивании всходов на загрязненной почве в чистой атмосфере накопление загрязнителей в надземной части снижается в 4–14 раз по сравнению с вариантом, где загрязнение поступает и из почвы, и из воздуха. Следует заметить, что в этих экспериментах, к сожалению, не изучалось потребление растениями серы.

В настоящее время не выработано единого мнения о влиянии кислотных осадков на химический состав растений в природных условиях. Так, Т. Раунемаа с сотр. (Raunemaa et al., 1987) при 25-летнем исследовании химического состава *Pinus sylvestris* и *Picea abies*, произрастающих в районах с ежегодным поступлением SO₂, равным 10–30 кг/га, не уста-

Таблица 35

Содержание подвижных форм металлов в почвах полевого опыта,
мг/кг почвы

№ варианта	Вариант опыта	Ni	Cu	Fe	Mn
1	Зона контроля (незагрязненные воздух и почва)	6	8	398	67
2	Зона контроля (почва из зоны разрушенных лесных экосистем)	410	730	1430	18
3	Зона разрушенных лесных экосистем (почва из зоны контроля)	150	230	590	39
4	Зона разрушенных лесных экосистем (загрязненные воздух и почва)	370	850	1770	9

Таблица 36

Содержание металлов во всходах сосны обыкновенной, выращенной в условиях полевого опыта, мг/кг сухого вещества (над чертой – содержание элемента в надземной части всходов, под чертой – в корнях)

№ варианта	Ni	Cu	Co	Fe	Mn	Ca	Mg	K
1	<u>3</u>	<u>6</u>	<u>2</u>	<u>67</u>	<u>348</u>	<u>720</u>	<u>1280</u>	<u>7000</u>
	8	30	2	1690	160	710	980	8000
2	<u>24</u>	<u>9</u>	<u>2</u>	<u>75</u>	<u>116</u>	<u>350</u>	<u>1160</u>	<u>2540</u>
	515	204	16	1374	52	1260	760	6210
3	<u>98</u>	<u>126</u>	<u>4</u>	<u>115</u>	<u>413</u>	<u>980</u>	<u>1610</u>	<u>6940</u>
	53	35	4	1414	190	1690	1330	9900
4	<u>135</u>	<u>117</u>	<u>6</u>	<u>150</u>	<u>131</u>	<u>290</u>	<u>1460</u>	<u>2720</u>
	526	273	21	878	31	1350	750	4900

новили каких-либо изменений в содержании P, S, Ca, Mn, Fe, Ti, Si в хвое рассматриваемых видов хвойных. Однако представляется более обоснованным тезис о выщелачивании кислотными осадками K, Mn, Mg, Zn из крон деревьев при одновременном увеличении аккумуляции серы (Zöttl, 1985). В лабораторном эксперименте нами подтверждено накопление серы в ассимиляционном аппарате саженцев ели: с 0.04–0.10% в контроле до 0.16–0.37% при „кислых осадках”.

Следует отметить, что кроме прямого воздействия на надземные органы растений кислотные осадки вызывают ухудшение минерального питания корней растений. О. Кэндлер с сотр. (Kandler et al., 1987) считают, что причиной пожелтения старых еловых древостоев на кислых почвах является Mg-хлороз, а на почвах, богатых кальцием, – K-хлороз.

Авторы предполагают, что оба типа хлороза обусловлены слабым усвоением корнями минеральных веществ. Попадая в почву, кислотные осадки вызывает обеднение ее питательными элементами (N, K, Ca, Mg) вследствие вымывания обменных оснований; повышение степени кислотности лесных почв; увеличение подвижности Fe, Mn, Al; возможно, происходит интенсивное оподзоливание почвы. Освобожденные ионы тяжелых металлов оказывают непосредственное токсическое воздействие на тонкие корни деревьев и почвенную микрофлору, вызывая их гибель (Ulrich, 1981; Vonpeau, 1985).

Загрязнение серой в комплексе с тяжелыми металлами на Кольском полуострове приводит к сходным результатам: в хвое сосны и ели количество серы возрастает в 2–3 раза (табл. 37), резко увеличивается содержание никеля и меди – в 40–100 раз по сравнению с фоновым уровнем. При этом сами величины фоновых концентраций никеля и меди оказались в 2 раза выше установленных для этого района М. Л. Раменской (1974), что позволяет предполагать распространение загрязнения на ранее чистые территории.

При приближении к источнику загрязнения заметно изменяется весь элементный состав хвои сосны (табл. 37): несколько возрастает аккумуляция железа и в 6–10 раз снижается количество марганца.

При исследовании минерального питания сосновых лесов Прибалтики Р. И. Шлейнис (1976) установил, что для суходольных сосновых лесов оптимальное содержание элементов питания в хвое сосны следующее: Ca – 0.30%, Mg – 0.13, K – 0.55% в воздушно-сухом веществе. В фоновых условиях Кольского полуострова среднее содержание элементов минерального питания в хвое сосны составляет соответственно Ca – 0.30%, Mg – 0.06, K – 0.34% в воздушно-сухом веществе. Таким образом, можно говорить о достаточной обеспеченности сосны кальцием. Обеспеченность сосны калием находится на нижнем уровне, так как Д. Хейнсдорф (Heinsdorf, 1966) определяет нижний предел обеспеченности калием равным 0.35%. Отмечается явный недостаток магния у сосны (0.06% против оптимального 0.13%), несмотря на вполне достаточное его количество в почве.

Данные, полученные нами по северной тайге, обнаруживают те же закономерности, что и в более южных районах, а именно: с увеличением возраста хвои содержание кальция в ней увеличивается, а уровень накопления магния падает, количество калия практически не зависит от возраста хвои (Fiedler, Heinze, 1987).

В зоне разрушения лесных экосистем не отмечено нарушений в аккумуляции хвоей сосны элементов минерального питания (Ca, Mg, K). Небольшие колебания в концентрациях калия, кальция, магния не связаны с воздействием атмосферного загрязнения, а могут быть обусловлены различиями в эдафических условиях местообитаний.

Совершенно другой характер имеет накопление тяжелых металлов в семенах сосны, собранных в различных по загрязнению участках (табл. 38): в зоне разрушения лесных экосистем в семенной кожуре содержание никеля и меди возрастает в 5–14 раз, тогда как в эндосперме – всего в 2–4 раза по сравнению с фоном. Одновременно хорошо

Таблица 37

Содержание химических элементов в хвое сосны обыкновенной в сосняках в сфере действия медно-никелевого комбината „Североникель”, мг/кг сухого вещества

Зона	Возраст хвой	Ni	Cu	Co	Fe	Mn	Ca	Mg	K	S
Контроль	1-летняя	4.2	2.3	<2	83	575	1480	790	2625	1020
	2-летняя	4.2	2.8	<2	149	460	2480	520	2620	1000
	3-летняя	3.6	2.4	<2	142	670	3400	530	2335	960
	4-летняя	4.1	2.2	<2	166	640	4060	380	2060	960
Зона повражденных древостоев	1-летняя	49	13	<2	86	375	2215	670	3395	1410
	2-летняя	47	11	<2	93	500	2810	620	3765	1420
	3-летняя	55	10.5	<2	106	550	3615	520	3355	1360
	4-летняя	44	7.8	<2	91	610	3880	505	3490	1350
Зона разрушенных лесных экосистем	1-летняя	164	70	5.2	170	260	2430	690	5320	1510
	2-летняя	180	83	5.5	220	265	2300	610	3830	1430
	3-летняя	150	55	4.1	150	215	2970	650	3580	1170
Зона полной деградации лесных экосистем	1-летняя	460	82	17	450	90	5850	850	3240	Не опр.
	2-летняя	480	87	16	400	68	3140	610	3200	" "
	3-летняя	500	87	15	460	59	4830	600	3405	2710

Таблица 38

Содержание химических элементов в семенах сосны обыкновенной в сфере действия медно-никелевого комбината „Североникель”, мг/кг сухого вещества

Зона, расстояние от источника загрязнения, км	Часть семени	Ni	Cu	Fe	Mn	Ca	K	Mg
Контроль, 70	Эндосперм	9	18	167	497	100	8510	4960
	Семенная кожура	7	16	556	84	260	2350	1160
Зона поврежденных древостоев, 35	Эндосперм	13	37	215	413	130	7950	4940
	Семенная кожура	15	74	546	81	220	3460	1380
Зона разрушенных лесных экосистем, 15	Эндосперм	28	90	156	380	130	8240	5370
	Семенная кожура	31	239	458	70	240	3040	1560
	Эндосперм	33	73	161	238	220	9560	5380
	Семенная кожура	45	220	524	41	220	3970	1710

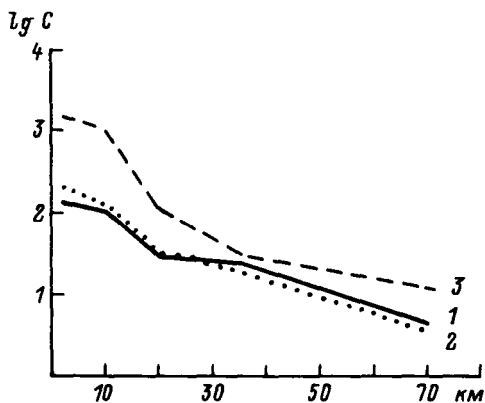


Рис. 4. Содержание Ni в листьях кустарничков на разном удалении от источника загрязнения.

1 – *Vaccinium vitis-idaea*, 2 – *V. myrtillus*, 3 – *Empetrum nigrum*.

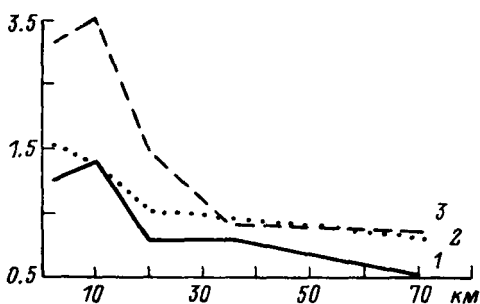


Рис. 5. Содержание Si в листьях кустарничков на разном удалении от источника загрязнения.

1 – *Vaccinium vitis-idaea*, 2 – *V. myrtillus*, 3 – *Empetrum nigrum*.

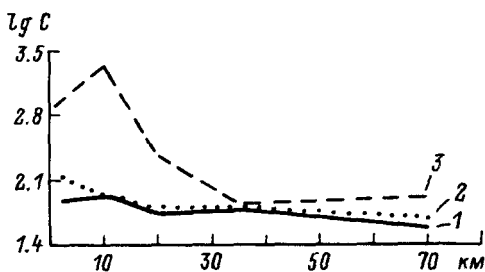


Рис. 6. Содержание Fe в листьях кустарничков на разном удалении от источника загрязнения.

1 – *Vaccinium vitis-idaea*, 2 – *V. myrtillus*, 3 – *Empetrum nigrum*.

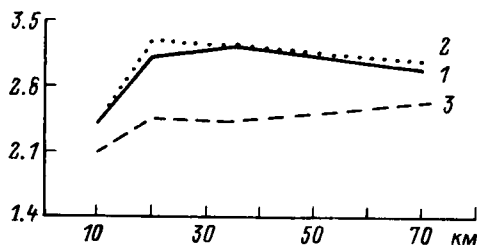


Рис. 7. Содержание Mn в листьях кустарничков на разном удалении от источника загрязнения.

1 – *Vaccinium vitis-idaea*, 2 – *V. myrtillus*, 3 – *Empetrum nigrum*.

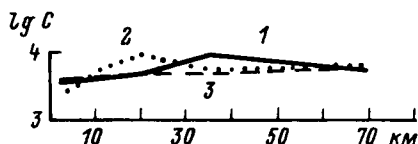


Рис. 8. Содержание Ca в листьях кустарничков на разном удалении от источника загрязнения.

1 – *Vaccinium vitis-idaea*, 2 – *V. myrtillus*, 3 – *Empetrum nigrum*.

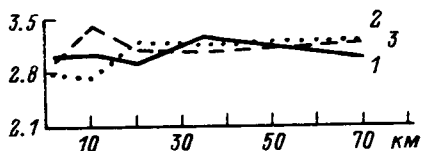


Рис. 9. Содержание Mg в листьях кустарничков на разном удалении от источника загрязнения.

1 – *Vaccinium vitis-idaea*, 2 – *V. myrtillus*, 3 – *Empetrum nigrum*.

заметна и относительно высокая аккумуляция марганца, калия и магния в эндосперме по сравнению с количеством этих элементов в семенной кожуре. Все это свидетельствует о наличии механизма избирательной аккумуляции элементов питания, необходимых для роста всходов.

В травяно-кустарничковом ярусе изученных лесных экосистем в целом характер изменения химического состава при загрязнении серой и тяжелыми металлами сходен с таковым для сосны. При приближении к источнику загрязнения резко возрастает содержание никеля, меди и железа в ассимиляционном аппарате кустарничков (рис. 4–6) при одновременном снижении накопления марганца (рис. 7). Аккумуляция элементов минерального питания практически не нарушается (рис. 8), несмотря на колебания в содержании макроэлементов, обусловленные различиями в эдафических условиях местообитаний, на что обратил внимание и Д. П. Митрофанов (1980) при исследовании зольного состава листьев брусники в фоновых условиях. Однако в травяно-кустарничковом

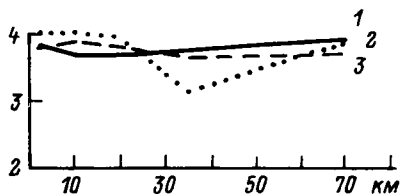


Рис. 10. Содержание К в листьях кустарничков на разном удалении от источника загрязнения.

1 – *Vaccinium vitis-idaea*, 2 – *V. myrtillus*, 3 – *Empetrum nigrum*.

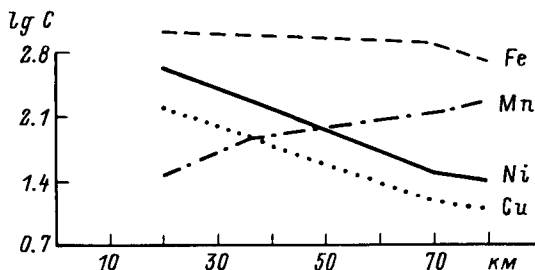


Рис. 11. Содержание Ni, Cu, Fe, Mn в слоевищах эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* на разном удалении от источника загрязнения.

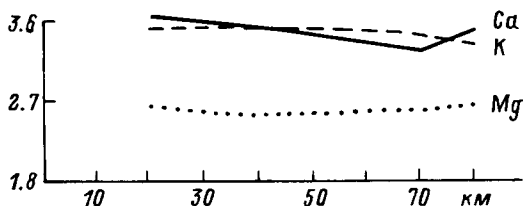


Рис. 12. Содержание Ca, Mg, К в слоевищах эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* на разном удалении от источника загрязнения.

ярус хорошо прослеживаются видовые различия: водяника (*Empetrum nigrum*) концентрирует в 10 раз больше элементов-загрязнителей, чем черника (*Vaccinium myrtillus*) и брусника (*V. vitis-idaea*) (рис. 9, 10). Весьма вероятно, что различия вызваны особенностями морфологии листьев перечисленных видов и не связаны с непосредственным поглощением тяжелых металлов растениями. Хорошо известно, что сложные листья с большой поверхностью, опушенные или шероховатые накапливают больше металлов, чем мелкие, гладкие, с восковым налетом (Horak, Huber, 1974; Fergusson et al., 1980).

И наконец, у лишайников, полностью отсутствующих в зоне разрушения лесных экосистем (см. главу 10), при приближении к источнику загрязнения также хорошо просматривается заметная аккумуляция никеля и меди (рис. 11), превышающая в 10–15 раз их фоновое содержание;

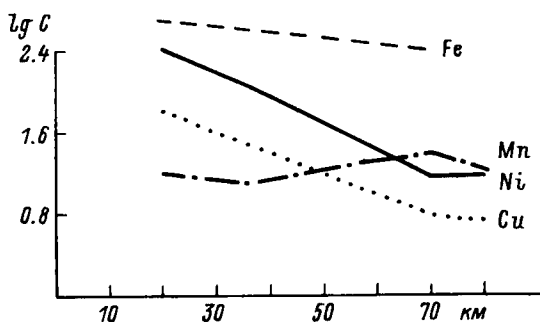


Рис. 13. Содержание Ni, Cu, Fe, Mn в слоевищах напочвенного лишайника *Cladina stellaris* на разном удалении от источника загрязнения.

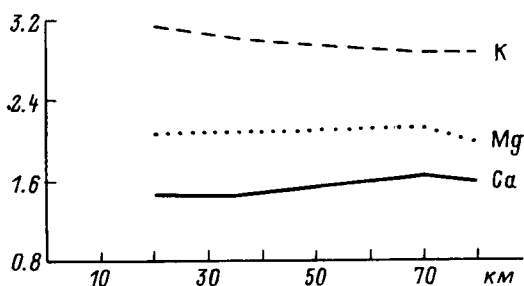


Рис. 14. Содержание Ca, Mg, K в слоевищах напочвенного лишайника *Cladina stellaris* на разном удалении от источника загрязнения.

при этом накопление марганца сокращается (рис. 11, 13). Техногенное загрязнение не влияет на накопление элементов минерального питания лишайниками, так как содержания кальция, магния, калия в *Cladina stellaris* и *Hypogymnia physodes* остаются примерно одинаковыми по всему профилю (рис. 12, 14). Однако уровень накопления этих элементов в лишайниках и их соотношения между собой значительно отличаются от степени аккумуляции макроэлементов высшими растениями.

Таким образом, при атмосферном загрязнении характерно 2–5-кратное возрастание количества серы в ассимиляционном аппарате растений и 10–100-кратное увеличение тяжелых металлов. При этом совершенно синхронно снижается содержание марганца, тогда как аккумуляция железа в растениях возрастает. То обстоятельство, что при загрязнении серой в комплексе с тяжелыми металлами не происходит существенного ингибирования потребления основных макроэлементов, позволяет предположить, что применение полных минеральных удобрений (а при воздействии кислых осадков и тяжелых металлов — известкования) может быть мерой, способствующей повышению стабильности лесных экосистем в условиях промышленного загрязнения.

ВЛИЯНИЕ АТМОСФЕРНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ДВУОКИСЬЮ СЕРЫ С ПРИМЕСЬЮ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ НА СТРОЕНИЕ И РОСТ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ДЕРЕВЬЕВ И ДРЕВОСТОЕВ

ВЛИЯНИЕ ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА ИЗМЕНЕНИЕ МОРФОСТРУКТУРЫ ДЕРЕВЬЕВ¹

Продолжительность жизни хвои. Влияние загрязнения воздуха на сокращение продолжительности жизни хвои, отмеченное более полувека назад (Neger, 1924), вызывается всеми основными поллютантами и входит в число основных признаков повреждения растений. При проведении инспекции важно учитывать, что даже в контроле, в условиях относительно чистой атмосферы, возраст хвои неодинаков по высоте деревьев (рис. 15). Меньшая продолжительность жизни хвоинок в верхней части крон (до 11–13-й мутовки) 30–50-летних сосен наблюдается в древостоях и у отдельно растущих особей, вся крона которых открыта свету. Каким образом максимальный возраст хвои связан с возрастом мутовки ветвей и с порядком осей ветвления, пока неизвестно.

Воздействие слабых концентраций SO_2 на преждевременный опад хвои является одним из первых симптомов повреждения деревьев. По мере приближения к источнику загрязнения опадение хвои усиливается (рис. 16), поэтому возрастная структура фитомассы хвои поврежденных деревьев существенно отличается от нормы (рис. 17). Характерно, что фитоценотическое угнетение сосен и елей не вызывает обычно снижения максимального возраста хвои, хотя средний возраст хвои господствующих и подчиненных деревьев может различаться значительно.

Судя по продолжительности жизни хвои, внутривидовые генетические различия деревьев в газоустойчивости выявляются достаточно рано, вблизи границы экосистем II и III классов повреждения. Например, в сосновом молодняке, находящемся за 40 км от комбината „Североникель” (табл. 41, пробная площадь 3), в 1981 г. наряду со здоровыми деревьями со средней продолжительностью жизни хвои 4.1 года имелись поврежденные сосны со средним возрастом хвои 3.0 года, сильно поврежденные – 2.4 года, отмирающие – 1.7 года.

При загрязнении воздуха, вызывающем разрушение лесных экосистем, в кронах сосны обыкновенной, елей сибирской и финской почти не остается хвои старше одного года. Многолетняя хвоя сохраняется только на нижних ветвях, находящихся зимой под снегом. У сосны максимальный возраст хвои на плагитропных, расположенных на земле ветвях достигает в условиях распада древостоев 5 лет, у елей – 9 лет. Основная причина лучшей выживаемости хвои – отсутствие влияния зимнего загрязнения и предохранение ее снежным покровом от нерегулируемых зимних и ранневесенних потерь воды (Алексеев, 1986;

¹ Авторы В. А. Алексеев, И. В. Лянгузова.

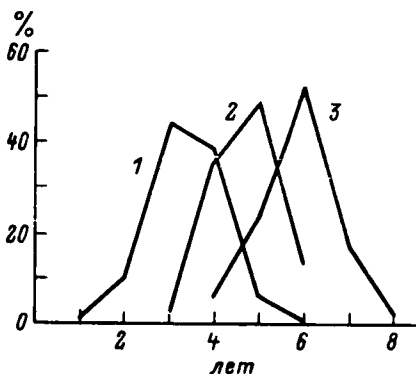


Рис. 15. Продолжительность жизни хвой сосны в не нарушенных загрязнением редкостойных 30-летних сосняках бруснично-лишайниковых на Кольском полуострове.

1 – на оси I порядка; 2 – на ветвях II и III порядков в верхней части кроны; 3 – то же, в нижней части кроны. По оси ординат – частота встречаемости, %.

Алексеев с сотр., 1986). Имеет значение и меньшая турбулентность воздуха вблизи поверхности земли, препятствующая летальному накоплению загрязнителей.

Размеры хвоинок. В не нарушенных загрязнением сосновых лесах размеры хвоинок и их масса закономерно уменьшаются от верхушечного побега к нижней части кроны, причем тем сильнее, чем гуще древостой (Бузькин, Пшеничникова, 1973). В отличие от здоровых сосен сильно поврежденные загрязнением особи таких тенденций не проявляют (рис. 18, А) вследствие прозрачности крон, слабого самозатенения хвоинок и близких величин прироста побегов (размеры хвоинок коррелируют с величиной годичного прироста побегов). Как и вне загрязнения атмосферы, в кронах деревьев зоны разрушения хвоя на ветвях высоких порядков ветвления мельче, чем на скелетных (рис. 18, Б, 1, 2); этому правилу не подчиняются хорошо развитые „приземные” плагиотропные ветви (рис. 18, Б, 3), функционирование и зимний покой которых осуществляются в гораздо более благоприятных атмосферных условиях.

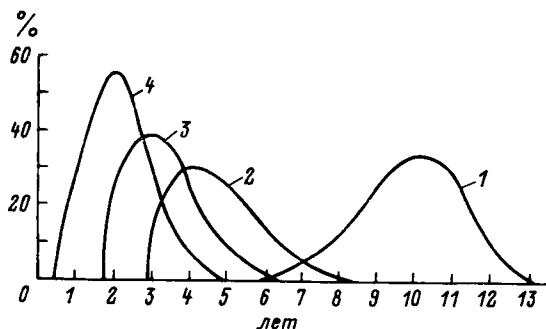


Рис. 16. Продолжительность жизни хвой деревьев ели сибирской различного жизненного состояния (по: Алексеев, Рак, 1985).

1 – здоровые, ослабленные и сильно ослабленные деревья в не нарушенных загрязнением лесах; 2 – ослабленные деревья в зоне повреждения экосистем; 3 – сильно ослабленные деревья; 4 – отмирающие деревья в зоне разрушения экосистем. По оси ординат – частота распределения возраста хвои, %.

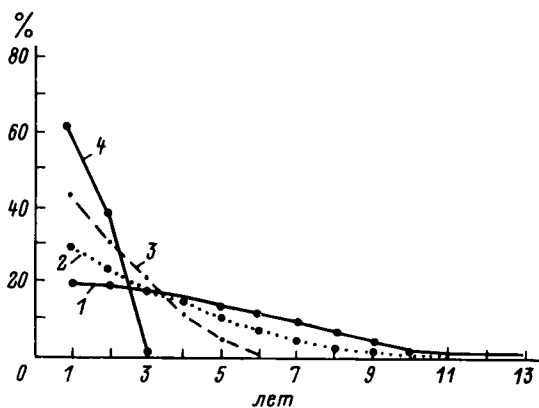


Рис. 17. Возрастное распределение фитомассы хвой ели в условиях атмосферного загрязнения и вне его.

1 – здоровое дерево в контроле; 2 – ослабленное дерево в контроле; 3 – сильно ослабленное дерево в зоне разрушения экосистем; 4 – отмирающее дерево в зоне разрушения экосистем. По оси ординат – абсолютно сухая масса хвой, %.

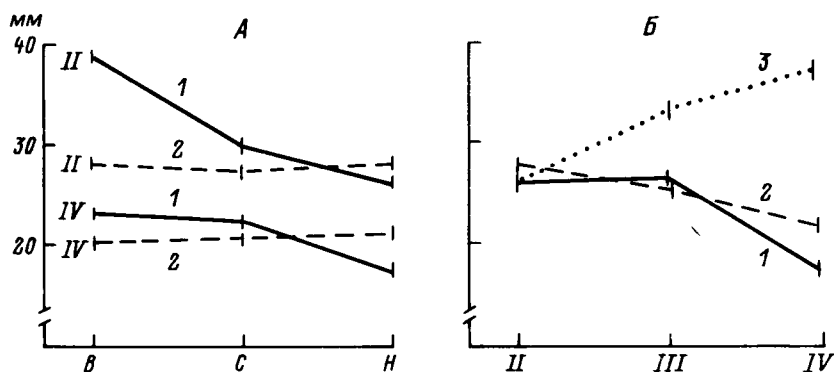


Рис. 18. Изменение длины хвой сосны в разных частях крон и приземных плагиотропных побегов в связи с порядком ветвления и загрязнением атмосферы, мм.

А. По вертикали крон: 1 – здоровое дерево вне загрязнения атмосферы; 2 – сильно поврежденное дерево в зоне разрушения лесных экосистем. Хвоя взята с ветвей II, III и IV порядков в верхней (В), средней (С) и нижней (Н) частях крон сосен 32–35 лет. Б. 1 – нижняя часть кроны здорового дерева вне загрязнения; 2 – нижняя часть кроны сильно поврежденного дерева в зоне разрушения экосистем; 3 – хорошо развитые стланиковые плагиотропные побеги сильно поврежденного дерева.

Известно, что загрязнение воздуха отрицательно влияет на размеры хвой и листовых пластинок из-за торможения стадии растяжения клеток. Получение статистически надежных полевых данных в этом отношении крайне сложно: оно требует тщательного подбора пар деревьев, находящихся в разных условиях загрязнения, отбора ветвей из мутовок одного возраста, порядка ветвления и положения в кроне дерева, а также

сопоставления хвоинок, образовавшихся в один год. Неправильное взятие образцов, например сопоставление нижних частей крон деревьев в контроле с ветвями загрязненных сосен, находящимися зимой под снегом, или со стланиковыми ветвями (их принимают иногда за нижнюю часть кроны), может привести к ошибочным выводам.

Охвоенность побегов и крон деревьев. Первоначальная охвоенность побегов разных порядков близка к контролю даже у сильно поврежденных загрязнением сосен и елей. Густота охвоения обратно пропорциональна годичной длине побега и варьирует у сосны обыкновенной от 10 до 44 хвоинок на 1 см его длины. Что касается общего числа хвоинок на побеге одного года, то оно наиболее велико при максимальной длине побега.

В не нарушенных загрязнением северных сосняках массовое опадение хвои начинается с 4–6-го года жизни. Из-за преждевременного опадения хвои вследствие загрязнения воздуха двуокисью серы средняя охвоенность деревьев сосны снижается уже в зоне начального повреждения экосистем, почти вдвое сокращается в зоне поврежденных экосистем и на 80–85% — в зоне разрушения экосистем. Аналогичная ситуация наблюдается и в ельниках (Алексеев, Рак, 1985). В зоне полной деградации лесов средняя охвоенность живой части сосен и елей может, как ни парадоксально на первый взгляд, резко возрастать. Причина — изменение видом жизненной формы дерева на стланиковую жизненную форму, при которой резко сокращается число полуживых, с остатками хвои ветвей.

Уже отмечалось (глава 4), что возникновение хлорозов и некрозов у хвойных и лиственных деревьев при воздействии двуокиси серы наблюдается преимущественно после завершения роста ассимиляционных органов. Примечательно, однако, что основные повреждения хвои елей и сосен возникают в конце зимы—начале весны, при переходе к положительным температурам. В этот период, как отмечает А. Д. Карпенко (1983), происходят массовое побурение и опад хвои. Основные причины отмирания хвои, как обсуждалось выше, связаны с нарушением восков на поверхности хвоинок и нерегулируемыми потерями хвоинками воды.

Отмирание ветвей. Изменение охвоенности ветвей вследствие потери ассимиляционных органов вызывает два противоположно направленных процесса: отмирание ветвей и появление новых побегов из основных и спящих почек.

В обычных условиях продолжительность жизни скелетных ветвей елей и сосен достигает в северотаежных лесах 100–150 лет. При атмосферном загрязнении время их жизни может сократиться в 10 и более раз. Вначале засыхают мелкие побеги высоких порядков, затем отмирание охватывает все более крупные, в том числе скелетные ветви кроны. У старых и крупных взрослых деревьев сосны, лиственницы, ели и березы в условиях загрязнения более интенсивно идет отмирание ветвей в верхней части крон, где наиболее активно движение воздушных масс. Отмирание ветвей молодых деревьев в не нарушенных загрязнением экосистемах начинается преимущественно с нижних ветвей; при воздействии поллютантов этот процесс захватывает ветви любых порядков на всем протяжении кроны. Измерения, выполненные В. Т. Ярмишко

(Yarmishko, 1985), показывают, что в зоне разрушения экосистем мертвые ветви II порядка составляют примерно половину их общего числа. Усыхание всего дерева начинается, как правило, с верхушки.

Ветви, расположенные ниже высоты снежного покрова, имеют лучшие шансы на выживание. Часть из них превращается в плагиотропные стланиковые ветви, располагающиеся непосредственно на напочвенном покрове или подстилке.

Новообразование ветвей. Пробуждение основных и спящих почек при дефолиации крон деревьев — хорошо известное явление. Оно представляет неспецифическую реакцию растений, выработанную в процессе эволюции как адаптивный ответ на утрату части или всех листьев при биотических или абиотических стрессах.

При загрязнении атмосферы у изучавшихся нами видов елей отмечена стимуляция новообразования побегов за счет пробуждения спящих почек, позволяющая в течение ряда лет частично компенсировать утрату основных ветвей III и более высоких порядков. В зоне разрушения экосистем атмосферными выбросами комбинатов по выплавке цветных металлов у ели сибирской и финской на ветвях старше 30–50 лет практически все охвоенные побеги III–V порядков возникли из спящих почек. Подсчеты показывают, что интенсивность новообразования дополнительных побегов примерно в 1.5–2.0 раза выше, чем при отсутствии стресса. Следует заметить, что эти побеги недолговечны, продолжительность их жизни редко превышает 10–15 лет.

Лиственница сибирская образует дополнительные побеги на стволе и скелетных ветвях из брахибластов. При потере хвои часть брахибластов дает ростовые побеги, превращаясь, таким образом, в ауксисбласты, способные со временем образовывать побеги более высоких порядков. Многие скелетные оси, напротив, при загрязнении замирают, превращаясь в брахибласты. Часть почек отмирает.

У сосны обыкновенной усиление побегообразовательных процессов за счет спящих почек отмечалось преимущественно на малолетнем подросте (см. главу 9); сосны более старшего возраста образуют из спящих почек немногочисленные укороченные побеги с недоразвитой хвоей. Роль таких дополнительных побегов в усилении жизнеспособности дерева пренебрежимо мала и не сравнима с ролью аналогичных побегов у ели и лиственницы.

Повреждение и нераспускание основных почек боковых побегов в условиях загрязнения в несколько раз выше, чем вне его, поэтому общее число побегов на сильно поврежденных деревьях значительно меньше обычного. Исключение составляют приземные плагиотропные ветви, где на одной ветви II порядка может насчитываться до 100 побегов III–V порядков с массой хвои, превышающей массу кроны поврежденного дерева.

Линейный рост побегов. Снижение линейного роста побегов, особенно главной оси ствола, под воздействием многолетних загрязнений отмечалось неоднократно (Енсен, 1982). Наиболее сильно снижение прироста проявляется в молодых, средневозрастных и приспевающих древостоях, характеризующихся активным ростом в высоту и быстрым разрастанием

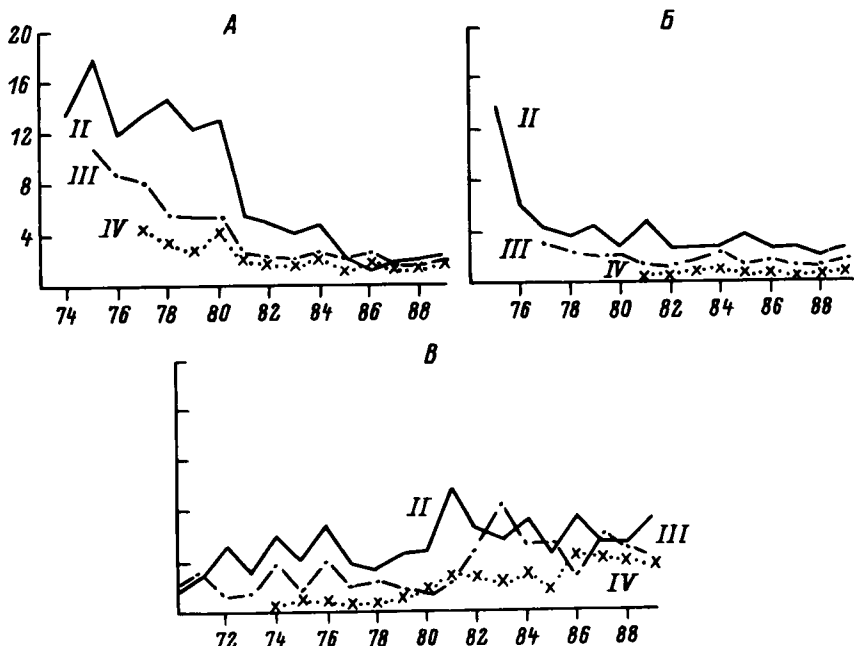


Рис. 19. Погодичная динамика линейного прироста боковых ветвей крон и стланиковых плагиотропных ветвей сосен 32–35 лет в не нарушенных загрязнением лесах (А) и при сильном загрязнении (Б, В), см.

А – рост ветвей II, III, IV порядков в кроне здоровой сосны; Б – то же, в кроне сильно поврежденного дерева; В – то же, для приземных плагиотропных ветвей.

крон. Изменение темпов роста в пределах ценопопуляции происходит неодинаково, что обусловлено разной генетической устойчивостью растений к загрязнению. Например, здоровые сосны 43 лет в зоне повреждения лесов выросли за последние 10 лет на 2.0 м, поврежденные загрязнением – на 1.7 м, сильно поврежденные – на 1.2 м, отмирающие – на 0.9 м. Снижение прироста деревьев в высоту в зоне разрушения древостоев достигает 80 %.

При загрязнении линейный прирост боковых побегов также значительно падает (рис. 19, Б), обнаруживая к тому же менее четко выраженную, чем у здоровых деревьев, связь с собственным возрастом ветвей того или иного порядка (рис. 19, А, Б). Плагиотропным ветвям сосен со стланиковой формой роста свойственны собственные закономерности морфогенеза, проявляющиеся, в частности, в стабильности многолетнего роста побегов II–IV порядков (рис. 19, В).

Радиальный рост деревьев. Вопросы радиального роста рассмотрены Н. В. Ловелиусом и В. Т. Ярмишко (см. с. 94). Здесь отметим следующее. 1. Достоверные данные о снижении радиального роста древесины стволов сосны, ели и лиственницы получены нами для деревьев, утративших более 50 % хвои. 2. При многолетнем загрязнении воздуха снижение прироста годичного кольца достигает 90–95 %. В наиболее резкой форме

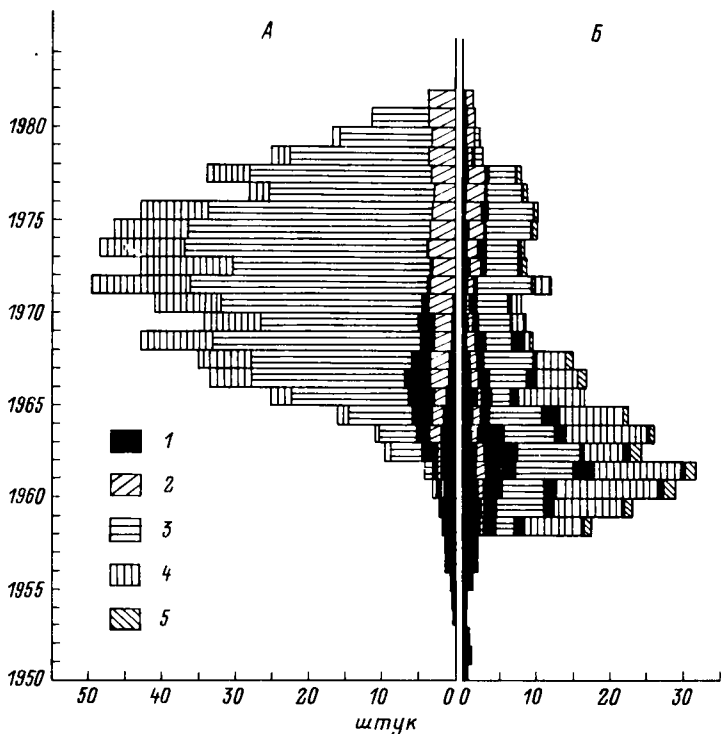


Рис. 20. Вертикальная структура крон сосны в не нарушенных загрязнением лесах (А) и в зоне разрушения лесных экосистем (Б) (по: Yarmishko, 1985).

1 – сухие побеги; 2–5 – живые побеги: 2 – II порядок ветвления, 3 – III, 4 – IV, 5 – V порядок ветвления. По оси абсцисс – число побегов, штук; по оси ординат – распределение мутовок по годам.

снижение радиального прироста отмечалось у лиственницы после воздействия высоких концентраций SO_2 и полной потери хвои текущего года. 3. Увеличение доли поздней древесины в годичном кольце, достигающее $\frac{1}{3}$ его ширины, устойчиво наблюдается только при сильном угнетении радиального прироста.

Изменение габитуса деревьев. Перечисленные реакции деревьев на загрязнение воздуха оказывают влияние на облик этой жизненной формы. У взрослых, сформировавшихся особей внешний вид меняется преимущественно за счет изреживания кроны и новообразования дополнительных побегов из спящих почек и брахибластов. Среди характерных особенностей можно назвать скопления мелких побегов у елей, водяные побеги у лиственных деревьев (иногда располагающиеся пучками), обильные стволовые побеги из брахибластов у лиственницы. Сообщалось об усилении многовершинности ели (Дончева, 1978). Как показали наблюдения, в условиях атмосферного загрязнения нарушения роста главной оси у сосен и елей происходят в 3–5 раз чаще, нежели в фоновых лесах, однако обычно моноподиальная форма роста сохраняется

(при сильном уровне воздействия верхушка дерева полностью прекращает прирастать и отмирает).

Молодые растения сосны обыкновенной и лиственницы сибирской имеют иногда симптомы, сходные с хлоротичной карликовостью, описанной для веймутовой сосны Л. С. Дочинджером с соавторами (Dochinger et al., 1970). Сосны, растущие в зоне сильного повреждения экосистем, характеризуются замедленным ростом в высоту, более тонким стволом, слаборазвитой кроной (рис. 20). Крона таких молодых сосен часто короче, чем обычно. Нижние ветви сосен в нормальных условиях развиты плохо и быстро отмирают. При многолетнем загрязнении, значительно превышающем ПДК, они, напротив, разрастаются и превращаются в стланиковые плагиотропные ветви, существующие порой одновременно с плохо развитой и страдающей от загрязнения кроной. Необходимо подчеркнуть, что переход к стланиковой форме роста у сосны обыкновенной наблюдался нами только в условиях Кольского полуострова, где продолжительность сохранения снегового покрова достигает 7 мес и он имеет достаточную высоту.

РАДИАЛЬНЫЙ ПРИРОСТ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА КОЛЬСКОМ ПОЛУОСТРОВЕ¹

Погодичная динамика радиального прироста деревьев отражает не только комплекс факторов, имеющих многолетнюю изменчивость. В этой характеристике фиксируются результаты внутривидовой конкуренции между деревьями, находят отражение результаты антропогенного воздействия на лесные экосистемы, а также другие сложные процессы, протекающие в природных сообществах. В связи с этим с точки зрения причинного анализа древостоев, являющихся главными продуцентами лесных экосистем, важно изучать радиальный прирост не только как показатель биологической продуктивности этих систем, но и как фактическую основу для оценки эффектов популяционных взаимодействий, в частности выяснения причин индивидуальной изменчивости и устойчивости под влиянием антропогенных факторов.

Анализ многолетней динамики радиального прироста деревьев в лесных экосистемах строится на современных принципах и методах, достаточно хорошо изложенных в работах А. А. Молчанова и В. В. Смирнова (1967), Т. Т. Битвинскаса (1974), Н. В. Ловелиуса (1979) и других авторов. Обширная отечественная и зарубежная литература посвящена проблемам изменений радиального прироста древесных растений в естественных условиях и под влиянием деятельности человека. Однако до настоящего времени нерешенными остаются вопросы выработки единого подхода и системы сбора, а также обработки дендроиндикационной информации. Все сложнее становится вычлнить долю естественных изменений радиального прироста деревьев от тех, которые обусловлены деятельностью человека, охватившей по своим масштабам всю планету.

¹ Авторы Н. В. Ловелиус, В. Т. Ярмишко.

Вот почему в наших исследованиях локального и регионального плана выделение фоновых (контрольных) пробных площадей носит несколько условный характер. Такие пробные площади заложены на значительном расстоянии от источника загрязнения, с тем чтобы исключить его прямое влияние на растительность.

Основной целью наших исследований было изучить особенности радиального прироста сосны обыкновенной в естественных условиях и под воздействием антропогенных факторов на территории Мурманской обл. В основу построений были положены данные многолетних сборов образцов древесины (спилы и керны) на постоянных пробных площадях, расположенных в зоне влияния комбината и за ее пределами.

Исследования проводились в сообществах сосновых молодняков, краткая таксационная характеристика которых представлена в табл. 41. Они имеют простое вертикальное и горизонтальное строение, отличаются редкостойностью, низкой производительностью, сильно заторможенными биогеохимическими циклами. В 10–12 км к югу от источника загрязнения еще встречаются растительные группировки с преобладанием в верхнем ярусе относительно молодых (40–45 лет) особей сосны. Правда, они сильно повреждены атмосферными выбросами (продолжительность жизни хвои на деревьях не превышает 2–3 лет, хвоя некротирована, сухие вершины, много сухих ветвей во всей кроне сохранившихся деревьев и т. д.), находятся на пороге полного разрушения и деградации. Здесь заложена пробная площадь 29 (наиболее близко расположенная от источника загрязнения). Другая постоянная пробная площадь (№ 3) расположена в 35–40 км к югу от источника загрязнения воздуха. Влияние загрязнителей на древостой сосны особенно четко стало прослеживаться в последние 4–5 лет, что послужило основанием для выделения данного района исследований в зону повреждения лесных экосистем. Здесь снизилась продолжительность жизни хвои сосны в среднем на 2 года по сравнению с контролем, в кронах стали появляться сильно некротированные хвоинки и сухие ветви, наметилась резкая дифференциация особей по категориям жизненного состояния. Остальные пробные площади (№№ 20, 30, 36) размещаются за пределами (70–80 км) влияния атмосферных выбросов комбината „Североникель” и служат в наших исследованиях в качестве фоновых (контрольных). Кроме того, определенный интерес представляет информация о реакции на загрязнение воздуха не только относительно молодых особей сосны, но и более старых. Для этого нами были отобраны керны у 400-летних отдельно сохранившихся сосен в районе размещения пробной площади 29. Эти деревья достигают в среднем 11,2 м в высоту, 26,3 см в диаметре, число их не превышает 4–5 штук на 1 га. Они сильно повреждены: в кронах сохраняются, как правило, 1–3 живые ветви с хвоей только текущего года.

Закладка и описание пробных площадей выполнены с помощью современных методов, принятых в геоботанике и лесоведении. На каждой пробной площади и в пределах их рабочих зон были подобраны по 15–20 модельных деревьев. Часть из них была разделена на однометровые секции для определения вертикально-фракционных запасов фитомассы

Таблица 39

Абсолютные значения радиального прироста (мм) сосны обыкновенной
на исследованных пробных площадях Кольского полуострова
(над чертой – суммарное значение годовичного слоя,
под чертой – поздняя часть годовичного слоя)

Год	Номера пробных площадей						Одиночные 400-летние деревья
	29	3*		20	30	36	
		1	2				
1986	—	$\frac{1.12}{0.27}$	$\frac{0.35}{0.08}$	—	—	—	—
1985	$\frac{0.10}{0.03}$	$\frac{1.10}{0.26}$	$\frac{0.48}{0.11}$	$\frac{1.52}{0.37}$	$\frac{0.56}{0.14}$	$\frac{1.12}{0.27}$	$\frac{0.03}{0.01}$
1984	$\frac{0.21}{0.08}$	$\frac{1.20}{0.25}$	$\frac{0.49}{0.11}$	$\frac{1.49}{0.32}$	$\frac{0.45}{0.12}$	$\frac{1.03}{0.20}$	$\frac{0.05}{0.02}$
1983	$\frac{0.27}{0.08}$	$\frac{1.40}{0.27}$	$\frac{0.70}{0.13}$	$\frac{1.32}{0.30}$	$\frac{0.39}{0.12}$	$\frac{0.99}{0.19}$	$\frac{0.05}{0.02}$
1982	$\frac{0.37}{0.11}$	$\frac{1.26}{0.28}$	$\frac{0.77}{0.13}$	$\frac{1.20}{0.19}$	$\frac{0.35}{0.11}$	$\frac{1.26}{0.28}$	$\frac{0.07}{0.02}$
1981	$\frac{0.45}{0.13}$	$\frac{1.28}{0.29}$	$\frac{1.22}{0.29}$	$\frac{1.23}{0.30}$	$\frac{0.39}{0.11}$	$\frac{1.09}{0.28}$	$\frac{0.12}{0.03}$
1980	$\frac{0.52}{0.17}$	$\frac{1.35}{0.26}$	$\frac{1.63}{0.32}$	$\frac{1.07}{0.14}$	$\frac{0.47}{0.10}$	$\frac{1.03}{0.25}$	$\frac{0.09}{0.03}$
1979	$\frac{0.48}{0.13}$	$\frac{1.82}{0.34}$	$\frac{1.48}{0.40}$	$\frac{1.45}{0.24}$	$\frac{0.61}{0.16}$	$\frac{1.20}{0.27}$	$\frac{0.14}{0.03}$
1978	$\frac{0.43}{0.10}$	$\frac{1.33}{0.24}$	$\frac{1.62}{0.32}$	$\frac{1.12}{0.21}$	$\frac{0.50}{0.12}$	$\frac{1.34}{0.30}$	$\frac{0.05}{0.02}$
1977	$\frac{0.57}{0.13}$	$\frac{1.58}{0.30}$	$\frac{1.81}{0.35}$	$\frac{1.41}{0.26}$	$\frac{0.55}{0.13}$	$\frac{1.16}{0.20}$	$\frac{0.08}{0.02}$
1976	$\frac{0.74}{0.20}$	$\frac{1.85}{0.49}$	$\frac{1.94}{0.40}$	$\frac{1.39}{0.30}$	$\frac{0.61}{0.15}$	$\frac{1.36}{0.26}$	$\frac{0.13}{0.02}$
1975	$\frac{0.82}{0.21}$	$\frac{1.87}{0.50}$	$\frac{2.11}{0.50}$	$\frac{1.35}{0.29}$	$\frac{0.74}{0.17}$	$\frac{1.56}{0.35}$	$\frac{0.08}{0.02}$
1974	$\frac{0.69}{0.20}$	$\frac{1.76}{0.51}$	$\frac{1.91}{0.40}$	$\frac{1.31}{0.31}$	$\frac{0.66}{0.21}$	$\frac{1.59}{0.37}$	$\frac{0.16}{0.03}$
1973	$\frac{0.67}{0.14}$	$\frac{1.83}{0.22}$	$\frac{1.95}{0.39}$	$\frac{1.23}{0.12}$	$\frac{0.65}{0.11}$	$\frac{1.33}{0.40}$	$\frac{0.24}{0.04}$
1972	$\frac{0.65}{0.14}$	$\frac{1.84}{0.32}$	$\frac{1.93}{0.45}$	$\frac{1.38}{0.21}$	$\frac{0.69}{0.14}$	$\frac{1.59}{0.39}$	$\frac{0.23}{0.03}$
1971	$\frac{0.69}{0.18}$	$\frac{2.03}{0.44}$	$\frac{1.72}{0.43}$	$\frac{1.43}{0.24}$	$\frac{0.70}{0.15}$	$\frac{1.07}{0.25}$	$\frac{0.14}{0.03}$
1970	$\frac{0.66}{0.19}$	$\frac{2.22}{0.52}$	$\frac{1.77}{0.35}$	$\frac{1.41}{0.33}$	$\frac{0.75}{0.14}$	$\frac{1.10}{0.24}$	$\frac{0.19}{0.04}$

Таблица 39 (продолжение)

Год	Номера пробных площадей						
	29	3*		20	30	36	Одиночные 400-летние деревья
		1	2				
1969	<u>0.52</u>	<u>1.65</u>	<u>1.98</u>	<u>1.11</u>	<u>0.59</u>	<u>0.97</u>	<u>0.16</u>
	0.11	0.38	0.52	0.21	0.14	0.24	0.03
1968	<u>0.69</u>	<u>1.99</u>	<u>1.98</u>	<u>1.50</u>	<u>0.76</u>	<u>0.89</u>	<u>0.21</u>
	0.14	0.30	0.54	0.19	0.15	0.19	0.04
1967	<u>0.72</u>	<u>2.15</u>	<u>2.20</u>	<u>0.88</u>	<u>0.72</u>	<u>0.89</u>	<u>0.18</u>
	0.18	0.43	0.56	0.25	0.19	0.18	0.04
1966	<u>0.88</u>	<u>2.64</u>	<u>2.11</u>	<u>1.04</u>	<u>1.01</u>	<u>1.10</u>	<u>0.11</u>
	0.21	0.54	0.55	0.21	0.23	0.26	0.03
1965	<u>0.93</u>	<u>2.63</u>	<u>2.10</u>	<u>0.85</u>	<u>0.99</u>	<u>1.33</u>	<u>0.12</u>
	0.21	0.42	0.54	0.19	0.22	0.33	0.04
1964	<u>0.93</u>	<u>3.10</u>	<u>2.06</u>	<u>1.38</u>	<u>1.05</u>	<u>1.39</u>	<u>0.19</u>
	0.25	0.58	0.43	0.22	0.22	0.30	0.05
1963	<u>0.84</u>	<u>2.27</u>	<u>2.04</u>	<u>0.89</u>	<u>0.87</u>	<u>1.43</u>	<u>0.20</u>
	0.19	0.69	0.36	0.34	0.21	0.36	0.04
1962	<u>1.02</u>	<u>2.11</u>	<u>2.07</u>	<u>1.12</u>	<u>0.95</u>	<u>0.90</u>	<u>0.22</u>
	0.22	0.34	0.37	0.23	0.18	0.17	0.04
1961	<u>1.04</u>	<u>2.39</u>	<u>1.85</u>	<u>1.10</u>	<u>1.15</u>	<u>1.52</u>	<u>0.15</u>
	0.22	0.38	0.37	0.20	0.20	0.25	0.04
1960	<u>0.88</u>	<u>2.35</u>	<u>1.54</u>	<u>1.00</u>	<u>1.17</u>	<u>1.74</u>	<u>0.19</u>
	0.22	0.47	0.36	0.20	0.21	0.42	0.03
1959	<u>0.91</u>	<u>2.38</u>	<u>2.33</u>	<u>0.96</u>	<u>1.32</u>	<u>1.67</u>	<u>0.22</u>
	0.28	0.47	0.40	0.24	0.25	0.49	0.04
1958	<u>0.90</u>	<u>2.48</u>	<u>1.52</u>	<u>0.98</u>	<u>1.15</u>	<u>1.25</u>	<u>0.22</u>
	0.26	0.49	0.40	0.25	0.31	0.39	0.04
1957	<u>0.71</u>	<u>2.25</u>	<u>2.01</u>	<u>0.66</u>	<u>1.19</u>	<u>1.21</u>	<u>0.23</u>
	0.11	0.50	0.33	0.18	0.23	0.30	0.05
1956	<u>0.98</u>	<u>2.27</u>	<u>1.94</u>	-	<u>1.03</u>	<u>1.25</u>	<u>0.23</u>
	0.22	0.32	0.31	-	0.27	0.34	0.04
1955	<u>1.88</u>	<u>2.16</u>	-	-	-	<u>1.44</u>	<u>0.25</u>
	0.51	0.44	-	-	-	0.25	0.04
1954	<u>1.97</u>	<u>1.75</u>	-	-	-	<u>1.49</u>	<u>0.32</u>
	0.57	0.27	-	-	-	0.36	0.05
1953	<u>1.27</u>	<u>1.11</u>	-	-	-	-	<u>0.30</u>
	0.44	0.39	-	-	-	-	0.04
1952	<u>1.00</u>	<u>2.01</u>	-	-	-	-	<u>0.30</u>
	0.33	0.48	-	-	-	-	0.04

Таблица 39 (продолжение)

Год	Номера пробных площадей						Одиночные 400-летние деревья
	29	3*		20	30	36	
		1	2				
1951	$\frac{0.94}{0.39}$	—	—	—	—	—	$\frac{0.26}{0.04}$
1950	—	—	—	—	—	—	$\frac{0.33}{0.04}$

* Для пробной площади 3 приведены 2 ряда абсолютных значений радиального прироста сосны: 1 — здоровые, 2 — сильно поврежденные особи.

древостоев. У этих моделей отбирали спилы для последующих лабораторных исследований и анализа радиального прироста. У других моделей были отобраны керны буравом Пресслера по двум основным направлениям: север и юг. Для решения поставленных задач спилы и керны отбирали со стволов на высоте 1.3 м от поверхности почвы. Дальнейшие исследования образцов древесины проводились по методике, описанной ранее (Ярмишко, 1983). Обработка и анализ полученных данных осуществлялись по методике Н. В. Ловелиуса (1979).

В результате проведенных инструментальных измерений получены серии годовичных слоев сосны обыкновенной на исследованных пробных площадях (табл. 39). Анализируя абсолютные величины радиального прироста, можно отметить, что прослеживаются определенные закономерности в их изменчивости (рис. 21, 22). Так, например, радиальный прирост сосны, испытывающей влияние атмосферных выбросов, до 1956 г. был выше, чем в фоновых древостоях. Выплавка никеля началась в Мончегорске в 1939 г. По мере увеличения мощности комбината и расширения зоны влияния выбросов на пробной площади 29 произошел переход абсолютных значений прироста на более низкие величины (1966–1968 гг.), а с 1976 г. наблюдается его катастрофическое снижение (рис. 21). В фоновых древостоях также отмечалось некоторое уменьшение радиального прироста с 1976 до 1984 г., а затем его значение резко увеличилось (с 0.8 до 1.1 мм). Анализ изменений прироста годовичных слоев сосны в зоне повреждения лесных экосистем (пробная площадь 3) по двум критериям жизненного состояния деревьев — здоровых и сильно поврежденных — показывает, что совместные колебания в обоих случаях происходят почти синхронно. Наиболее отчетливо увеличение прироста прослеживается у здоровых деревьев с 1953 по 1964 г. Затем наблюдается его падение, о котором можно говорить как о естественном колебании, очевидно, внутривекового ритма. На фоне нисходящей фазы проявляется погодичная изменчивость. Последний согласованный в двух категориях жизненного состояния деревьев всплеск увеличения прироста наблюдался в 1979 г., а после этого начался период его существенного снижения, более интенсивного у поврежденных особей.

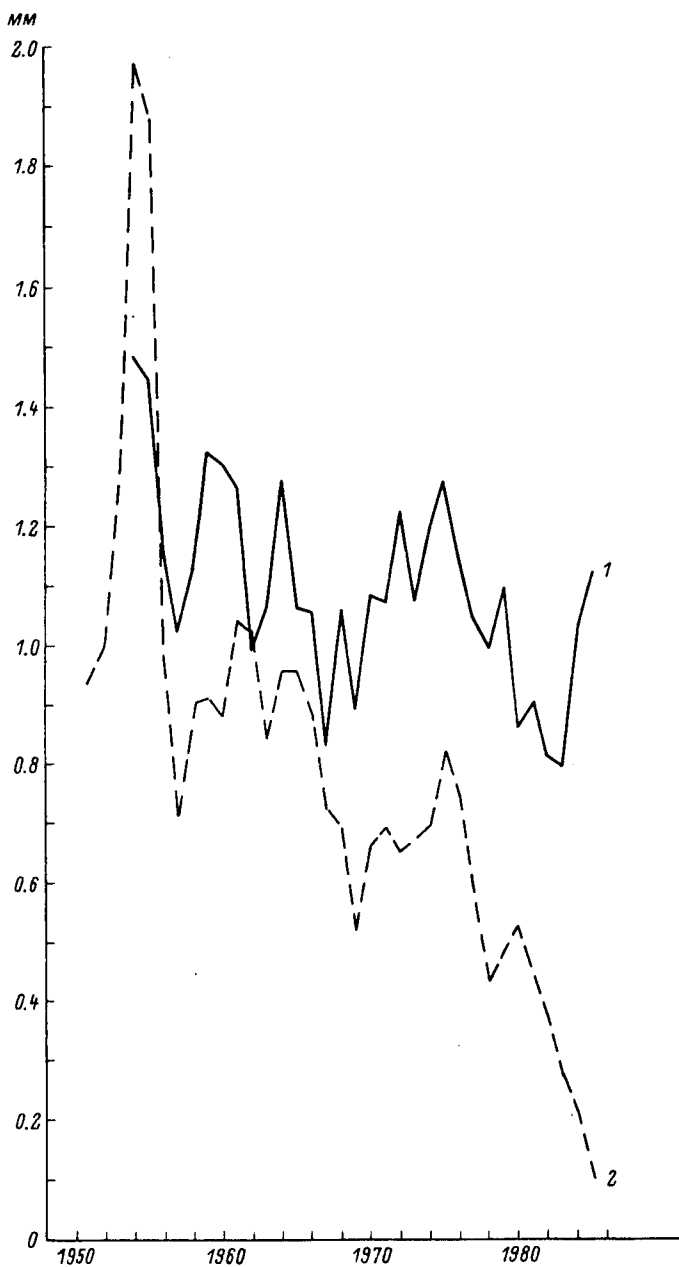


Рис. 21. Погодничная динамика радиального прироста сосны обыкновенной в фоновых условиях (1) и в зоне разрушения лесных экосистем (2).

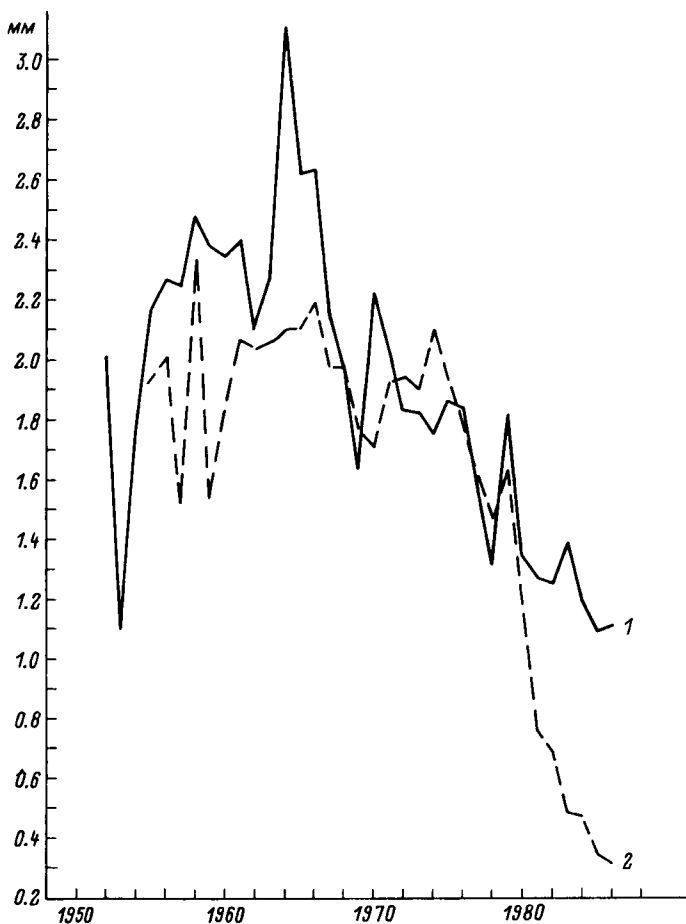


Рис. 22. Погодичная динамика радиального прироста сосны обыкновенной в зоне повреждения (пробная площадь 3) лесных экосистем.

1 – здоровые, 2 – сильно поврежденные особи сосны.

Наложение дендрограмм (рис. 21, 22), выполненных в одном масштабе, показывает существенные различия величин радиального прироста. Например, у здоровых деревьев на пробной площади 3 максимальный прирост равен 3.1 мм, а минимальное его значение – 1.1 мм. В фоновых древостоях он колеблется в пределах 1.5–0.7 мм. Следовательно, при одних и тех же направленных колебаниях погодичных приростов достигается разный эффект в увеличении или снижении продуктивности стволовой древесины.

Для вычленения естественной и антропогенной обусловленности изменений радиального прироста на дендрограммах были выделены периоды четко выраженного увеличения и снижения радиального прироста. Были рассчитаны средние приросты годичного кольца до начала

воздействия загрязнения и после него и определены их отношения, чтобы оценить, насколько (в %) изменился прирост в данной серии измерений. Когда такие расчеты были осуществлены для фоновых древостоев, то оказалось возможным характеризовать естественную изменчивость прироста за определенные годы. В нашем примере в фоновых древостоях радиальный прирост сосны в период с 1978 по 1986 г. меньше в среднем на 15 %, чем за время с 1969 по 1977 г. При проведении аналогичных расчетов по данным пробной площади 29 (зона разрушения лесных экосистем) оказалось, что здесь изменения составили 52 %. Поскольку в результате действия естественных факторов интенсивность радиального прироста на контроле снизилась в среднем на 15 %, а при совместном влиянии естественных и антропогенных — на 48 % (зона разрушения), то их разность, а именно 33 %, приходится на долю активного воздействия загрязнителей.

В другом примере расчет приводится для здоровых и сильно поврежденных особей сосны на пробной площади 3, расположенной в зоне повреждения лесных экосистем. Здесь наблюдается заметное снижение радиального прироста с 1981 г. у деревьев всех категорий жизненного состояния. Прирост здоровых деревьев снизился с 1981 г. по 1986 г. в среднем на 30 % по сравнению с периодом 1969—1980 гг. Обращает внимание относительно большее (в 2 раза) снижение прироста здоровых деревьев на пробной площади 3, чем в фоновых древостоях. Причиной того, вероятно, является атмосферное загрязнение. И если по внешнему виду (отсутствие четких некрозов, сухих ветвей в кронах и т. д.) несколько деревьев еще можно выделить в категорию „здоровые”, то данные радиального прироста свидетельствуют об угнетении роста, об отрицательном воздействии атмосферных загрязнителей. Такие деревья необходимо относить к категории жизненного состояния „слабо поврежденные”. У сильно поврежденных особей на рассматриваемой пробной площади в последние годы наблюдается еще большая депрессия радиального прироста.

Значительный интерес для нас представляет ретроспективный анализ радиального прироста сосны обыкновенной в исследуемом районе, изменчивость его в настоящее время и возможности составления прогнозов на будущее. С этой целью выполнены расчеты отклонений прироста годовых слоев и сезонных частей их от 10-летней средней календарной нормы. Для получения представлений о количественном соотношении величин прироста (в мм) годовых слоев и их сезонных частей по пробным площадям нами использованы расчеты их повторяемости и построены графики суммарной вероятности для всех исследуемых точек. В качестве примера приводим лишь их крайние значения по величине прироста для оценки амплитуд колебаний в абсолютных единицах (мм) и отклонений от 10-летней средней календарной нормы (табл. 40). Наиболее полное представление можно получить из анализов графиков суммарной вероятности на примере трех объектов: пробные площади 36 и 29, а также единичные 400-летние деревья в районе расположения пробной площади 29. На рис. 23, 24 показаны графики суммарной вероятности повторяемости величин прироста годовых слоев одновозрастных древостоев

Таблица 40

Диапазоны изменений радиального прироста сосны обыкновенной на исследованных пробных площадях Кольского полуострова (за норму принимались 10-летние средние)

№ пробных площадей, участков	Диапазоны колебаний прироста, %		
	ранняя часть древесины	поздняя часть древесины	годовой слой
Зона разрушения лесных экосистем			
29	124	143	121
Одиночные 400-летние сосны	146	74	132
Зона повреждения лесных экосистем			
3			
Здоровые особи	92	97	83
Сильно поврежденные особи	143	145	118
Зона ненарушенных лесных экосистем			
20	136	104	72
30	70	70	60
36	66	90	70

на пробных площадях 29 и 36, дающие возможность видеть, что показатели величин прироста всего годового слоя и его сезонных частей в фоновых условиях значительно выше, чем в зоне активного воздействия загрязнителей. Тот факт, что прирост величиной в 2 мм встречается на пробной площади 29 (чего не было отмечено на пробной площади 36), свидетельствует о некогда примерно равных условиях произрастания сосны. Систематическое же загрязнение растительности на пробной площади 29 привело к существенному снижению радиального прироста. На примере отдельных 400-летних деревьев (рис. 24) показаны те же параметры, что и для пробных площадей 29 и 36. Здесь также можно убедиться в огромном различии значений прироста для рассматриваемых участков. Построения такого плана позволяют выполнять типизацию древостоев сосны (и других древесных пород) не только на основе их таксационных характеристик, но и с использованием данных радиального прироста. В своей основе показатели суммарной вероятности повторяемости величин прироста (мм) или их отклонений от многолетней нормы (%) обеспечивают разностороннюю характеристику древостоя и возможность их сравнения в любых сочетаниях. Кроме того, они могут служить своего рода реперами при оценке состояния насаждений за любой отрезок времени жизни деревьев. Такие возможности существенно возрастают при построении дендрограмм в абсолютных значениях и интегральном выражении их отклонений от многолетней нормы. В первом случае можно судить о погодичной динамике прироста, во втором — о направленности его изменений, дающей представление о многолетних тенденциях и ритмах внутривековых, вековых и многовековых изменений.

Определенный интерес представляют показатели, характеризующие амплитуды колебаний прироста древесины сосны на исследуемых

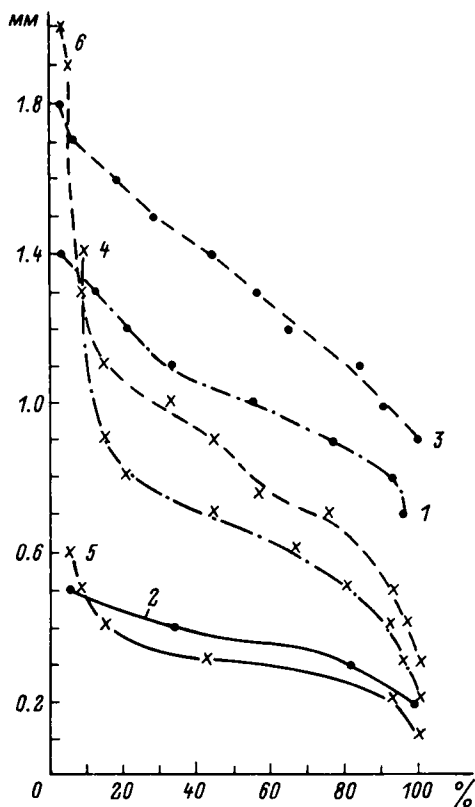


Рис. 23. Суммарная вероятность повторяемости величин радиального прироста сосны обыкновенной в фоновых условиях и в зоне разрушения лесных экосистем.

1, 4 – ранняя; 2, 5 – поздняя часть древесины; 3, 6 – весь годичный слой.

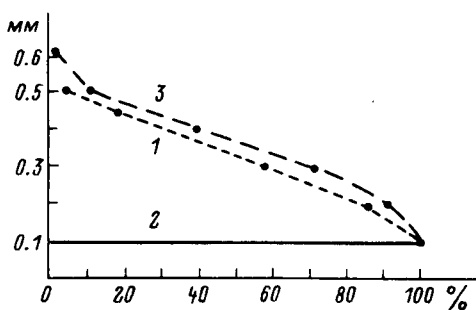


Рис. 24. Суммарная вероятность повторяемости величин радиального прироста сосны обыкновенной в возрасте 400 лет, испытывающей влияние атмосферного загрязнения.

1 – ранняя, 2 – поздняя часть древесины, 3 – весь годичный слой.

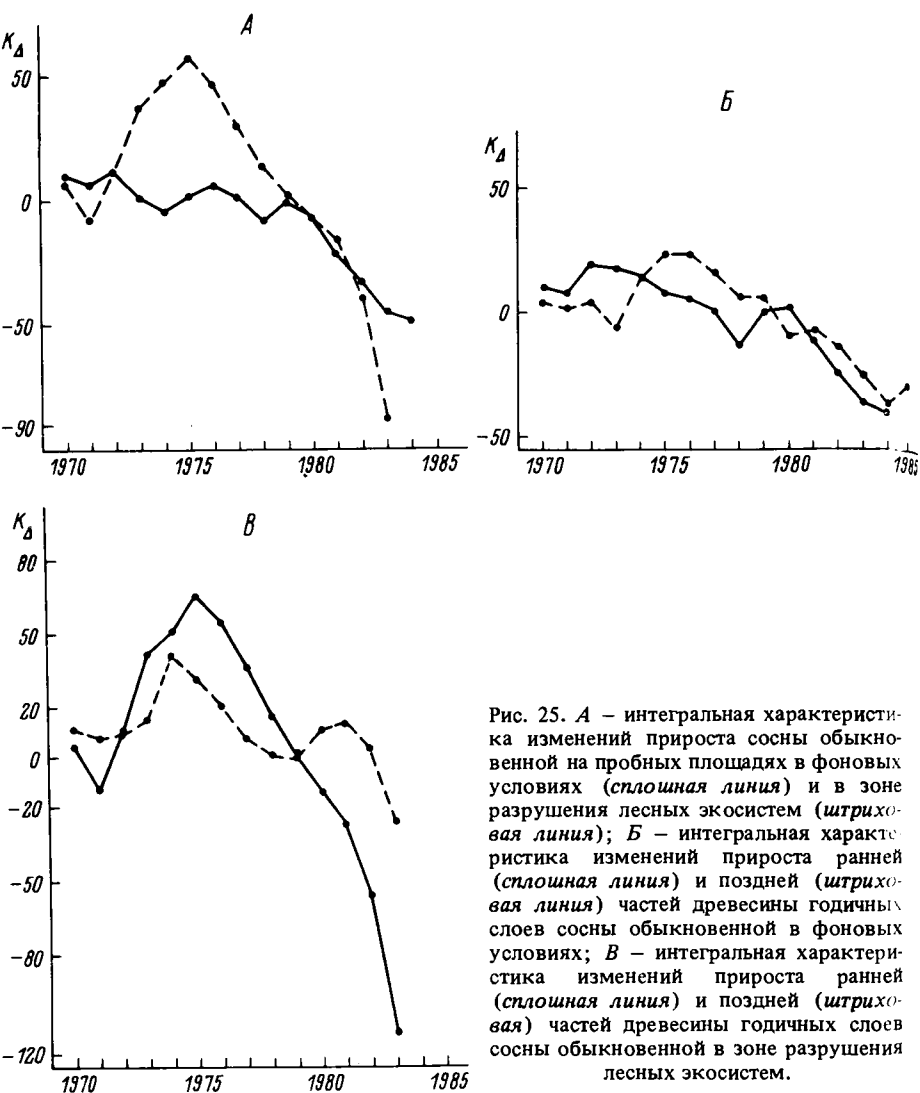


Рис. 25. А – интегральная характеристика изменений прироста сосны обыкновенной на пробных площадях в фоновых условиях (сплошная линия) и в зоне разрушения лесных экосистем (штриховая линия); Б – интегральная характеристика изменений прироста ранней (сплошная линия) и поздней (штриховая) частей древесины годичных слоев сосны обыкновенной в фоновых условиях; В – интегральная характеристика изменений прироста ранней (сплошная линия) и поздней (штриховая) частей древесины годичных слоев сосны обыкновенной в зоне разрушения лесных экосистем.

пробных площадях (табл. 40). Анализ диапазона изменений прироста годичного слоя и его сезонных частей на пробных площадях в зоне сильного воздействия выбросов комбината и за ее пределами показывает, что он существенно больший у сосен, которые испытывают на себе действие загрязнителей. Из данных табл. 40 также видно, что в зоне повреждения лесных экосистем (пробная площадь 3) диапазоны колебаний радиального прироста сильно поврежденных деревьев гораздо большие, чем здоровых особей. Расчеты показывают, что ранняя древесина годичного слоя имеет в 2 раза большую амплитуду колебаний, чем поздняя.

Для проверки и уточнения явления повышенной „чувствительности” ранней части годовичного слоя сосны на антропогенные воздействия было проведено интегрирование средних значений отклонений прироста по пробным площадям в зоне влияния загрязнения и на контроле. Результаты этих вычислений приведены на рис. 25. Анализ рис. 25, А показывает, что радиальный прирост сосны на контроле имеет плавную тенденцию к снижению своей интенсивности к концу анализируемого периода. В зоне разрушения лесных экосистем прирост имеет слабо выраженные тенденции подъема к 1975 г., а затем его значения резко падают.

Не меньший интерес представляют данные по изменению прироста сезонных частей древесины сосны в фоновых условиях (рис. 25, Б). Рассмотрение интегрального хода изменений прироста за пределами влияния комбината показывает их сходство в многолетнем ходе без резких колебаний от года к году. Совсем иным является изменение радиального прироста (особенно сезонных его частей) сосны на территории, подверженной влиянию атмосферных загрязнителей (рис. 25, В). Здесь, так же как и в случае со всем годовичным слоем, переломным для роста ранней древесины является 1975 год, после которого наступило резкое его снижение. Эти данные еще раз демонстрируют, что наибольшие амплитуды изменений прироста ранней древесины характерны для сосны в зоне загрязнения.

ВЛИЯНИЕ АТМОСФЕРНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ДВУОКИСЬЮ СЕРЫ С ПРИМЕСЬЮ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ НА СТРОЕНИЕ И ПРОДУКТИВНОСТЬ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ДРЕВОСТОЕВ¹

При изложении результатов используются сведения, полученные на Кольском полуострове, в сфере действия выбросов медно-никелевого комбината „Североникель”, ежегодно выбрасывающего в атмосферу 250–280 тыс. т двуокиси серы с примесью частиц тяжелых металлов (никеля, меди, кобальта). Здесь заложено более 40 постоянных пробных площадей на расстоянии от 2.5 до 70 км и далее от труб завода. Отбор участков предусматривал сопоставимость лесных сообществ по основным типологическим и таксационным показателям, находящихся под влиянием различного уровня загрязнения воздуха и в фоновых условиях. При закладке отдавалось предпочтение крупным пробным площадям, насчитывающим 100–400 деревьев основного элемента леса. Помимо детальной характеристики каждого дерева для изучения фитомассы на многих пробных площадях были взяты модельные деревья по основным ступеням толщины (8–20 модельных деревьев на пробную площадь).

Краткое описание некоторых, более часто цитируемых далее древостоев приведено в табл. 41. Оно дано на момент начала работ (в основном на 1981 г.). Указанные в таблице пробные площади находятся в юго-западном направлении от источника загрязнения, что примерно соответствует

¹ Авторы В. А. Алексеев, В. Т. Ярмишко.

Краткая характеристика некоторых древостоев Мурманской обл.,

№ пробной площади	Класс повреждения лесов и расстояние от источника загрязнения, км	Тип леса	Ярус	Состав древостоя
1	III, 65	Ельник чернично-вороничный	I	7E2C1B
3	III, 40	Сосняк чернично-брусничный	I	10C
4	V, 10	С. бруснично-вороничный	I	10Сед.Б
5	III, 40	С. воронично-сфагновый	I	9C1Еед.Б
6	IV, 45	Ельник чернично-вороничный	I	6E4C+Б
7	I, 60	Сосняк бруснично-лишайниковый	I	10C
			II	10C+Б
			III	10C
8	I, 60	С. черничный	I	6C ₃₀₀ 4C ₂₀₀
			II	5E ₁₂₀ 4C ₈₀ 1B ₈₀
10	V, 2.5	С. бруснично-черничный	I	10C+Б
11	V, 18	Ельник черничный	I	9E1B
12	IV, 35	Е. черничный	I	10E+Б
13	V, 8	Е. чернично-вороничный	I	6E4B
14	V, 3.5	Е. чернично-вороничный	I	5E5B
19	III, 50	Сосняк воронично-черничный	I	10C+E
			II	10C
			III	4C6B
20	I, 65	С. бруснично-лишайниковый	I	10Сед.Б
23	IV, 9	С. воронично-брусничный	I	10C
29	IV, 12	С. бруснично-вороничный	I	10Сед.Б
30	I, 60	С. лишайниково-брусничный	I	10C
32	I, 65	С. бруснично-лишайниковый	I	10C+Б
36	I, 70	С. лишайниковый	I	10C

преобладающему направлению ветра в летний период (исключение составляет площадь № 10, заложенная на северо-запад от труб комбината). Участки, находящиеся далее 12 км от комбината, защищены от прямых потоков загрязненного воздуха отрогами Хибинских гор. Пробные площади заложены на равнинных элементах рельефа, на высоте 190–220 м над ур. м.

В результате исследования состояния лесов района выделены в соответствии с приведенной в главе 4 классификацией 5 классов экосистем и соответствующих им зон.

В не нарушенных загрязнением лесах (класс I), расположенных в 1981 г. преимущественно далее 50–60 км от источника эмиссии, внешние признаки влияния поллютантов отсутствуют. Здесь распространены

находящихся на различном расстоянии от комбината „Североникель”

Таксационные показатели основного элемента леса			Класс бонитета	Полнота	Запас живой/ сухой части древесины, м ³ /га
возраст, лет	средняя высота, м	средний диаметр, см			
240	14.6	15.6	V	0.33	67.1/17.8
35	6.0	7.0	IV	0.42	29.6/0.1
300	11.5	27.2	V ^a	0.20	0.0/33.2
250	9.3	16.6	V ^б	0.20	27.8/3.4
200	11.7	19.1	V ^a	0.49	66.4/9.2
240–320	17.2	33.3	V	0.27	72.5/4.1
120–160	14.2	18.8		0.07	14.9/0.3
60–90	9.0	9.6		0.04	4.9/0.1
300	20.2	36.4	IV	0.33	67.1/17.8
120	12.0	13.8		0.24	32.2/2.9
35	1.6	3.2			2.0/2.0
170	10.7	17.7	V ^a	0.28	36.5/24.4
180	11.0	18.2	V ^a	0.38	54.1/28.8
105	10.0	18.6	V ^a	0.08	8.6/49.8
100	10.4	14.1	V ^a	0.07	7.6/29.4
200–260	15.2	31.7	V	0.24	52.6/5.2
120–160	12.5	22.9		0.10	16.7/0.8
60–90	8.5	11.7		0.17	18.7/1.0
30	2.7	3.1	V	0.33	9.4/0.0
45	2.8	3.5	V ^б	0.17	7.6/6.6
45	3.5	3.2	V ^a	0.67	24.4/1.5
45	5.7	5.1	V	0.68	61.9/0.3
27	5.2	5.0	V	0.32	21.3/0.0
45	8.7	10.1	V	0.27	33.4/0.13

сосняки и разомкнутые разновозрастные монодоминантные и смешанные с сосной ельники черничные и чернично-вороничные V–V^a классов бонитета с полнотой 0.3–0.6 и запасом древесины 60–120 м³/га (древостои с более высокими параметрами бонитетов, полнот и запасов весьма редки). В древостоях преобладают здоровые деревья, отпад происходит в основном за счет особей старше 250 лет.

Негоревшие старые сосняки имеют 2–3 поколения. Сосны старше 300–350 лет и тонкомерная часть сомкнутых послепожарных молодняков ослаблены более других деревьев; из них формируется отпад. В отличие от еловых лесов среди сосняков преобладают лишайниковые, лишайниково-брусничные и кустарничково-зеленомошно-сфагновые типы леса.

Индексы жизненного состояния древостоев в не нарушенных загрязнением лесах варьируют от 0.99 до 0.65, т. е. встречаются как здоровые, так и ослабленные древостои. Ослабленность лесов вызвана в основном пожарами и наличием перестойных деревьев (отсутствие загрязнения подтверждается химическими анализами и лишенометрической съемкой). Ельники и сосняки имеют слаборазвитый ярус подлеска и хорошо выраженные травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы. Эпифитный лишайниковый покров включает наиболее чувствительные виды (см. главу 10).

Среднее многолетнее содержание SO_2 в воздухе этой зоны — менее 0.005 мг/м^3 (Крючков, Сыроид, 1984), выпадение SO_4^{2-} с осадками — до 18 кг/га (Брюханов и др., 1982), содержание никеля и меди в подстилке и органических горизонтах почвы не превышает 10 мг/кг абсолютно сухой почвы.

Наиболее характерным структурным изменением лесов с начальным повреждением (II класс) является нарушение эпифитного лишайникового покрова, начинающееся с угнетенности и изменения обилия чувствительных к загрязнению видов лишайников (Горшков, 1986). Нарушение консортивных связей может обнаруживаться до возникновения вызванных загрязнителями хлорозов хвои. Одновременно наблюдается некоторое, иногда обнаруживаемое лишь статистическим путем снижение продолжительности жизни хвои и незначительный тренд в сторону понижения жизненного состояния древостоев.

Ближе к источнику загрязнения продолжительность жизни хвои снижается на 1–2 года, усиливается распространение хлорозов, жизненное состояние древостоев ухудшается на 5–10%, приближаясь к границе, за которой древостои чувствительных пород квалифицируются как поврежденные. Наиболее явно усиливаются процессы дальнейшего повреждения ранее ослабленных деревьев, в частности перестойных особей верхнего полога древостоев. В редкостойных молодняках сосны, сформированных преимущественно здоровыми особями, ослабление деревьев практически незаметно.

Среднегодовая концентрация SO_2 в воздухе территорий, занимаемых на севере лесами II класса, варьирует от 0.005 до 0.02 мг/м^3 , выпадение SO_4^{2-} с осадками составляет $30\text{--}50 \text{ кг/га}$ в год (Макарова, Артоблевский, 1984), содержание никеля и меди в почве возрастает примерно в 2–7 раз (данные И. В. Лянгузовой).

В классе поврежденных лесных экосистем (соответствующая зона простиралась в 1981 г. на 25–50 км в юго-западном направлении от источника загрязнения) широко распространены типичные признаки влияния атмосферного загрязнения — хлорозы и некрозы, почти вдвое уменьшается продолжительность жизни хвои, происходит быстрое отмирание ветвей, изреживается густота крон (рис. 26), снижается прирост деревьев в высоту, значительно ухудшается жизненное состояние и меняется соотношение деревьев разных категорий жизненности в древостоях (табл. 42; рис. 27). Доля здоровых деревьев в лесах этого класса составляет менее 50% как по числу, так и по объему.

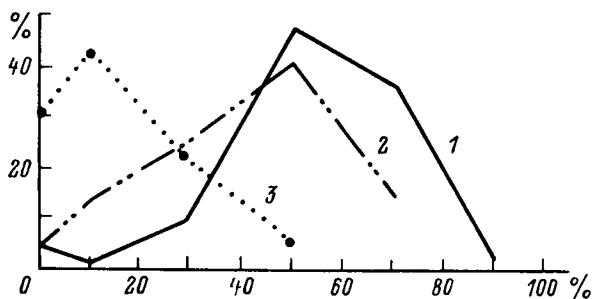


Рис. 26. Встречаемость деревьев сосны с различной густотой крон в древостоях разного жизненного состояния.

1 – сосны I и II ярусов на пробной площади № 7, контроль; 2 – сосны на пробной площади № 5, класс поврежденных экосистем; 3 – сосны на пробной площади № 23, класс сильно поврежденных экосистем. По оси абсцисс – густота крон, % от идеально густой кроны; по оси ординат – встречаемость, %.

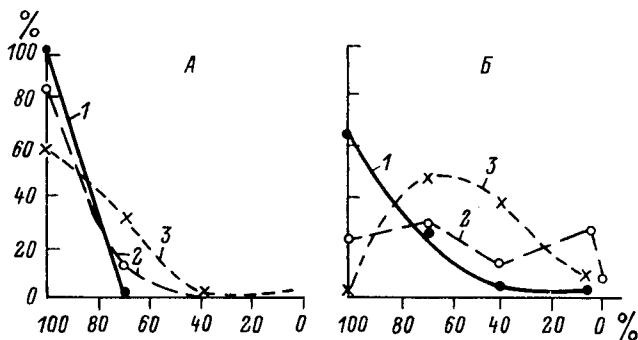


Рис. 27. Распределение деревьев разного жизненного состояния в сосновых древостоях под влиянием атмосферного загрязнения и вне его.

А – здоровые древостои: 1 – на пробной площади № 20 (30 лет); 2 – на пробной площади № 36 (45 лет); 3 – на пробной площади № 7 (240–320 лет). Б – древостои, находящиеся под влиянием выбросов медно-никелевого комбината: 1 – поврежденный на пробной площади № 3 (35 лет); 2 – поврежденный на пробной площади № 5 (60–300 лет); 3 – сильно поврежденный на пробной площади № 29 (45 лет). По оси абсцисс – жизненное состояние деревьев, %; по оси ординат – относительное распределение деревьев, %.

Изреживание крон и выпадение части деревьев вызывает осветление древесных ярусов и напочвенного покрова и снижает корневую конкуренцию, что благоприятно сказывается на условиях роста оставшихся растений и в известной мере противодействует угнетающему влиянию загрязнения. Разрастание яруса подлеска и подроста, наблюдающееся в более южных лесах, здесь не происходит, поскольку световая обстановка в сообществах была достаточно благоприятна и до изреживания полога, а внедрение новых древесных растений требует в лесах Крайнего Севера длительного времени. Изменения в большей мере затрагивают

Таблица 42

Относительное распределение деревьев по категориям жизненного состояния в древостоях сосны и ели при атмосферном загрязнении и без него (над чертой – по числу деревьев, под чертой – по запасу, %)

№ пробной площади	Категория жизненного состояния деревьев					Индекс жизненного состояния
	здоровые	ослабленные	сильно ослабленные	отмирающие	усохшие*	
Не нарушенные загрязнением лесные экосистемы						
1	<u>17.9</u>	<u>58.3</u>	<u>16.1</u>	<u>4.5</u>	<u>3.2</u>	<u>0.65</u>
	16.9	55.5	21.0	2.7	3.9	0.64
7 (I ярус)	<u>81.5</u>	<u>16.7</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>1.8</u>	<u>0.93</u>
	86.9	12.0	0	0	2.1	0.89
(II ярус)	<u>59.1</u>	<u>34.4</u>	<u>1.1</u>	<u>0</u>	<u>5.4</u>	<u>0.84</u>
	60.5	33.3	1.4	0	4.8	0.84
8 (I ярус)	<u>66.0</u>	<u>17.0</u>	<u>6.4</u>	<u>6.4</u>	<u>4.2</u>	<u>0.81</u>
	56.1	13.3	10.7	12.6	7.3	0.70
(II ярус)	<u>88.0</u>	<u>9.0</u>	<u>1.2</u>	<u>1.2</u>	<u>0.6</u>	<u>0.95</u>
	87.2	9.4	0.9	1.1	1.4	0.94
20	<u>91.0</u>	<u>9.0</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0.97</u>
	97.2	2.8	0	0	0	0.99
30	<u>63.0</u>	<u>24.0</u>	<u>5.5</u>	<u>4.8</u>	<u>2.0</u>	<u>0.83</u>
	91.3	6.0	0.9	1.4	0.4	0.96
32	<u>71.9</u>	<u>17.5</u>	<u>8.8</u>	<u>1.8</u>	<u>0</u>	<u>0.88</u>
	92.3	5.6	1.7	0.2	0	0.97
36	<u>66.7</u>	<u>20.5</u>	<u>9.0</u>	<u>0</u>	<u>3.8</u>	<u>0.85</u>
	84.6	13.5	1.5	0	0.4	0.95
Поврежденные лесные экосистемы						
3	<u>48.8</u>	<u>31.2</u>	<u>7.5</u>	<u>11.2</u>	<u>1.3</u>	<u>0.74</u>
	65.1	26.4	4.0	4.4	0.1	0.83
5	<u>32.5</u>	<u>33.3</u>	<u>7.7</u>	<u>16.3</u>	<u>10.2</u>	<u>0.73</u>
	23.8	29.5	14.1	26.3	6.3	0.51
15	<u>35.2</u>	<u>48.0</u>	<u>4.0</u>	<u>7.8</u>	<u>5.0</u>	<u>0.71</u>
	37.2	50.0	5.2	5.2	2.4	0.75
16	<u>36.9</u>	<u>46.6</u>	<u>6.9</u>	<u>5.5</u>	<u>4.1</u>	<u>0.73</u>
	40.7	47.0	5.8	3.2	3.3	0.76
19 (I ярус)	<u>47.6</u>	<u>28.6</u>	<u>4.8</u>	<u>14.3</u>	<u>4.7</u>	<u>0.70</u>
	47.6	26.6	5.6	16.0	4.2	0.69
(II ярус)	<u>42.9</u>	<u>42.8</u>	<u>14.3</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0.79</u>
	41.2	42.2	16.6	0	0	0.77

Таблица 42 (продолжение)

№ пробной площади	Категория жизненного состояния деревьев					Индекс жизненного состояния
	здоровые	ослабленные	сильно ослабленные	отмирающие	усохшие*	

Сильно поврежденные лесные экосистемы (зона разрушения)

6	<u>0</u>	<u>36.7</u>	<u>42.9</u>	<u>15.6</u>	<u>4.8</u>	<u>0.44</u>
	0	39.5	41.8	13.0	5.7	0.48
12	<u>0</u>	<u>32.8</u>	<u>29.9</u>	<u>21.7</u>	<u>15.6</u>	<u>0.36</u>
	0	30.4	26.5	27.2	15.9	0.33
23	<u>0</u>	<u>14.3</u>	<u>30.2</u>	<u>14.3</u>	<u>41.2</u>	<u>0.23</u>
	0	6.8	42.1	4.7	46.2	0.22
29	<u>0.6</u>	<u>28.8</u>	<u>36.5</u>	<u>19.9</u>	<u>14.2</u>	<u>0.36</u>
	2.2	47.2	36.2	9.2	5.2	0.48

Полностью разрушенные лесные экосистемы

4	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>100.0</u>	<u>0.00</u>
	0	0	0	0	100.0	0.00
10	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>29.5</u>	<u>21.7</u>	<u>48.8</u>	<u>0.13</u>
	0	0	22.4	25.0	52.6	0.10
11	<u>0</u>	<u>1.6</u>	<u>38.8</u>	<u>36.8</u>	<u>22.8</u>	<u>0.18</u>
	0	1.3	43.5	39.8	15.4	0.20
13	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>3.8</u>	<u>21.5</u>	<u>74.7</u>	<u>0.03</u>
	0	0	0.7	27.0	72.3	0.02
14	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>78.9</u>	<u>21.1</u>	<u>0.04</u>
	0	0	0	69.4	30.6	0.03

* Учитывался стоящий на корнях сухой, образовавшийся в последние 10–15 лет.

ярусы кустарничков и мхов, вызывая увеличение их фитомассы в 1.5–2 раза. Появляются также новые виды мхов (Андреева, 1982), занимающие ниши, образующиеся при разрушении части почвенного покрова, прежде всего лишайниковых синузий.

Заметно падает продуктивность поврежденных древостоев. Текущий прирост стволовой древесины сокращается на 20–50%, примерно на столько же уменьшается рост боковых побегов, преждевременно опадает хвоя и отмирают ветви, усиливается отпад деревьев. В результате почти перестают возрастать запасы активно прираставших древостоев, меняется соотношение компонентов фитомассы (табл. 43; рис. 28). Доля корней в общей фитомассе возрастает по мере усиления загрязнения и повреждения древостоев.

Редкостойные и среднеполнотные сосняки и ельники спелого и тем более перестойного возраста повреждаются на Кольском полуострове значительно быстрее молодняков. Этот вывод, проверенный на больших

Таблица 43

Запасы фитомассы (абсолютно сухая масса) основных молодняков разного жизненного состояния¹
(над чертой – т/га, под чертой – %)

№ пробной площади	Индекс жизненного состояния (по запасу)	Фитомасса живой части древостоев						Фитомасса сухостойных деревьев
		ствол	ветви	хвоя	сухие ветви	корни	всего	
20	0.99	<u>4.8</u>	<u>1.6</u>	<u>2.3</u>	<u>0.2</u>	<u>2.2</u>	<u>11.1</u>	0
		43.3	14.4	20.7	1.8	19.8	100	
32	0.97	<u>9.5</u>	<u>2.1</u>	<u>3.5</u>	<u>0.2</u>	<u>3.4</u>	<u>18.7</u>	0
		50.8	11.2	18.7	1.1	18.2	100	
30	0.96	<u>22.3</u>	<u>3.6</u>	<u>4.3</u>	<u>1.5</u>	<u>6.8</u>	<u>38.5</u>	0.1
		57.9	9.3	11.2	3.9	17.7	100	
3	0.83	<u>13.3</u>	<u>3.4</u>	<u>2.7</u>	<u>0.6</u>	<u>3.8</u>	<u>23.8</u>	0.1
		55.9	14.3	11.3	2.5	16.0	100	
26	0.53	<u>4.0</u>	<u>1.2</u>	<u>0.8</u>	<u>1.0</u>	<u>2.8</u>	<u>9.8</u>	0.3
		40.8	12.2	8.2	10.2	28.6	100	
29	0.51	<u>10.7</u>	<u>1.6</u>	<u>0.6</u>	<u>1.0</u>	<u>5.9</u>	<u>21.4</u>	0.7
		50.0	7.5	2.8	12.2	27.6	100	
23	0.22	<u>1.9</u>	<u>0.5</u>	<u>0.2</u>	<u>0.4</u>	<u>1.4</u>	<u>4.4</u>	1.7
		43.2	11.4	4.5	9.1	31.8	100	
10	0.13	<u>0.9</u>	<u>0.8</u>	<u>0.3</u>	<u>0.4</u>	<u>2.1</u>	<u>4.5</u>	1.0
		20.0	17.8	6.6	8.9	46.7	100	

¹ Данные по фитомассе корней и основная часть данных по надземной фитомассе древостоев получены В. Т. Ярмишко.

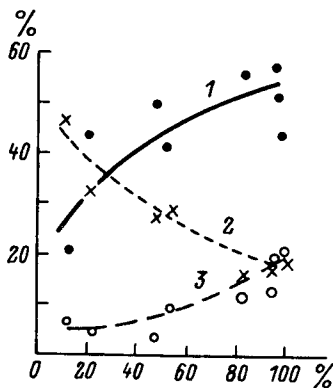


Рис. 28. Изменение доли хвои, древесины ствола и корней в общей фитомассе сосновых древостоев различного жизненного состояния. 1 – стволовая древесина, 2 – корни, 3 – хвоя. По оси абсцисс – жизненное состояние древостоев, %; по оси ординат – содержание различных фракций фитомассы, %.

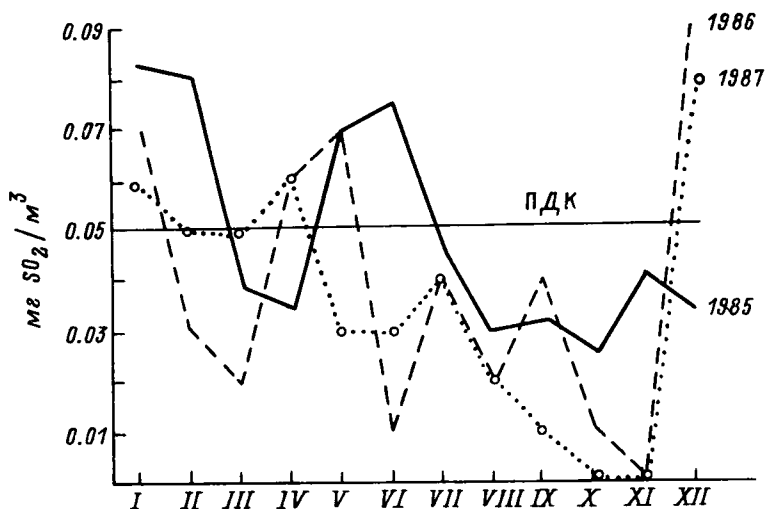


Рис. 29. Содержание двуокиси серы в воздухе на территории Лапландского заповедника (по данным В. Э. Берлина. Летопись природы ЛГЗ, 1985–1987 гг.).

По оси ординат – среднесуточная концентрация SO_2 , мг/м³.

территориях, отличается от данных К. Ф. Вентцеля (Wentzel, 1982) о большей уязвимости молодняков с близким к кульминации приростом древесины. Вероятно, полученные автором результаты характерны для густых молодняков, которые и без загрязнения находились в ослабленном состоянии из-за конкурентных отношений.¹

¹ Изучение жизненного состояния древостоев разного возраста и густоты, проведенное в различных ботанико-географических регионах СССР, свободных от атмосферного загрязнения, показало, что в жизни древостоев действительно могут быть критические состояния, вызванные фитоценоотическими причинами, причем наиболее часто это относится к молоднякам в возрасте жердняка.

Повреждение сосновых молодняков наблюдается в изучавшемся нами районе при многолетних среднегодовых концентрациях двуокиси серы, равных $0.02-0.05 \text{ мг/м}^3$ воздуха, и выпадении с осадками $30-50 \text{ кг/га}$ сульфатов. При этом максимальные среднесуточные значения SO_2 , превышающие 0.05 мг/м^3 (рис. 29), фиксировались в 45 км от источника загрязнения более 100 раз в год. Старые сосняки и ельники в этих условиях обнаруживают сильное повреждение и постепенно распадаются. Береза оказывается наиболее устойчивой к загрязнению.

Уже отмечалось выше, что основным признаком сильно поврежденной лесной экосистемы является отсутствие в ее эдифицирующей синузиде здоровых деревьев. В древостое преобладают сильно поврежденные и отмирающие деревья. Хлорозы и некрозы распространены повсеместно, максимальная продолжительность жизни хвои сосен и елей снижена в $2-3$ раза. Текущий прирост ствольной древесины снижен на $60-90\%$, у некоторых отмирающих деревьев — до $98-99\%$. Перестают существовать лишайниковые типы леса. Из-за преимущественного отмирания старых елей и сосен в разновозрастных древостоях снижаются перед окончательным распадом средний возраст древостоев, средние высоты и диаметр, полнота. Динамика запасов древесины и фитомассы в целом носит отрицательный характер.

Если на первоначальных этапах загрязнения лесных сообществ процессы повреждения затрагивали преимущественно ослабленные и генетически неустойчивые деревья и напоминали процессы дифференциации, то дальнейший ход влияния загрязнения обнаруживает все большую синхронность реакций множества особей, слагающих древостой, показывая тем самым неприспособленность растений к высоким нагрузкам поллютантов и неизбежность уничтожения лесной растительности. Прекращение загрязнения в лесах II—III классов повреждения могло бы привести через несколько десятилетий к восстановлению сообщества; на IV этапе деградации это уже невозможно ввиду утраты деревьями большей части крон, повреждения вершин, отмирания значительной части корневых систем. Чрезвычайно важно и то, что в этих лесах существенные изменения претерпели и почвы (см. главу 5), инерционность состояния которых определяет саму возможность возврата к прежнему типу растительности. Средняя поврежденность древостоев у внешней границы зоны с лесами IV класса составляет 50% , у внутренней — усиливается до 80% .

В зоне полностью деградированных лесных экосистем на месте еловых древостоев остались отдельные отмирающие деревья ели и березы (пробные площади 13 и 14, табл. 41, 42) либо ивово-березовые кустообразные редины высотой $2-3 \text{ м}$. Из сосняков сохранились кое-где изреженные остатки молодняков с деформированными деревцами без вершин и распростертыми по поверхности земли разросшимися нижними ветвями (пробная площадь 10, табл. 41, 42). От старых древостоев остались остовы мертвых деревьев на эродированной почве (пробная площадь 4, табл. 41). Во всех случаях наличие остатков растительности связано с местами накопления и устойчивого сохранения снегового покрова, предохраняющего хвою деревьев от дополнительного загрязнения

и зимнего иссушения (Алексеев, 1986; Алексеев с сотр., 1986). Выше высоты снегового покрова живые части древесных растений отмирают. Единичные особи сосны обнаруживают в этих условиях относительно высокую жизнеспособность, обильно плодоносят и представляют несомненный интерес для селекции как наиболее газоустойчивые.

Глава 8

ВЛИЯНИЕ АТМОСФЕРНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА СЕМЕНОШЕНИЕ ХВОЙНЫХ ПОРОД¹

Процесс воспроизводства древесных растений в естественных условиях контролируется большим числом взаимосвязанных факторов среды. С начала нашего века к их числу прибавился новый, глубоко специфический фактор — загрязнение атмосферы и почвы токсическими веществами. Уже в 10–20-е годы ученые промышленно развитых стран отмечали ослабление репродуктивного процесса в подвергавшихся задымлению лесных сообществах.

Атмосферное загрязнение воздействует на репродуктивный процесс непосредственно, вызывая неблагоприятные изменения в генеративных структурах древесных растений, и косвенно, ослабляя жизненный потенциал последних. Характер и глубина этого воздействия зависят от особенностей природной обстановки, типа поллютантов и уровня их концентрации в среде.

НИЗКИЙ УРОВЕНЬ ЗАГРЯЗНЕНИЯ

При слабом атмосферном загрязнении в лесных сообществах выраженное ухудшение жизненного состояния наблюдается лишь у отдельных деревьев: индивидуально наиболее чувствительных или максимально подверженных действию токсикантов из-за своего возраста и положения в пологе древостоя. В этих условиях уменьшение числа мужских стробиллов не всегда удается обнаружить, так как оно и при отсутствии загрязнения подвержено значительным колебаниям, связанным как с биологическими особенностями отдельных особей в популяциях, так и с природно-климатической обстановкой. Тем не менее указания на это явление в отдельных работах имеются. По данным О. Б. Шкарлет (1974), в условиях южной тайги при низком уровне загрязнения двуокисью серы наблюдалось уменьшение числа особей сосны обыкновенной, несущих мужские шишки, и числа микростробилов на одном дереве. Средний балл интенсивности образования мужских генеративных структур составлял в условиях слабого загрязнения 1.8–2.4 против 2.4–4.9 в фоновых условиях.

¹ Автор Н. И. Ставрова.

Многие исследователи в качестве ранних симптомов влияния низких доз загрязнителей на репродуктивный процесс указывают на сокращение размеров микростробилов и микроспорангиев (Селянкина и др., 1972; Шкарлет, 1974; Houston, Dochinger, 1977; Федотов с сотр., 1983), что в свою очередь сказывается на продукции микроспор. По разным данным, количество пыльцы сокращается на 20–40%, а с учетом ослабления мужской сексуализации эта величина может быть еще значительнее.

Многочисленные данные свидетельствуют о подавлении процесса прорастания пыльцы хвойных растений и нарушениях роста пыльцевых трубок под действием низких концентраций токсических ингредиентов промышленных выбросов. Ряд авторов приводят сходные цифры, касающиеся снижения жизнеспособности пыльцы (на 10–30%) и средней длины пыльцевых трубок (на 10–20%) у разных видов сосны: *Pinus sylvestris*, *P. strobus*, *P. resinosa* (Шкарлет, 1974; Houston, Dochinger, 1977; Федотов с сотр., 1983). Причем на примере сосны обыкновенной показано, что пыльца и чувствительных, и устойчивых к действию загрязнения особей страдает в одинаковой мере (Mejnartowicz, 1983). Согласно наблюдениям в экспериментальных условиях (Keller, Beda, 1984), пыльца разных видов хвойных обнаруживает разную степень реакции на действие токсикантов. Жизнеспособность пыльцы *Abies alba*, *Pinus sylvestris* и *P. mugo* не меняется от действия низких доз SO_2 (0.06–0.07 мг/м³) при экспозиции 16 и 24 ч, а у *P. nigra* снижается примерно на 20% при 24-часовом воздействии. Сравнение результатов полевых и лабораторных наблюдений еще раз подтверждает мнение, что длительно действующие в естественных условиях низкие концентрации загрязнителей более существенно влияют на жизнеспособность пыльцы, чем более высокие концентрации при непродолжительном воздействии в эксперименте, и что результаты искусственной фумигации могут, по-видимому, использоваться скорее для оценки относительной чувствительности пыльцы. Следует также обратить внимание на то, что у пыльцы хвойных, некоторое время хранившейся перед проращиванием, показатель жизнеспособности и роста пыльцевых трубок снижается, что приводит к искажению абсолютных данных (Keller, Beda, 1984; Mejnartowicz, Lewandowski, 1985).

Как показали специальные исследования (Callaham, Duffield, 1961, цит. по: Mejnartowicz, Lewandowski, 1985), для успешного опыления при сохранении общего количества пыльцы достаточно, чтобы лишь 50% ее было жизнеспособно, т. е. снижение жизнеспособности микроспор в условиях низкого уровня загрязнения само по себе, по-видимому, не лимитирует процесса опыления, но на фоне падения пыльцевой продуктивности в сообществах можно предполагать уменьшение количества семян, что и наблюдается в большинстве случаев у разных видов хвойных. Что касается влияния поллютантов на рост пыльцевых трубок, то надо учитывать, что выраженное биологическое значение этот процесс имеет в том случае, если длина пыльцевых трубок становится меньше 100 мкм – величины, которая считается необходимой для оплодотворения (Hejnnowicz, неопубликованные данные, цит. по: Mejnartowicz, Lewandowski, 1985). Согласно имеющимся данным, при низком

содержании токсикантов в атмосферном воздухе длина пыльцевых трубок у видов сосны или превышает эту величину, или очень близка к ней (Шкарлет, 1974; Houston, Dochinger, 1977; Федотов с сотр., 1983). Тем не менее положение о том, что микроспорогенез является особо уязвимой фазой процесса полового воспроизводства, в настоящее время можно считать доказанным. Причиной наблюдаемых нарушений жизнеспособности микроспор является, по-видимому, воздействие загрязнителей на развитие процессов в мейозе, которые в значительной степени определяют качество формирующейся пыльцы. По мнению Келлера (Keller, Veda, 1984), пыльца некоторых видов хвойных (например, *Pinus nigra*), сохраняющая способность к прорастанию при хранении без значительного изменения чувствительности к загрязнителям, может эффективно использоваться как биологический индикатор атмосферного загрязнения.

Ухудшение жизненного состояния части особей в древостое при низком уровне загрязнения приводит к уменьшению количества семеносящих деревьев и сокращению числа женских стробиллов.

Наши наблюдения на севере лесной зоны показывают, что если при отсутствии загрязнения в разреженных сосновых молодняках бруснично-лишайникового типа семеносит 70–80% деревьев, то в области слабого и среднего загрязнения – всего 40–50%. При этом заметно уменьшается число шишек: доля слабо семеносящих деревьев, несущих менее 10 шишек, увеличивается с 15–20 до 25–40%, а доля обильно семеносящих снижается с 50 до 25%. Среднее количество шишек на 1 дереве уменьшается в 2–2.5 раза. По имеющимся данным, в более благоприятных климатических условиях юга лесной зоны число семеносящих деревьев в ряде случаев меняется не столь значительно, а среднее число шишек уменьшается не более чем в 1.5–2 раза (Подзоров, 1965; Шкарлет, 1974; Jurasek, 1982; Stutz et al., 1987). Так как ослабленное дерево, по-видимому, не может удовлетворительно обеспечивать снабжение питательными веществами почек с зачатками макростробилов, можно ожидать нарушения их формирования. Возможно, именно этой причиной объясняется некоторое уменьшение размеров женских шишек у ряда видов хвойных (Pelz, 1963; Подзоров, 1965; Mrkva, 1969; Селянкина и др., 1972; Houston, Dochinger, 1977; Roques et al., 1980, и др.; табл. 44). Уменьшение пыльцевой продуктивности хвойных в рассматриваемых условиях (сопровождающееся снижением жизнеспособности пыльцы) может служить дополнительной причиной уменьшения числа женских шишек, так как при большом числе неопыленных семяпочек стробил погибает.

Неопыленные семяпочки прекращают развитие, на их месте остаются только крылатки. В случае ранней гибели семяпочек (до образования яйцеклетки) формируются мелкие (до 1 мм длиной) недоразвитые семена. Если же пыльца прорастает, но из-за нарушения развития пыльцевой трубки или задержки образования яйцеклетки оплодотворение не происходит, семя бывает пустым или содержит только эндосперм (Fowler, 1965; Некрасова, 1976, 1985; Третьякова, 1985). Уменьшение числа семян в шишке при низких и средних уровнях загрязнения отмечают очень многие исследователи в разных географических областях

Т а б л и ц а 44

Влияние промышленного загрязнения (SO_2^*) на семеношение хвойных
(над чертой – низкий уровень загрязнения, под чертой – высокий)

Вид, географическая зона, источник	Средняя длина шишки	Средний диаметр шишки	Среднее число семян в шишке	Средняя масса 1000 семян	Энергия прорастания на 7-й день	Всхожесть семян
	% от контроля					
<i>Pinus sylvestris</i> (северная тайга)	$\frac{100}{78}$	$\frac{100}{78}$	$\frac{67}{29}$	$\frac{100}{70}$	$\frac{88}{30}$	$\frac{85}{46}$
<i>P. sylvestris</i> (средняя тайга) (Поповичев, 1980)	$\frac{106}{80}$	$\frac{86}{76}$	$\frac{31}{0}$	$\frac{102}{-}$	$\frac{94}{-}$	$\frac{97}{-}$
<i>P. sylvestris</i> (южная тайга) (Подзоров, 1965)	$\frac{85}{69}$	$\frac{76}{71}$	$\frac{65}{47}$	$\frac{92}{95}$	$\frac{108}{109}$	$\frac{103}{103}$
<i>P. sylvestris</i> (южная тайга) (Шкарлет, 1974)	$\frac{81-88}{80-85}$	$\frac{85-88}{84-88}$	$\frac{80-90}{60}$	$\frac{86-96}{77-85}$	Не опр.	$\frac{95-100}{92-90}$
<i>P. sylvestris</i> (смешанные леса) (Mrkva, 1969)	$\frac{85}{-}$	Не опр.	$\frac{66}{-}$	$\frac{80}{-}$	$\frac{98}{-}$	$\frac{98}{-}$
<i>P. strobus</i>	$\frac{98}{-}$	$\frac{100}{-}$	$\frac{82}{-}$	$\frac{83}{-}$	Не опр.	$\frac{100}{-}$
<i>P. resinosa</i> (смешанные леса) (Houston, Dochinger, 1977)	$\frac{94}{-}$	$\frac{100}{-}$	$\frac{73^{**}}{-}$	$\frac{83}{-}$	” ”	$\frac{76}{-}$
<i>Picea abies</i> (смешанные леса) (Pelz, 1963)	$\frac{-}{88}$	Не опр.		$\frac{-}{71}$	Не опр.	$\frac{-}{54}$
<i>P. abies</i> (смешанные леса) (Jurasek, 1982)	$\frac{97}{76}$	$\frac{99}{96}$	$\frac{96}{45}$	$\frac{92}{78}$	$\frac{83}{4}$	$\frac{85}{14}$

* В качестве примеси к основному загрязнителю в атмосферном воздухе могут содержаться NO_x , HF и другие газы.

** Количество полнозернистых семян.

у разных видов хвойных (Pelz, 1963; Подзоров, 1965; Mrkva, 1969; Шкарлет, 1974; Houston, Dochinger, 1977; Drayn, 1977; Поповичев, 1980). Это один из характерных признаков влияния загрязнения на генеративный процесс. В зависимости от климатических условий, вида хвойных древесных растений и состава атмосферных загрязнителей количество семян сокращается по сравнению с фоном на 20–70% (табл. 44). Изменение массы семян при низких концентрациях выбросов выражено довольно слабо или отсутствует. То же характерно и для такого важного

показателя, как всхожесть семян (табл. 44). Таким образом, можно предполагать, что именно дефицит жизнеспособной пыльцы является характерным нарушением для рассматриваемого уровня загрязнения.

ВЫСОКИЙ УРОВЕНЬ ЗАГРЯЗНЕНИЯ

В условиях высокого уровня загрязнения среды наблюдается резкое ухудшение жизненного состояния древесных растений, особенно хвойных, выражающееся в сильном изреживании крон из-за сокращения срока жизни хвои до 1–2 лет и отмирания 50–80% ветвей. Отмечается гибель значительного числа особей. В остатках разновозрастных древостоев увеличивается доля молодых низкорослых экземпляров. На севере лесной зоны в редкостойных сообществах сосны обыкновенной и ели финской у многих деревьев наблюдается разрастание нижних ветвей кроны, а часть особей вследствие отмирания верхней части кроны приобретает стланиковую форму.

Эти явления отрицательно сказываются на репродуктивном процессе. Функция полового размножения сохраняется прежде всего у индивидуально наиболее устойчивых экземпляров, отличающихся лучшей сохранностью ассимиляционного аппарата. У такой породы, как сосна, имеют значение особенности морфотипа. По нашим наблюдениям, на севере лесной зоны европейской части СССР в условиях высокого уровня загрязнения среды выбросами комбината цветной металлургии количество деревьев сосны обыкновенной 30–50-летнего возраста, несущих мужские и женские шишки, тесно связано с долей низкорослых экземпляров (высотой 1.5–2 м), а также особей с низкоопушенной кроной. Указанные морфологические особенности способствуют защите ассимиляционных органов от повреждения токсическими газами, которая обеспечивается продолжительно залегающим высоким снежным покровом, а также меньшей скоростью ветра на малых высотах от поверхности земли. В результате создаются более благоприятные условия и для заложения генеративных почек, и для формирования мужских и женских стробилов.

Негативные тенденции, наметившиеся в условиях слабого загрязнения, значительно усиливаются при повышении концентрации токсикантов в среде. Резко сокращается число особей, формирующих м и к р о с т р о б и л ы, а также уменьшаются количество и размеры последних. По оценке О. Б. Шкарлет (1974), средний балл интенсивности образования мужских генеративных структур у сосны обыкновенной на юге лесной зоны падает до 0.2–1.6 по сравнению с 2.4–4.9 в контроле. Отмеченные процессы влекут за собой резкое ухудшение пыльцевого режима. Продукция пыльцы по сравнению с контролем снижается в несколько десятков раз; к тому же жизнеспособность ее в рассматриваемых условиях становится крайне низкой (Антипов, 1970; Karnosky, Stairs, 1974; Chaney, Strikland, 1974; Keller, Beda, 1984; Mejnartowicz, Lewandowski, 1985). В экспериментальных условиях было показано, что если содержание SO_2 в воздухе достигает 0.2–0.3 мг/м³, то прорастание пыльцы

Pinus sylvestris и *P. nigra* снижается на 80–85 %, а *P. mugo* и *Abies alba* — на 55–60%. При концентрации токсиканта 0.6–0.7 мг/м³ прорастание пыльцы этих видов хвойных отсутствует (Keller, Beda, 1984). Из этого следует неизбежный вывод, что опыление и оплодотворение у хвойных в зоне высоких концентраций атмосферных загрязнителей в среде становятся практически невозможными. Тем не менее, как показывают данные наблюдений (табл. 44), в большинстве случаев происходит опыление части семян и образуется небольшое количество семян. Наиболее вероятной причиной этого явления следует, по-видимому, считать наличие в составе популяций особей, имеющих высокую степень устойчивости генеративной сферы к действию токсикантов.

На территориях с высоким уровнем загрязнения резко уменьшается число семеносящих деревьев и количество женских стробилов (Подзоров, 1965; Mrkva, 1969; Селянкина и др., 1972; Jurasek, 1982; Mejnartowicz, Lewandowski, 1985; Sidhu, Staniforth, 1986). В условиях северной тайги семеношение сохраняется только у 25–30 % особей сосны обыкновенной (т. е. уменьшается на 40–50 % по отношению к контролю), а среднее число женских шишек на 1 дерево уменьшается в 8–10 раз. На юге лесной зоны различие в числе семеносящих деревьев сосны между сильно загрязненными и незагрязненными территориями составляет 25–50 %, а среднее число шишек сокращается в 2–7 раз (Шкарлет, 1974). В зоне сильного загрязнения средний размер женской шишки уменьшается на 15–30 % (Pelz, 1963; Подзоров, 1965; Mrkva, 1969; Селянкина и др., 1972; Roques et al., 1980; Поповичев, 1980; Jurasek, 1982, и др.).

По нашим данным, у сосны обыкновенной наиболее крупные, хорошо развитые шишки в условиях сильного загрязнения формируются на нижних ветвях кроны, нередко у самой поверхности почвы; шишки, располагающиеся в верхней части кроны, чаще всего бывают мелкими (разница в размерах достигает 30 %) и имеют сероватую, неровную, как бы эродированную поверхность чешуй. В незагрязненных условиях, наоборот, наиболее крупные экземпляры шишек отмечаются в верхней части кроны.

Количество семян в шишках сокращается на 40–70 %, масса семян — на 5–30 % по сравнению с фоновыми районами (табл. 44). В некоторых случаях отмечалось полное отсутствие семян в шишках (Поповичев, 1980) или значительное увеличение числа пустых шишек.

В отличие от областей с низким уровнем загрязнения более заметным становится снижение всхожести; этот симптом по-разному выражен в зависимости от вида хвойных древесных растений и климатических условий района (табл. 44).

Из сказанного очевидно, что при высоком уровне атмосферного загрязнения нарушение репродуктивной деятельности хвойных столь значительно, что восстановление лесов на основе естественного возобновления становится невозможным.

В заключение отметим, что в северных районах лесной зоны любые концентрации токсических веществ в среде будут иметь более существенное негативное влияние на половую репродукцию, чем в южных, так

как для северной тайги характерно нерегулярное и необильное семенение, высокий процент пустых и недоразвитых семян, слабое развитие зародыша и эндосперма. Эти аномалии являются результатом влияния неблагоприятных климатических условий, а также низкого качества пыльцы и специфики пыльцевого режима в редкостойных северных древостоях (Sarvas, 1962; Козубов, 1974; Некрасова, 1976).

Одним из наиболее важных следствий влияния атмосферного загрязнения на репродуктивный процесс является изменение генетической структуры популяций лесных древесных растений (Scholz, 1981; Хьюстон, 1982; Mejnartowicz, 1983; Scholz, Bergmann, 1985). Этот фактор может изменить пропорцию обычного вклада потомства отдельных деревьев в последующие поколения из-за различий в индивидуальной чувствительности к токсикантам, в высоте особей и т. д. Эволюционные преобразования в популяциях древесных растений происходят относительно медленно прежде всего из-за длинного репродукционного цикла и многолетнего роста. В любом случае рано или поздно загрязнение может привести к значительному сужению генетического разнообразия популяции. По мнению Шольца (Scholz, 1981), загрязнение воздуха действует селекционно против большой высоты дерева; причиной этого явления служит градиент скорости ветра в насаждении, которая возрастает с высотой над поверхностью земли, при этом уменьшается слой ламинарного обтекания поверхности листьев и вредные вещества быстро проникают в ткани и накапливаются в них (Клабе, 1976). Таким образом, господствующие и согосподствующие деревья страдают в первую очередь.

Можно говорить и о различной устойчивости отдельных форм и клонов. По мнению И. С. Федотова с сопр. (1983), краснопыльниковая форма сосны обыкновенной является более устойчивой к воздействию SO_2 , чем сосна с пыльниками желтой окраски. Однако в целом хвойные древесные растения не являются резистентными по отношению к токсическим газам, поэтому в условиях высокого уровня загрязнения едва ли могут сформироваться популяции, устойчивые к действию токсикантов, но возможность возникновения таких популяций при среднем и низком уровнях не исключается, хотя, по-видимому, они могут отличаться в невыгодную сторону от исходной в силу упомянутых выше особенностей генетического отбора. Этот вопрос представляет несомненный интерес и привлекает к себе внимание многих исследователей.

Глава 9

ВЛИЯНИЕ АТМОСФЕРНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ХВОЙНЫХ ПОРОД¹

Изучение влияния токсических веществ на ранние этапы онтогенеза древесных растений проводится преимущественно методом вегетационных и полевых экспериментов, так как они позволяют получить более

¹ Автор Н. И. Ставрова.

определенное представление о взаимосвязи „доза–эффект”, чем полевые исследования, особенно в случаях низких доз и слабых реакций. Разумеется, в природных условиях возобновление управляется более сложным набором факторов, поэтому экспериментальные исследования не заменяют полевых наблюдений, но существенно дополняют и облегчают интерпретацию последних.

На ранних стадиях развития – в период прорастания семян и формирования проростков – решающее значение для выживания и последующего роста растений имеют загрязнители, воздействующие на почву, особенно на ее верхний органогенный горизонт:

ВЛИЯНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ КОМПОНЕНТОВ ПРОМЫШЛЕННЫХ ВЫБРОСОВ НА ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН И РОСТ ВСХОДОВ И СЕЯНЦЕВ ХВОЙНЫХ ПОРОД (ИССЛЕДОВАНИЯ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ)

Кислые осадки. Этот тип загрязнения широко распространен и связан с промышленными эмиссиями двуокиси серы, окислов азота и некоторых других газов, которые могут соединяться с атмосферной влагой и поступают в почву в виде растворов кислот. Действие кислых осадков на растения обусловлено как повышенной концентрацией водородных ионов, так и содержанием в них таких элементов, как сера, азот и др.

Анализ экспериментальных исследований многих авторов, касающихся влияния кислых осадков на прорастание семян и рост всходов и сеянцев древесных растений, при всех наблюдающихся различиях результатов позволяет сделать некоторые общие заключения. У большинства представителей хвойных пород (среди которых *Picea abies*, *P. rubens*, *Pinus sylvestris*, *P. banksiana*, *Abies balsamea* и др.) повышенная кислотность субстрата (менее 3.5–4 pH) вызывает снижение всхожести семян и увеличение отпада всходов (Abrahamsen et al., 1976; Kevin, 1986; McDonald et al., 1986; Schier, 1987). При этом наиболее уязвимой является стадия укоренения проростков. У некоторых видов определенный процент семян способен прорасти даже при pH среды 2.5–3, но практически все появившиеся всходы с течением времени гибнут из-за недоразвития корней и эрозии покровных тканей гипокотила (Abrahamsen et al., 1976; McDonald et al., 1986; Ставрова и др., 1986). Имеется сравнительно небольшая группа видов, устойчивых к подкислению почв. Так, показатели жизнеспособности семян и проростков *Tsuga canadensis* не меняются даже в сильно кислой среде, а прорастание семян *Pinus strobus* стимулируется при pH ниже 3.0 (Raynal et al., 1982).

Повышенная концентрация протона в почвенном растворе оказывает влияние и на последующий рост всходов и сеянцев. Согласно имеющимся экспериментальным данным, кислые осадки способствуют переходу в мобильное состояние ряда химических элементов, и среди них Al, Fe, Mn, что может вызывать блокирование поглощения таких важных для молодых растений элементов питания, как P, Ca, Mg, особенно при дефиците последних (Schier, 1987; Hecht-Buchholz et al., 1987). Однако эти явления наблюдаются не во всех случаях. Согласно другим сведениям

(Wood, Bormann, 1977; Abouguendia, Baschak, 1987), при дождевании кислыми растворами поглощение сеянцами *Pinus strobus*, *P. banksiana*, *Picea glauca* основных элементов питания, в том числе и фосфора, не меняется.

Нередко акцентируется токсическое действие на молодые растения избытка иона алюминия, которое наблюдается при подкислении почв, особенно на фоне дефицита Ca и Mg (Tischner et al., 1983; Schier, 1987; Necht-Buchholz et al., 1987, и др.). Было установлено, что с увеличением концентрации Al^{3+} в субстрате происходит повреждение корневых систем сеянцев (особенно тонких корней), подавляется активность микоризы, усиливается опасность атак почвенных патогенов.

Важно отметить также крайне неблагоприятные последствия, которые имеет подкисление почв, загрязненных тяжелыми металлами (подробнее об этом говорится в следующем разделе).

Логическим следствием негативного влияния на почву кислых растворов (увеличение подвижности токсичных ионов, блокирование поглощения элементов питания, поражение корневых систем) должно явиться ухудшение роста всходов и сеянцев. Симптомы такого рода, например снижение массы надземных и подземных органов молодых растений, наблюдались в ряде экспериментов (Tischner et al., 1983). Однако более обычным результатом является отсутствие выраженного влияния кислых осадков на рост всходов и сеянцев и даже наличие положительного эффекта (Abrahamsen et al., 1976; Wood, Bormann, 1977; Schier, 1987), который, однако, многие авторы рассматривают как временный. Улучшение роста связывается с повышением доступности ряда элементов питания (на бедных почвах) и добавочным поступлением азота и серы, содержащихся в кислых выпадениях (при их дефиците в субстрате).

В связи с особенно широким распространением загрязнения атмосферы двуокисью серы и значительным поступлением этого элемента в почву, в том числе и в виде H_2SO_4 , многие исследователи говорят о загрязнении почв серой. Вместе с тем растения редко испытывают влияние этого загрязнителя, так как сульфаты обычно не накапливаются в субстрате, однако в некоторых случаях может наблюдаться заметное повышение их содержания в верхних почвенных горизонтах — до 10–30 раз по сравнению с контролем вне зоны загрязнения (Hutchinson, Whitby, 1977). Избыток серы не приводит к негативным для молодых растений последствиям, если ее поступление в почву не сопровождается существенным изменением реакции почвенного раствора (Kelly, Johnson, 1982; Ставрова и др., 1986). По данным И. Келли и Д. Джонсона, внесение серы в виде Na_2SO_4 в дозе 140, 350 и 700 мг/кг почвы не оказало отрицательного влияния на рост сеянцев сосны ладанной. В табл. 45 приведены наши данные о влиянии повышенных доз серы в субстрате на прорастание семян, укоренение и рост 3-месячных всходов ели сибирской. В процессе эксперимента 3 серии почвенных монолитов (I, II, III), отобранные в ельнике чернично-зеленомошном, были обработаны растворами H_2SO_4 и $CaSO_4$ из расчета внесения 5, 16, 50 г/м² серы. Как можно видеть, изменение содержания серы в верхнем органогенном горизонте грубогумусных подзолистых почв от 0.2 до 0.9% не нарушает прорастания семян и не подавляет рост всходов ели при pH почвенного раствора

Таблица 45

Влияние повышенного содержания серы в лесных почвах на всхожесть семян и рост всходов ели сибирской

Показатель	I				II				III						
	1	2	4	7	1	2	4	7	1	2	3	4	5	6	7
Содержание серы в гор А ₀ , %	0.3	0.3	0.9	0.6	0.2	0.3	0.8	0.8	0.2	0.2	0.5	0.9	0.2	0.4	0.7
рН:															
в начале опыта	5.3	3.8	1.7	4.5	5.3	4.0	1.5	4.4	5.1	4.8	2.8	1.8	4.8	5.6	5.0
в конце опыта	4.5	4.3	2.8	4.2	4.6	4.7	3.2	4.5	4.8	4.6	4.0	2.9	4.8	4.6	4.1
Всхожесть семян, %	81	89	3	76	86	85	58	86	84	79	91	16	81	86	79
Выживаемость всходов, %	97	95	0	83	95	100	83	93	93	95	98	0	85	99	92
Средняя длина проростка, см	9.2±0.3	9.3±0.2	—	9.4±0.3	9.3±0.2	9.3±0.2	7.6±0.2	10.5±0.2	8.4±0.2	8.2±0.3	9.1±0.2	—	10.4±0.3	9.9±0.2	7.8±0.2

Примечание. Римские цифры – серия опыта, арабские – вариант опыта: 1 – H₂O, 2 – 5 г/м² S (H₂SO₄), 3 – 16 г/м² S (H₂SO₄), 4 – 50 г/м² S (H₂SO₄), 5 – 5 г/м² S (CaSO₄), 6 – 16 г/м² S (CaSO₄), 7 – 50 г/м² S (CaSO₄).

более 3.5. Повышение степени кислотности субстрата до 3.2 единиц рН (вариант II-4) вызывает заметное (почти на 30%) падение всхожести семян и достоверное уменьшение размеров проростков. При рН 2.8–2.9 единичные появляющиеся проростки вскоре погибают.

Таким образом, кислые осадки оказывают отрицательное влияние на прорастание семян, рост и выживаемость всходов хвойных пород в том случае, если в результате их действия происходит устойчивое снижение показателя рН верхних горизонтов почвы ниже 3.5–4.0. Дополнительное поступление в почву таких элементов, как сера и азот, само по себе не влияет негативно на рост молодых растений, а иногда может оказывать и положительный эффект.

Тяжелые металлы. Как свидетельствует большинство экспериментальных исследований, повышенное содержание тяжелых металлов в верхнем почвенном горизонте не оказывает заметного влияния на прорастание семян хвойных растений (Hutchinson, Whitby, 1977; Ставрова, Лянгузова, 1982; Wotton et al., 1986; Черенькова, 1987). Наиболее характерными неспецифическими симптомами токсического действия избытка тяжелых металлов на растения является торможение роста, в первую очередь роста корней, хлороз и нарушение водного обмена. Действие тяжелых металлов связано с повреждением белков и других метаболически важных соединений, что приводит к появлению указанных выше симптомов страдания, а в наиболее тяжелых случаях — к гибели растений.

Реакция всходов и сеянцев хвойных пород на повышенное содержание этого типа загрязнителей зависит от их концентрации в почве, физических и химических свойств субстрата и видовой специфики.

По мнению У. Смита (Smith, 1981), можно выделить три основных типа (класса) взаимодействия между растениями и загрязнителями, при этом первый тип отличается отсутствием негативных реакций или присутствием положительного эффекта, который может быть объяснен как восполнение недостатка необходимых для растений химических элементов. Дефицит микроэлементов наиболее характерен для легких песчаных почв, поэтому именно на них можно ожидать проявления указанного выше эффекта. В отношении древесных, в том числе хвойных растений, таких сведений относительно немного. По данным Р. А. Пудовой (1972), у сеянцев лиственницы сибирской внекорневое внесение раствора CuSO_4 уже на первом году жизни приводило к увеличению общей длины боковых корней, прироста в толщину, а также сырой и сухой массы. Стимулирующее действие небольшого повышения концентрации меди на рост сеянцев ели черной (*Picea mariana*) на гумусово-железистых подзолистых почвах отмечают Р. Фессенден и Б. Сазерланд (Fessenden, Sutherland, 1979). Имеются указания на то, что в небольших количествах для нормального развития всходов и сеянцев хвойных необходим никель (Smith, 1948; Leyton, 1947, цит. по: Mishra, Kar, 1974).

С увеличением содержания тяжелых металлов в субстрате и достижением пороговых для данного вида концентраций их в тканях начинает проявляться их негативное воздействие (Fessenden, Sutherland, 1979; Lozano, Morrison, 1982; Ставрова, Лянгузова, 1982; Patterson, Olson,

1983; Wotton et al., 1986; Черненкова, 1987; Каменова-Юхименко с соавт., 1987). Наиболее четко выражено угнетение роста подземных органов; отмечаются также такие симптомы, как утолщение корней и обесцвечивание их тканей. Заметно отрицательное влияние тяжелые металлы оказывают на развитие надземных органов всходов и семян хвойных пород. Характерно уменьшение длины семядолей, числа и длины ювенильной хвои, снижение длины побегов и их сухой массы и др. Некоторые авторы отмечают изменение пигментации хвои: красно-фиолетовое окрашивание и хлорозы под действием кадмия, никеля и меди (Каменова-Юхименко с соавт., 1987).

В табл. 46 приведены данные Т. В. Черненковой (1987) и Д. Уоттона с сотр. (Wotton et al., 1986), полученные на основе вегетационных экспериментов с использованием почв, отобранных на разном расстоянии от двух комбинатов по производству никеля и меди, расположенных на Кольском полуострове (северная подзона тайги) и в Канадской провинции Манитоба (южная часть зоны хвойных лесов). Приведенные данные наглядно демонстрируют сходство основных тенденций воздействия тяжелых металлов на прорастание семян и рост 3–6-месячных всходов двух видов ели и сосны.

Существенным обстоятельством, осложняющим интерпретацию результатов лабораторных экспериментов, является то, что образцы почв, отобранные в природных условиях по градиенту загрязнения, неизбежно отличаются друг от друга не только по содержанию токсикантов, но и по ряду других химических свойств; кроме того, в этом случае удастся исследовать лишь ограниченное число уровней концентрации тяжелых металлов в субстрате (как правило, 3–5).

Учитывая эти обстоятельства, мы провели вегетационный эксперимент по изучению влияния 8 различных концентраций никеля и меди (с примесью кобальта и некоторых других металлов) на рост всходов сосны обыкновенной, используя для приготовления субстратов образцы двух верхних (A_0A_1 и A_2) горизонтов иллювиально-гумусово-железистых подзолистых почв, отобранных в двух пунктах — вне зоны загрязнения и в зоне полной деградации лесных экосистем. Образцы каждого из генетических горизонтов были смешаны между собой в разных соотношениях. Эксперимент проводился в течение 3 мес в условиях оранжереи.

Результаты опыта (табл. 47, 48) дают возможность сделать ряд уточнений и новых выводов.

Линейный рост надземного побега всходов мало меняется по градиенту загрязнения (хотя очень слабая тенденция к увеличению общей высоты есть) вплоть до суммарного содержания тяжелых металлов в верхнем почвенном горизонте 1700–1800 мг/кг абсолютно сухой массы (здесь и далее приводятся результаты анализа солянокислой вытяжки), а накопление абсолютно сухого вещества надземных органов увеличивается в интервале концентраций 100–1800 мг/кг на 10–25 % по сравнению с контролем. Рост показателей массы происходит за счет увеличения числа (примерно на 10%) и средней длины ювенильной хвои. Таким образом, до определенного предела содержания загрязнителей в почве отрицательное их действие на развитие надземных органов всходов отсутствует,

Таблица 46

Влияние загрязнения почв тяжелыми металлами на прорастание семян и рост всходов хвойных древесных растений

Расстояние от источника эмиссии, км	<i>Picea abies</i> Karst.			<i>Pinus sylvestris</i> L.			<i>Picea mariana</i> (Mill.) BSP			<i>Pinus banksiana</i> Lamb.		
	Всхо- жесть, %	Средняя длина, см/%		Всхо- жесть, %	Средняя длина, см/%		Всхо- жесть, %	Средняя длина, см/%		Всхо- жесть, %	Средняя длина, см/%	
		надзем- ного побега	главного корня		надзем- ного побега	главного корня		надзем- ного побега	главного корня		надзем- ного побега	главного корня
2	39.0	$\frac{2.9}{80.6}$	$\frac{0.3}{3.8}$	72.9	$\frac{3.9}{68.4}$	$\frac{2.1}{16.5}$	76.3	$\frac{2.3}{16.8}$	$\frac{2.2}{11.5}$	73.0	$\frac{3.3}{48.5}$	$\frac{4.9}{15.9}$
4-10	40.3	$\frac{3.5}{97.2}$	$\frac{1.9}{24.1}$	72.5	$\frac{5.4}{94.7}$	$\frac{8.7}{68.5}$	67.2	$\frac{8.5}{62.0}$	$\frac{17.9}{93.7}$	63.6	$\frac{4.9}{72.1}$	$\frac{20.1}{62.3}$
16-20	41,0	$\frac{3.4}{94.4}$	$\frac{6.8}{86.1}$	80.0	$\frac{5.5}{96.5}$	$\frac{11.1}{87.4}$	64.3	$\frac{10.9}{79.6}$	$\frac{16.2}{84.8}$	51.3	$\frac{5.4}{79.4}$	$\frac{23.8}{77.3}$
30-32	38.7	$\frac{3.6}{100}$	$\frac{7.9}{100}$	74.6	$\frac{5.7}{100}$	$\frac{12.7}{100}$	63.6	$\frac{13.7}{100}$	$\frac{19.1}{100}$	73.5	$\frac{6.8}{100}$	$\frac{30.8}{100}$

Таблица 47

Влияние загрязнения почв тяжелыми металлами на всхожесть семян и выживаемость 3-месячных всходов сосны обыкновенной, %

Вариант опыта	Суммарное содержание тяжелых металлов в гор. А ₀ (мг/кг абсолютно сухой почвы)	Всхожесть семян	Выживаемость всходов
1 (контроль)	20	67	97
2	110	71	93
3	230	73	99
4	550	68	95
5	1160	68	96
6	1680	69	98
7	2320	74	62
8	2930	62	37

наблюдается даже небольшой положительный эффект. При этом накопление никеля и меди в надземных органах всходов не превышает соответственно 55–57 и 20–22 мг/г. При более высоком уровне загрязнения подзолистой почвы постепенно нарастает торможение роста надземного побега всходов сосны. Необходимо подчеркнуть, что эти величины характерны для одновременного действия на всходы нескольких тяжелых металлов, среди которых преобладают никель и медь, что может оказывать влияние на интенсивность поглощения и, следовательно, токсичность каждого элемента.

Что касается реакции корневых систем, то необходимо отметить следующее. Повышенное содержание тяжелых металлов во всех вариантах, кроме последнего, наиболее загрязненного, вызывает усиление процесса заложения боковых корней: так, число боковых корней 1-го порядка на 1 см длины главного корня возрастает до 5–6 штук против 4 в контроле. В результате в диапазоне концентраций тяжелых металлов в подстилке от 100 до 500–600 мг/кг количество и суммарная длина боковых корней, общая протяженность и масса корневой системы возрастают по отношению к контролю соответственно на 20–25 и 10–20%. Это явление можно трактовать как стремление растений обезвредить избыточное количество тяжелых металлов, токсичное для них, увеличивая объем корневой системы, в которой эти элементы преимущественно накапливаются и таким образом создать условия для защиты надземных органов (Ильин, Степанова, 1980).

Возможна и другая точка зрения: в определенных пределах повышенное по сравнению с фоном поступление тяжелых металлов в растение безопасно и даже полезно, так как стимулирует процесс заложения боковых корней всходов, создавая условия для увеличения объема корневой системы, что в свою очередь улучшает снабжение питательными веществами и рост надземных органов. Первая трактовка предполагает изменение соотношения массы надземных и подземных органов в пользу последних, вторая – отсутствие выраженных изменений этого соотношения (что наблюдается в нашем опыте). Скорость роста боковых корней.

Таблица 48

Влияние загрязнения почв тяжелыми металлами на показатели роста всходов сосны обыкновенной

Вариант опыта	Суммарное содержание тяжелых металлов в гор. А ₀ (мг/кг абсолютно сухой массы)	Длина надземного побега, см/%	Длина, см/%				Абсолютно сухая масса, мг/%		
			главного корня	боковых корней 1-го порядка	боковых корней 2-го порядка	корневой системы в целом	надземных органов	подземных органов	общая
1 (контроль)	20	$\frac{5.3 \pm 0.1}{100}$	$\frac{11.0 \pm 0.4}{100}$	$\frac{31 \pm 2}{100}$	$\frac{14 \pm 1}{100}$	$\frac{55 \pm 2}{100}$	$\frac{24.8}{100}$	$\frac{8.6}{100}$	$\frac{33.4}{100}$
2	110	$\frac{5.5 \pm 0.1}{105}$	$\frac{10.5 \pm 0.4}{96}$	$\frac{36 \pm 3}{119}$	$\frac{18 \pm 2}{133}$	$\frac{65 \pm 3}{118}$	$\frac{26.5}{100}$	$\frac{10.1}{119}$	$\frac{36.6}{109}$
3	230	$\frac{5.5 \pm 0.1}{105}$	$\frac{10.2 \pm 0.3}{93}$	$\frac{34 \pm 3}{113}$	$\frac{16 \pm 2}{119}$	$\frac{61 \pm 2}{110}$	$\frac{28.1}{114}$	$\frac{8.7}{102}$	$\frac{36.8}{110}$
4	550	$\frac{5.5 \pm 0.1}{105}$	$\frac{8.4 \pm 0.3}{77}$	$\frac{34 \pm 2}{110}$	$\frac{19 \pm 2}{140}$	$\frac{61 \pm 2}{111}$	$\frac{30.2}{122}$	$\frac{8.9}{105}$	$\frac{39.1}{117}$
5	1160	$\frac{5.2 \pm 0.2}{98}$	$\frac{6.3 \pm 0.3}{57}$	$\frac{24 \pm 3}{77}$	$\frac{14 \pm 2}{104}$	$\frac{44 \pm 3}{80}$	$\frac{31.2}{126}$	$\frac{7.9}{92}$	$\frac{39.1}{117}$
6	1680	$\frac{4.9 \pm 0.2}{93}$	$\frac{4.5 \pm 0.3}{41}$	$\frac{15 \pm 2}{50}$	$\frac{9 \pm 1}{62}$	$\frac{28 \pm 2}{51}$	$\frac{30.7}{124}$	$\frac{5.9}{69}$	$\frac{36.6}{109}$
7	2320	$\frac{4.1 \pm 0.2}{77}$	$\frac{3.8 \pm 0.4}{34}$	$\frac{11 \pm 2}{36}$	$\frac{4 \pm 1}{27}$	$\frac{18 \pm 2}{33}$	$\frac{21.1}{85}$	$\frac{4.6}{54}$	$\frac{25.7}{77}$
8	2930	$\frac{3.4 \pm 0.1}{65}$	$\frac{3.4 \pm 0.4}{31}$	$\frac{6 \pm 1}{20}$	$\frac{2 \pm 0.5}{15}$	$\frac{11 \pm 1}{21}$	$\frac{18.3}{74}$	$\frac{4.1}{48}$	$\frac{22.4}{67}$

о которой судили по средней длине наиболее крупных из них, остается постоянной при концентрации никеля и меди до 1200 мг/кг, а при более высоком уровне загрязнения начинает падать. Достоверное торможение роста главного корня начинается при более низких концентрациях загрязнителей – 400–500 мг/кг. Таким образом, можно заключить, что рост главного корня является наиболее чувствительным индикатором почвенного загрязнения у всходов хвойных. Положительный эффект действия тяжелых металлов на рост корневых систем (если судить по их общей протяженности и абсолютно сухой массе) наблюдается при накоплении в тканях корней не более 700–800 мг/кг никеля и 100–120 мг/кг меди. При более высоком уровне загрязнения подзолистых почв нарастает нарушение роста подземных органов, особенно резко сказывающееся на общей протяженности корневых систем и в несколько меньшей степени – на их общей массе (табл. 48).

Описанные явления приводят к характерному изменению облика корневых систем всходов. В связи с ослаблением роста главного корня и усилением разветвленности корневые системы поверхностно-стержневого типа приобретают кистеобразную форму. Высокие концентрации тяжелых металлов в почве приводят к формированию уродливых образований с полностью редуцированным главным корнем и укороченными, искривленными, быстро прекращающими рост боковыми корнями. Ясно выражено утолщение и обесцвечивание корней.

Таким образом, рассматривая влияние повышенного содержания никеля и меди в подзолистой почве на рост всходов сосны, мы можем с определенностью констатировать наличие двух основных тенденций: усиление роста и накопления сухого вещества при низких и средних концентрациях загрязнителей и резкое подавление этих процессов – при высоких. Первая тенденция выражена гораздо слабее, чем вторая.

Концентрации тяжелых металлов в почве, в пределах которых проявляются указанные тенденции, зависят от типа почв и биологических особенностей вида растений, а также, возможно, от условий увлажнения и температуры.

Подавление развития корневых систем на определенном пределе начинает сказываться на выживании всходов (табл. 47). По-видимому, средняя длина главного корня 3–3.5 см является минимальной, обеспечивающей выживание в условиях опыта (при мощности горизонта A_0A_1 2.5 см, относительной влажности воздуха 40–60 % и средней дневной температуре 24 °С). Наиболее чувствительные к тяжелым металлам особи с сильно редуцированными корнями оказываются при высоком уровне загрязнения нежизнеспособными, так как их корневые системы не достигают минерального горизонта, в результате чего растения гибнут от засухи. Верхним пределом суммарного содержания никеля и меди в подстилке подзолистых почв, еще не лимитирующим выживания всходов сосны, в условиях опыта явилась концентрация около 1700 мг/кг. При этом корневая система всходов уже весьма редуцирована: ее длина составляет 50% от контрольной, что в дальнейшем не может не отразиться на интенсивности роста и жизнеспособности всходов.

Характер действия определенных концентраций тяжелых металлов на сеянцы меняется на разных этапах онтогенеза. Показано, что уровень содержания загрязнителя в субстрате, не вызывающий негативных реакций у ювенильных растений, впоследствии может оказаться токсичным, и наоборот. Этот вопрос исследован очень мало.

В заключение подчеркнем, что на этапе прорастания семян и развития проростков влияние загрязнения среды тяжелыми металлами является весьма значительным. В условиях высокого содержания тяжелых металлов в почве уже в первые недели после прорастания семян начинается элиминация особей, индивидуально более чувствительных к действию тяжелых металлов. В предельном случае репродуктивный процесс под действием тяжелых металлов полностью купируется на стадии проростков. В связи с этим можно предполагать, что молодое поколение хвойных древесных растений в зоне загрязнения с самого начала представлено особями, наиболее толерантными к существующему уровню содержания тяжелых металлов в почве. Дальнейший отбор осуществляется в зависимости от степени устойчивости к газообразным загрязнителям.

Газообразные токсиканты. Сопоставление определенных концентраций газообразных токсикантов (SO_2 , O_3 , NO_x и др.) и ответных реакций растений, таких как изменение процессов роста и накопления сухого вещества, возможно лишь на качественном уровне, поскольку многолетние опыты трудно осуществимы и в экспериментальных работах чаще исследуются визуальные симптомы повреждения ассимиляционных органов, основные физиологические процессы (фотосинтез, дыхание) и изменения биохимических характеристик растений.

Данных о негативном или ином влиянии газообразных загрязнителей на прорастание семян хвойных древесных растений в настоящее время нет (Smith, 1981). В ряде экспериментов показано, что уже при низких концентрациях SO_2 и O_3 , не вызывающих видимых повреждений хвои, наблюдается ослабление нетто-ассимиляции у всходов и сеянцев многих видов хвойных растений (Vogl, 1964; Keller, 1978 и др.; Reich et al., 1987). После прекращения действия токсикантов процесс фотосинтеза нормализуется, а согласно другим данным (Katainen, Mäkinen, 1983), отмечается временное усиление его интенсивности. Эти наблюдения дают основание предполагать, что при низком уровне атмосферного загрязнения в природных условиях, когда у сеянцев еще не происходит существенного сокращения объема ассимиляционного аппарата, ввиду изменчивости направления воздушных потоков возможны периоды компенсации после временного подавления интенсивности нетто-ассимиляции.

В ряде опытов показано, что газообразные загрязнители даже при непродолжительном действии способны вызывать у сеянцев хвойных снижение активности некоторых ферментов (Sarkar, Malhorta, 1979; Katainen, Mäkinen, 1983), при этом в отдельных случаях наблюдается временное повышение активности ферментов, за которым следует спад. По мнению Т. Келлера, эти явления могут быть причиной снижения прироста и накопления биомассы у всходов и сеянцев. Кроме того, рост может нарушаться вследствие отрицательного влияния газообразных токсикантов

на развитие корневых систем молодых растений, так как это ухудшает условия минерального питания.

При высоком уровне содержания в воздухе токсических газов у опытных растений фиксируется устойчивое подавление фотосинтеза, негативные последствия которого усиливаются вследствие сокращения объема активно функционирующих ассимиляционных органов из-за развития явлений хлороза и некроза. Связь между площадью распространения некротических повреждений хвои и степенью нарушения роста сеянцев достаточно сложна. Изучавшаяся в экспериментах единовременная даже значительная потеря хвои (например, всей однолетней или двухлетней) снижает линейный прирост молодых растений незначительно — на 10–20% (Born, 1983), а может и вообще не оказать на него влияния (Кулагин, 1974). В то же время известно, что слабое, но ежегодно повторяющееся поражение хвои существенно сказывается на ростовых процессах. Таким образом, экспериментальные исследования в этом отношении малоинформативны.

При атмосферном загрязнении параллельно с действием токсических газов на надземные органы всходов и сеянцев оказывают влияние кислые туманы и осадки. В случае достаточно низких значений pH (до 2.5) они могут вызывать некротическое повреждение тканей ассимиляционных органов, чаще молодой хвои (Wood, Bormann, 1977; Abouguendia, Baschak, 1987), симптомы которых усиливаются при совместном действии кислых осадков и газов. В отличие от последних кислые аэрозоли, по-видимому, не оказывают воздействия на процесс фотосинтеза сеянцев (Reich et al., 1987). Наиболее характерное их негативное действие связано с выщелачиванием из хвои физиологически важных химических элементов, что отмечается многими исследователями (Scherbatskoy, Klein, 1983, и др.).

Представляет интерес сравнение воздействия газообразных загрязнителей и тяжелых металлов, накапливающихся в почве, на развитие всходов и сеянцев. В табл. 49 показаны результаты полевого эксперимента по изучению влияния атмосферного и почвенного загрязнения на прорастание семян и рост всходов сосны обыкновенной. Опыт проводился в течение 3 мес в условиях северной тайги на иллювиально-гумусово-железистых подзолистых почвах в зоне сильного атмосферного загрязнения и вне зоны загрязнения. Основным газообразным загрязнителем являлась двуокись серы, загрязнение почв было вызвано накоплением никеля и меди с примесью кобальта.

Сравнение показателей всхожести семян и морфометрических характеристик всходов сосны обыкновенной, растущих на незагрязненной почве в условиях чистой атмосферы (вариант I) и при высоком содержании в воздухе SO₂ (вариант II), а также всходов, растущих на загрязненной тяжелыми металлами почве в условиях чистого (вариант III) и загрязненного атмосферного воздуха (вариант IV), дает возможность представить в общих чертах особенности влияния этих токсикантов на рассматриваемой стадии развития. Прежде всего надо отметить уменьшение всхожести семян в вариантах II, III, IV. Однако в связи с тем, что этот показатель во всех вариантах полевого опыта является крайне низким,

Таблица 49

Влияние SO₂ и тяжелых металлов при раздельном и совместном действии на прорастание семян и рост всходов сосны обыкновенной

Вариант опыта	Всхожесть семян, %	Выживаемость 3-месячных всходов, %	Длина надземного побега, см/%	Длина, см/%			Абсолютно сухая масса, мг/%		
				главного корня	боковых корней	корневой системы в целом	надземных органов	подземных органов	общая
I (контроль)	19	95	$\frac{3.1}{100}$	$\frac{9.5}{100}$	$\frac{20.3}{100}$	$\frac{29.8}{100}$	$\frac{16.9}{100}$	$\frac{10.3}{100}$	$\frac{27.2}{100}$
II	8	63	$\frac{2.4}{80}$	$\frac{8.5}{89}$	$\frac{13.0}{64}$	$\frac{21.4}{72}$	$\frac{13.3}{79}$	$\frac{6.8}{66}$	$\frac{20.1}{74}$
III	14	75	$\frac{2.4}{80}$	$\frac{1.2}{13}$	$\frac{0.9}{4}$	$\frac{2.1}{7}$	$\frac{10.6}{63}$	$\frac{1.7}{15}$	$\frac{12.3}{45}$
IV	7	37	$\frac{2.2}{71}$	$\frac{0.8}{9}$	$\frac{0.4}{2}$	$\frac{1.1}{4}$	$\frac{7.4}{44}$	$\frac{0.9}{14}$	$\frac{8.3}{31}$

Примечание. I – незагрязненная атмосфера, незагрязненная почва; II – высокая степень загрязнения воздуха, незагрязненная почва; III – незагрязненная атмосфера, высокий уровень загрязнения почвы; IV – высокий уровень загрязнения воздуха и почвы.

трактовать это различие как влияние загрязнителей затруднительно, поскольку в специальных экспериментах было показано, что токсические газообразные вещества и тяжелые металлы почти не оказывают воздействия на прорастание семян. С большей уверенностью можно судить о влиянии рассматриваемых загрязнителей на выживание всходов. Этот показатель у 3-месячных всходов и во II и III вариантах уменьшается по сравнению с контролем примерно одинаково — на 25–30%. То же можно сказать и о высоте всходов, а абсолютно сухая масса надземных органов под действием тяжелых металлов снижается более значительно — на 35–40% против 20%. Подавление развития корневых систем всходов, выросших в условиях атмосферного загрязнения, по сравнению с всходами, выросшими в условиях чистой атмосферы, сравнительно невелико и выражено гораздо слабее, чем возникающее под действием высокого уровня тяжелых металлов в почве: длина главного корня сокращается на 10% против 87%, число и суммарная длина боковых корней 1-го порядка — на 36% против 95%, масса корневых систем — на 35% по сравнению с 85%.

При одновременном действии SO_2 и тяжелых металлов обращает на себя внимание резкое падение выживаемости всходов — на 60% по сравнению с контролем. Более значительно, чем при раздельном действии рассматриваемых загрязнителей, уменьшаются линейные размеры надземных и подземных органов и их абсолютно сухая масса. У значительной части всходов в варианте II (не менее 40%) отчетливо выражены симптомы хлороза и некроза апикальных частей семядолей и первичной хвои, в варианте III эти явления встречаются гораздо реже (примерно у 10% особей), а в контроле — у 1–2%.

Из сказанного следует, что на ранних стадиях развития прямой связи между повреждением ассимиляционных органов, жизнеспособностью всходов и накоплением ими сухого вещества еще нет, гораздо большее значение имеет, по-видимому, состояние корневой системы. Всходы с относительно нормально развитой корневой системой, растущие на незагрязненной почве при высокой концентрации SO_2 , оказались в дальнейшем более жизнеспособными, чем находящиеся под воздействием почвенного загрязнения и имеющие сильно угнетенную корневую систему. Выживаемость первых на 2-м году жизни оказалась в 3–4 раза выше. В варианте IV все проростки погибли.

В целом можно заключить, что на стадии всходов эффект суммарного влияния SO_2 и тяжелых металлов мало отличается от действия только тяжелых металлов и значительно более опасен для молодых растений, чем действие SO_2 .

ВЛИЯНИЕ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН И РОСТ ВСХОДОВ И СЕЯНЦЕВ ХВОЙНЫХ ПОРОД (ИССЛЕДОВАНИЯ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ)

В настоящее время имеется большое количество работ, характеризующих изменения, происходящие в лесных сообществах под влиянием загрязнения. В некоторых из них авторы касаются вопроса о воздействии

токсикантов на процесс возобновления основных лесобразователей, в том числе хвойных пород (Кулагин, 1964, 1974а; Abrahamsen et al., 1976; Hutchinson, Whitby, 1977; Дончева, 1978; Поповичев, Голутвин, 1983, и др.). Однако в большинстве случаев дается лишь общая оценка успешности возобновления в условиях того или иного уровня загрязнения. Сложность заключается в том, что в естественных условиях наблюдается не только прямое воздействие токсикантов на процесс возобновления, но и косвенное через изменение ценотической среды, в которой формируются молодые растения, что делает довольно затруднительной количественную оценку влияния рассматриваемого фактора.

Низкий уровень загрязнения

Изменения физической среды при низком уровне загрязнения выражаются в повышении содержания токсических веществ в атмосферном воздухе и почве до величин, не вызывающих, как правило, визуальных симптомов повреждения у растений в лесных сообществах, за исключением наиболее чувствительных видов и особей.

Наиболее уязвимой стадией репродуктивного процесса у хвойных в этих условиях является формирование пыльцы и оплодотворение. Негативное влияние загрязнителей на продукцию пыльцы и ее жизнеспособность приводит к уменьшению семенной продуктивности сообществ, а в некоторых случаях и к заметному снижению всхожести семян (см. раздел о семеношении). Следствием описанных явлений должно стать уменьшение количества появляющихся ежегодно всходов. Однако в реальных условиях эта негативная тенденция может затушевываться под влиянием изменений физической и биотической среды, которые оказываются полезными для прорастания семян и выживания всходов. В частности, относительно небольшие концентрации загрязнителей в почве, как было показано выше, могут определенным образом стимулировать эти процессы. Кроме того, в рассматриваемых условиях наблюдаются повреждение и гибель многих чувствительных видов мхов и лишайников (см. соответствующие разделы) и заметное изреживание напочвенного яруса лесных сообществ, что также положительно сказывается на появлении и выживании всходов. Таким образом, эту стадию возобновительного процесса загрязнители не только не лимитируют, но отчасти благоприятствуют ей.

Можно ожидать, основываясь на результатах экспериментальных исследований, определенного негативного воздействия на молодые растения повышенного содержания в воздухе газообразных загрязнителей. Однако в природных условиях симптомы повреждения ассимиляционных органов всходов и подроста являются в большинстве случаев более слабыми, чем у растений материнского яруса, что связано преимущественно с двумя обстоятельствами. Прежде всего они находятся под защитой растений вышерасположенных ярусов, экранирующих действие токсических газов, а зимой – под полной или частичной (в зависимости от высоты стволика) защитой снежного покрова (фактор, имеющий

особенно большое значение на севере лесной зоны). Очень важно и то обстоятельство, что скорость перемещения воздуха уменьшается при приближении к поверхности почвы, в связи с чем, как уже говорилось, снижается скорость поступления газообразных загрязнителей в ткани ассимиляционных органов и их повреждение. Характерными симптомами неблагополучия у подроста при низком уровне загрязнения являются подавление активности фотосинтеза, снижение срока жизни хвои на 1—2 года по сравнению с фоном, а в ряде случаев — наличие точечных и апикальных хлорозов и некрозов, занимающих до 5% поверхности хвои 1—2-летнего возраста. Можно предполагать, что это влечет за собой некоторое подавление роста молодых растений, однако количественную его оценку дать, как правило, трудно из-за высокой вариабельности в развитии одновозрастных особей подроста в природных лесных экосистемах.

Таким образом, влияние низкого уровня загрязнения воздуха и почв на процесс возобновления хвойных отличается следующими особенностями.

1. Уменьшается продукция жизнеспособных семян в связи со снижением количества и качества пыльцы.

2. Наблюдается некоторое улучшение условий для прорастания семян и выживания проростков вследствие изреживания мохово-лишайникового яруса и стимулирующего влияния характерных для этих условий концентраций тяжелых металлов в почве.

3. Возможно некоторое подавление роста всходов и подроста под воздействием газообразных загрязнителей, но его количественная оценка сложна из-за высокой естественной вариабельности показателей развития одновозрастных особей.

4. Визуальными симптомами поражения ассимиляционных органов являются снижение срока жизни хвои и появление у некоторых особей точечных и апикальных некрозов, занимающих до 5% поверхности хвои.

Высокий уровень загрязнения

Под влиянием высокого уровня загрязнения резко сокращается семенная продуктивность хвойных пород, в отдельных случаях семена совсем не образуются или имеют очень низкую всхожесть (см. главу о семеношении). Последнее более всего характерно для территорий, непосредственно прилегающих к крупным источникам эмиссии, а также для экосистем северных лесов. Кроме того, для прорастания семян, развития и выживания всходов оказываются крайне неблагоприятными изменения водно-физических и химических свойств верхних почвенных горизонтов, которые происходят вследствие уничтожения наземных ярусов растительности и аккумуляции загрязнителей. Это приводит к тому, что новые генерации хвойных древесных растений становятся все более малочисленными и возрастная структура подроста заметно изменяется: происходит последовательное снижение доли особей младших возрастов. Так, в северотаежных сосновых молодняках лишайникового типа, находящихся в условиях сильного атмосферного загрязнения, сеянцы

1–3-летнего возраста составляют не более 3% от общего количества особей возрастом до 10 лет, тогда как вне зоны загрязнения – около 20%. Дальнейшее развитие этого процесса может со временем привести к полному прекращению возобновления в рассматриваемых сообществах.

Если уровень содержания токсикантов в среде таков, что оказывается возможным формирование некоторого (не слишком малого) количества жизнеспособных семян и выживание части всходов, то в экосистеме поддерживается существование субценопопуляции подроста, состоящей из особей, относительно толерантных к наблюдаемому уровню загрязнения среды.

Условия обитания молодых растений в зоне сильного загрязнения являются несколько более благоприятными, чем условия взрослых особей, что связано прежде всего с относительно небольшой высотой первых. Хотя экранирующее действие верхних ярусов растительности в рассматриваемых условиях уже практически отсутствует, продолжает сказываться защитное действие снежного покрова (особенно в северных районах лесной зоны при продолжительном залегании), а также более низкие скорости передвижения воздуха в приземном слое.

Немаловажным обстоятельством, обеспечивающим меньшую повреждаемость подроста токсическими агентами выбросов, является и то, что особи, появляющиеся на территориях, в течение длительного времени подвергающихся воздействию загрязнения, являются потомством индивидуально наиболее устойчивых к действию токсикантов материнских деревьев.

В рассматриваемых условиях наблюдается ряд процессов, благоприятствующих росту семян. Прежде всего это улучшение световых условий и ослабление конкурентных взаимоотношений с другими растениями, связанные с распадом сообществ.

В связи с почти полным отсутствием количественных данных о состоянии подроста хвойных в природных сообществах, находящихся в условиях атмосферного загрязнения, нами была предпринята попытка изучения особенностей роста молодых растений сосны обыкновенной в пределах зоны разрушения лесных сообществ в окрестностях медно-никелевого комбината. Модельными экземплярами служили 7–8-летние особи подроста, которые отбирались в редкостойных северотаежных сосняках 35–45-летнего возраста, изначально относившихся к лишайниковому типу. Контролем служили одновозрастные особи из аналогичных сообществ вне зоны загрязнения.

Растения подроста из района, подвергающегося сильному атмосферному загрязнению, имеют ярко выраженные признаки поражения ассимиляционных органов. Один из наиболее характерных – уменьшение срока жизни хвои, который составляет в среднем около 2 лет против 4 лет в контроле. При этом у 20–25% особей хвоя сохраняется не более 1–1.5 лет и только у единичных экземпляров – до 3.5 лет.

На хвое всех возрастов отмечаются симптомы острых и хронических повреждений: апикальные хлорозы, апикальные, точечные и поясковые некрозы. Необходимо отметить, что явления хлороза и некроза могут

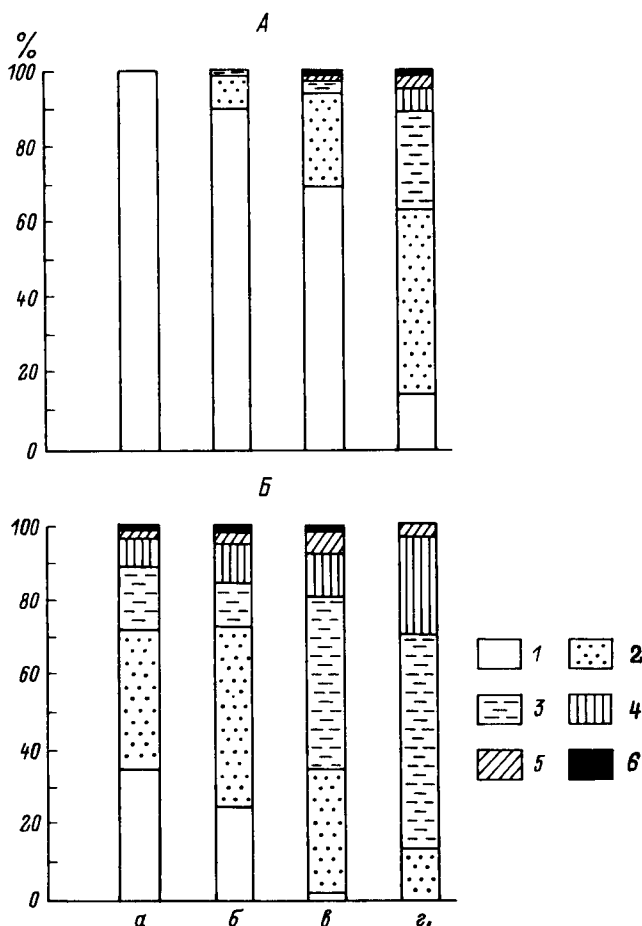


Рис. 30. Повреждение хлорозом хвои подроста сосны обыкновенной в фоновых условиях (А) и в условиях сильного загрязнения (Б).

1 – здоровая хвоя; площадь поврежденной поверхности, %: 2 – 1–10; 3 – 11–25; 4 – 26–50; 5 – 51–75; 6 – >75. а – хвоя текущего года, б – 1-летняя хвоя, в – 2-летняя, г – 3-летняя.

наблюдаться и вне зоны загрязнения, но они имеют, как правило, иную локализацию и площадь распространения.

Рис. 30 дает представление об особенностях повреждения хлорозом разновозрастной хвои подроста сосны в условиях фона и при сильном загрязнении. В первом случае заметный хлороз (занимающий не менее 25% площади ассимиляционных органов) наблюдается только на хвое старшего возраста – 3- и 4-летней, в единичных случаях – на 2-летней, и не более чем у 10% особей, в то время как в зоне загрязнения характерно распространение хлорозов на хвое всех возрастов. Встречаются они гораздо чаще: на хвое текущего года и 1-летней – у 65–75% растений

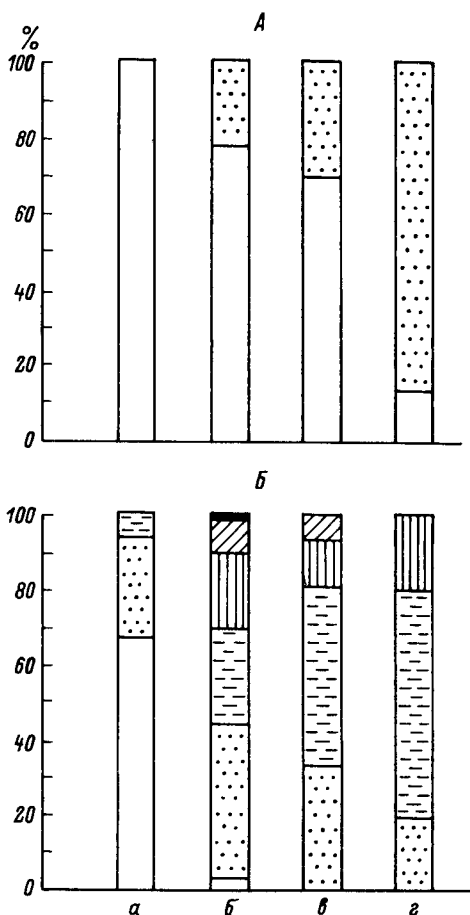


Рис. 31. Повреждение некрозом хвои подростка сосны обыкновенной в фоновых условиях и в условиях сильного загрязнения.

Обозначения как на рис. 30.

подроста, а на хвое старшего возраста — практически у всех особей и занимают значительную площадь.

Таким образом, наряду со снижением срока жизни хвои повреждение хлорозом молодой хвои можно считать характерным симптомом действия аэротехногенного загрязнения.

В фоновых условиях некротические повреждения (почти исключительно точечные) (рис. 31, А) обычны только на хвое 3-летнего и старшего возрастов и занимают площадь менее 10% (чаще менее 5%) поверхности. Их возникновение связано с процессами естественного старения и деятельностью насекомых.

В зоне сильного загрязнения (рис. 31, Б) некрозы (преимущественно апикальные и множественные точечные) примерно у трети особей

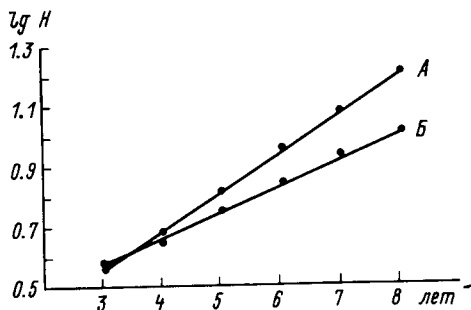


Рис. 32. Рост в высоту подроста сосны обыкновенной в фоновых условиях (А) и в условиях сильного загрязнения (Б).

отмечаются уже на хвое текущего года, а хвоя 1–3-летнего возраста повреждена практически у всех особей. У большинства растений подроста площадь поражения не превышает 25% и лишь в редких случаях некрозы могут занимать до 75% поверхности хвои, что вполне закономерно, так как при столь высокой повреждаемости ассимиляционных органов молодые растения быстро погибают. Таким образом, наличие точечных и особенно апикальных некрозов не только на хвое старшего возраста, но и 1–2-летней, занимающих более 10% поверхности, является еще одним надежным диагностическим признаком влияния промышленного загрязнения. Важно отметить также хорошо различимую неравномерность в распространении некрозов и хлорозов, вызванных действием токсикантов: в большей степени повреждается верхняя часть кроны сосенок (это заметно уже при высоте подроста 30–50 см), чем нижняя, а также боковые ветви, ориентированные в сторону источника загрязнения, по сравнению с имеющими противоположное направление.

Уменьшения длины хвои в зоне сильного загрязнения по сравнению с контролем нами обнаружено не было, хотя на этот признак действия загрязнителей указывают некоторые исследователи (Кулагин, 1964; Беляева, Николаевский, 1987).

Анализ повреждения ассимиляционных органов позволяет выделить среди 8-летних особей подроста сосны группы разной степени чувствительности к высокому уровню атмосферного загрязнения. К категории слабо поврежденных (относительно устойчивых) были отнесены растения, имеющие возраст жизни хвои не менее 3 лет и степень повреждения ассимиляционных органов некрозом не более 10%; к категории сильно поврежденных (высокочувствительных) — особи, сохраняющие хвою 1 или 2 года, в последнем случае при наличии высокой (более 40% поверхности) степени повреждения некрозом. Все остальные растения были отнесены к средней категории. Среди исследованных особей преобладают средние (44.5%) и сильно поврежденные (43%), а количество растений слабо поврежденных — примерно в 3.5 раза ниже.

Предваряя изложение результатов биометрического изучения модельных растений подроста сосны, отметим, что в фоновых условиях в районе исследований для него характерны две особенности: 1) медленный рост, являющийся результатом сурового климата и низкой обеспеченности грубогумусных иллювиально-железистых подзолистых почв элементами питания; 2) значительная вариабельность в развитии одновозрастных особей, как следствие высокой степени неоднородности эдафической и ценотической среды (Пушкина, 1960; Репневский, 1961; Листов, 1971).

Таблица 50

Показатели роста 8-летних особей подростка сосны обыкновенной

	Все зоны загрязнения	В зоне сильного загрязнения
Количество моделей	71	56
Высота, см/%	$\frac{16.1 \pm 0.9}{100}$	$\frac{10.4 \pm 0.6}{63}$
Диаметр у корневой шейки, см/%	$\frac{0.44 \pm 0.04}{100}$	$\frac{0.31 \pm 0.02}{70}$
Число боковых ветвей 1-го порядка, шт./%	$\frac{6.3 \pm 0.4}{100}$	$\frac{5.9 \pm 0.4}{94}$
Суммарная длина боковых ветвей 1-го порядка, см/%	$\frac{17 \pm 2}{100}$	$\frac{10 \pm 1}{58}$
Абсолютно сухая масса, г/%:		
стволика	$\frac{1.9 \pm 0.4}{100}$	$\frac{0.50 \pm 0.07}{26}$
боковых ветвей	$\frac{0.4 \pm 0.1}{100}$	$\frac{0.16 \pm 0.03}{40}$
древесных органов в целом	$\frac{2.3 \pm 0.5}{100}$	$\frac{0.7 \pm 0.1}{30}$
хвои	$\frac{2.8 \pm 0.4}{100}$	$\frac{0.9 \pm 0.1}{32}$
общая	$\frac{5.1 \pm 0.9}{100}$	$\frac{1.6 \pm 0.2}{31}$

Сравнение морфометрических показателей сеянцев в обеих выборках (табл. 50) свидетельствует о том, что в 8-летнем возрасте при высоком уровне загрязнения рост в высоту и по диаметру происходит более медленно, чем в контроле. В частности, эта тенденция выявляется при сравнении годовых приростов осевого побега, которые в зоне загрязнения с 4–5-го года жизни обнаруживают все большее отставание от соответствующих величин в фоновых условиях (рис. 32). Если в 3-летнем возрасте сеянцы в обеих выборках имеют примерно одинаковую среднюю высоту, то в 5-летнем превышение по этому показателю у контрольных растений составляет около 15%, а в 8-летнем – 37%. Этот результат находится в соответствии с положением о ведущей роли наследственных черт в первые годы жизни сеянцев и о постепенном усилении с возрастом значения факторов внешней среды. Однако необходимо отметить, что 3-летние сеянцы сосны в зоне сильного загрязнения представлены особями, уже прошедшими первую стадию отбора по устойчивости к наблюдаемому уровню загрязнения почв, который, как говорилось, происходит в течение 1-го года жизни.

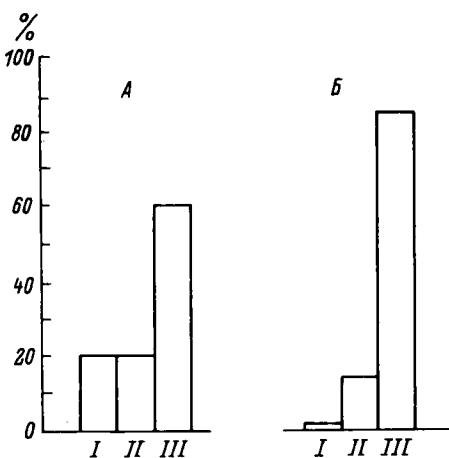


Рис. 33. Спектр категорий роста 8-летнего подростка сосны обыкновенной в фоновых условиях (А) и в условиях сильного загрязнения (Б).

I – высшая категория роста, II – средняя, III – низшая.

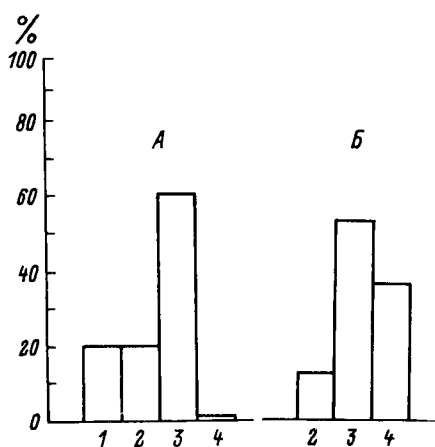


Рис. 34. Спектр жизненных состояний 8-летнего подростка сосны обыкновенной в фоновых условиях (А) и в условиях сильного загрязнения (Б).

1 – здоровые особи, 2 – ослабленные, 3 – сильно ослабленные, 4 – отмирающие.

Сокращение радиального прироста главной оси у подростка выражено несколько слабее: средний диаметр у корневой шейки снижается примерно на 30%.

Одной из наиболее важных характеристик роста сеянцев сосны является степень развития кроны. Среднее количество боковых ветвей 1-го порядка в зоне загрязнения сохраняется на уровне контроля, а их суммарная протяженность и соответственно средний радиус кроны сосенок уменьшаются на 40%. Эта оценка является приблизительной, так как рассматриваемый показатель обнаруживает особенно заметное варьирование. Согласно имеющимся данным, у подростка сосны 6–7-летнего возраста различие в суммарной длине боковых ветвей в зоне загрязнения и в фоновых условиях более значительно и составляет около 50%. В связи с этим можно предполагать, что с течением времени происходит элиминация особей, морфотип которых характеризуется слабой разветвленностью кроны и отсутствием спящих почек, могущих при необходимости дать начало дополнительным боковым ветвям, что является крайне важным условием выживания при большой потере хвои.

Снижение линейных параметров сеянцев приводит к еще более существенному падению показателей массы (табл. 50). В результате претерпевает изменение и спектр категорий роста 8-летних сеянцев сосны (рис. 33), который был построен на основе различий в фитомассе; использовался показатель массы древесных частей растений, так как общая фитомасса является менее стабильной характеристикой в условиях загрязнения из-за различий в потере хвои в отдельные годы.

Границы средней категории роста (а следовательно, и двух крайних) вслед за Ю. А. Злобиным (1976, 1980), определялись по формуле: $\bar{x} \pm t_{0.05} \cdot S_{\bar{x}}$, в нашем случае 2.3 ± 1.0 . Оба полученных спектра относятся к депрессивному типу, т. е. характеризуются преобладанием особей низшей категории роста. Однако в зоне загрязнения тенденция депрессивности выражена гораздо резче за счет существенного сокращения доли особей высшей категории (с 20 до 2%) и увеличения доли низшей (с 60 до 84%).

При отсутствии фактора загрязнения спектр категорий роста соответствует спектру жизненных состояний в понимании И. В. Кармановой (1976) и Ю. А. Злобина (1980). В условиях атмосферного загрязнения представление о спектре жизненных состояний дает лишь совместный анализ категорий роста и категорий чувствительности к действию токсиантов (повреждаемости ассимиляционных органов).

Нами выделены 4 категории жизненного состояния 8-летнего подростка сосны в зоне сильного загрязнения:

- 1) здоровые – особи, относящиеся к высшей категории роста и характеризующиеся слабым повреждением ассимиляционных органов;
- 2) ослабленные – особи высшей категории роста с умеренным повреждением ассимиляционных органов и особи средней категории роста со слабым и умеренным повреждением ассимиляционных органов;
- 3) сильно ослабленные – особи высшей категории роста с сильным повреждением ассимиляционных органов, особи средней категории роста с сильным повреждением ассимиляционных органов, особи низшей категории роста со слабым и умеренным повреждением ассимиляционных органов;
- 4) отмирающие – особи низшей категории роста с сильным повреждением ассимиляционных органов.

Определение объема указанных категорий основано на представлении о том, что в неблагоприятных условиях существования особи низшей категории роста оказываются наименее устойчивыми и элиминируются в первую очередь (Vogl et al., 1964; Карманова, 1976) и что в случае сильной повреждаемости ассимиляционных органов категория жизненного состояния в большей мере зависит от этого признака, чем от категории роста особи.

Как можно видеть из рис. 34, где представлены спектры жизненных состояний подростка сосны в зоне атмосферного загрязнения, этот спектр заметно отличается от спектра категорий роста.

Таким образом, на примере сосны обыкновенной могут быть сделаны следующие общие выводы о влиянии высокого уровня загрязнения на возобновительный процесс хвойных пород.

1. Наблюдается резкое снижение продукции семян и их качества вплоть до полного купирования репродуктивного процесса на этой стадии.

2. Подавляется прорастание семян при устойчивом снижении показателя рН верхних почвенных горизонтов ниже 3.5.

3. Подавляется развитие корневых систем и возрастает гибель всходов на почвах, загрязненных тяжелыми металлами, особенно на кислых,

малобуферных. Субценопопуляция подроста формируется из особей, индивидуально устойчивых к существующему уровню загрязнения почв.

4. Сокращается численность и изменяется возрастная структура подроста в сторону снижения доли особей младших возрастов.

5. Наблюдаются выраженное визуальное поражение ассимиляционных органов подроста (апикальный хлороз, апикальный, многоточечный и поясковый некроз) и сокращение продолжительности жизни хвои до 2 лет. Слабое повреждение ассимиляционных органов в зоне сильного загрязнения наблюдается лишь у 12.5 % особей, сильное – у 43 %.

6. Отчетливо выражено ослабление ростовых процессов у подроста даже на фоне снижения напряженности конкуренции с другими растениями. Существенно изменяется спектр жизненных состояний: 89 % 8-летних особей относятся к категориям сильно ослабленных и отмирающих.

Глава 10

ВЛИЯНИЕ АТМОСФЕРНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ОКИСЛАМИ СЕРЫ НА ЭПИФИТНЫЙ ЛИШАЙНИКОВЫЙ ПОКРОВ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ¹

Чувствительность лишайников к атмосферному загрязнению отмечена еще в прошлом веке Гриндоном (Grindon, 1855, цит. по: Hawksworth, 1971) и Ниландером (Nylander, 1866). В качестве причин, обуславливающих малую устойчивость лишайников к атмосферному загрязнению, обычно приводят следующие: 1) высокая чувствительность водоросли *Trebouxia* (фитоконцентрация 80 % видов лишайников), пигменты которой под действием SO₂ быстро разрушаются; 2) отсутствие защитных покровов и связанная с этим невозможность контроля за поглощением газов и жидкостей слоевищами лишайников; 3) строгие требования к кислотности субстрата, изменение которой приводит к гибели лишайников (Barkman, 1958; Gilbert, 1965, 1973; Puckett et al., 1973; Hawksworth, Rose, 1976; Kershaw, 1985; Андерсон, Трешоу, 1988).

Наличие сложного взаимодействия между водорослевым и грибным компонентами лишайников, возможно, также имеет значение в их отношении к фитотоксикантам (Matthes, Feige, 1983). Кроме того, некоторые авторы отмечают также и высокую чувствительность грибного компонента лишайников к действию загрязнения (Baddeley et al., 1972; Хенкель, Пронина, 1983).

Реакция лишайников на атмосферное загрязнение различна. Наряду с большим количеством очень чувствительных к действию загрязнения видов среди лишайников встречаются даже процветающие в этих условиях виды, распространенные главным образом на загрязненных

¹ Автор В. В. Горшков.

территориях. К таким видам относятся *Scoliciosporum chlorococcum* и *Le-canora conizaeoides* (Gilbert, 1973; Ahti, Vitikainen, 1974).

Обычно при изучении влияния загрязнения исследователи выделяют 4–5 групп лишайников, различающихся по их чувствительности, при этом для характеристики чувствительности конкретных видов часто используют 10–12-балльные шкалы (Jones, 1952; Barkman, 1958; Gilbert, 1965, 1973; De Sloover, Le Blanc, 1968; Трасс, 1968б, 1985а; Hawksworth, Rose, 1970; Мартин, Мартин, 1974).

Различная чувствительность отдельных видов лишайников позволяет очертить зоны с разной степенью загрязнения воздуха. Изучение и районирование загрязнений при помощи лишайников составляет суть метода лишайноиндикации – одного из направлений лишайнологии, сформировавшегося во второй половине XX в.

При изучении влияния атмосферного загрязнения на лишайники в полевых условиях основной задачей исследователей является нахождение зависимостей между различными характеристиками лишайникового покрова (числом видов, присутствием или покрытием конкретных видов, общим проективным покрытием лишайников, синтетическими индексами лишайниковой растительности и др.) и параметрами, характеризующими уровень регионального или локального загрязнения. Следующим этапом обычно является составление карт загрязненности воздуха исследуемых территорий на основе анализа состояния эпифитной лишайниковой растительности; при этом широко используются индексы атмосферной чистоты (De Sloover, Le Blanc, 1968) и индекс полеотолерантности (Трасс, 1968б). Х. Х. Трасс (1985а) отмечает, что к настоящему времени лишайноиндикационными методами в мире закартировано почти 300 городов и промышленных территорий, в том числе более 20 в СССР.

В настоящее время, когда наличие современных технических средств позволяет осуществить непосредственный контроль за степенью загрязнения воздуха путем создания сети автоматических газоанализаторных станций, интерес к эпифитным лишайникам, как индикаторам атмосферного загрязнения, тем не менее не уменьшился. Использование лишайников для индикации остается актуальным и часто более выгодным (Hale, 1983), поскольку метод лишайноиндикации имеет большие возможности (позволяет обследовать крупные территории – области, страны) и дает удовлетворительные результаты.

В настоящее время загрязнение атмосферы перешло рамки локального и становится глобальным. Таким антропогенные загрязнители, как SO_2 , Pb, Hg, уже 10–15 лет назад превышали естественный планетарный фон (Прупшахер, 1976; Френд, 1976). Но часто увеличение концентраций каких-либо веществ (загрязнителей) не оказывает заметного влияния на развитие природных комплексов, например лесов. В этих условиях индикаторная роль лишайников, наиболее чувствительного к загрязнению компонента экосистем, резко возрастает. Наличие или отсутствие изменений в их развитии отражает характер воздействия загрязнителя на экосистемы, т. е. показывает, является ли его действие еще безвредным или уже вызывает изменения.

Таким образом, эпифитные лишайники позволяют проводить диагностику влияния загрязнения на развитие природных систем, что несравнимо более важно, чем непосредственная индикация загрязнения. Наименее изученными в данном отношении являются районы Крайнего Севера, поэтому в дальнейшем изложении рассмотрим преимущественно влияние атмосферных выбросов предприятий на эпифитные лишайниковые синузии северотаежных лесов.

Методика полевых исследований

Для изучения влияния атмосферных выбросов комбината „Североникель” на эпифитный лишайниковый покров сосновых лесов Кольского полуострова было заложено 26 пробных площадей на различном (до 60–70 км и более) удалении от источника загрязнения. Пробные площади заложены в лишайниковых и зеленомошных группах типов леса со средним возрастом древостоев 150–250 лет. Описание лишайникового покрова проводилось на 10–70 деревьях каждой пробной площади при помощи рамок площадью 100–400 см² с четырех сторон дерева у его основания и на высоте 1.3 м. Контролировалось более 20 характеристик местобитания лишайников, средние значения которых достоверно не различались в разных пунктах по градиентному профилю от источника загрязнения. В описании указывали следующие признаки: расстояние и направление от комбината „Североникель”; характеристики загрязнения двуокисью серы и тяжелыми металлами; состав, полнота, сомкнутость крон древостоя, тип леса; время, прошедшее с момента последнего пожара; высота, диаметр, возраст и жизненное состояние дерева, радиус кроны дерева, ее густота, высота прикрепления кроны, характер ее развития; размер чешуй, слоистость коры, характеристика ее облетания; размеры рамки для описания; экспозиция описания по странам света; угол отклонения поверхности ствола от вертикали; высота описания от поверхности земли; расположение лишайников на коре; видовой состав и участие видов в проективном покрытии коры; взаимное расположение (сгруппированность) лишайников. Всего обследовано более 850 деревьев, сделано 7780 описаний, из которых около 5500 – на деревьях незагрязненной теорритории.

В качестве дополнительной характеристики условий существования лишайников для 400 описаний в фоновых и загрязненных районах определены значения рН коры.

Обработку данных проводили на ЭВМ стандартными методами (Василевич, 1969; Whittaker, 1973a, 1973b; Сборник..., 1974; Корн, Корн, 1984).

ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИШАЙНИКОВОГО ПОКРОВА В ФОНОВЫХ И ЗАГРЯЗНЕННЫХ УСЛОВИЯХ

В фоновых (незагрязненных) условиях, где среднегодовая концентрация SO₂ составляет менее 0.001 мг/м³, на стволах сосен обнаружено 69 видов лишайников. Общее покрытие лишайников на стволах составляет 11.2%, причем 15 видов дают 99% покрытия (табл. 51). Наиболее распространенными являются *Parmeliopsis hyperopta*, среднее проективное покрытие которого составляет 3%, *P. ambigua* (2.9%), *P. aleurites* (2.5%) и *Lecideia flexuosa* (1.2%). Ощутимое участие в формировании лишайникового покрова принимают *Hypogymnia physodes* (0.4%), *Ochrolechia androgyna* (0.4%), *Hypocenomyce scalaris* (0.2%) и виды родов *Bryoria*, *Cladonia*, суммарное проективное покрытие которых составляет 0.7 и 1% соответственно. Среднее число видов в описании составляет 4.5,

Таблица 51

Классификация устойчивости лишайников к действию атмосферных загрязнителей комбината „Североникель” и проектное покрытие ими стволов сосен в сосновых лесах Кольского полуострова (данные 1984 г.)

Вид	Расстояние от источника загрязнения, км			
	60-70 (контроль)	30	15	8
1. Устойчивые к загрязнению				
<i>Parmeliopsis hyperopta</i>	3.0	1.0	+	+
<i>P. ambigua</i>	2.9	0.3	<0.1	<<0.1
<i>Lecidea flexuosa</i>	1.2	0.4	<0.1	<<0.1
<i>Cladonia bacilliformis</i>	0.2	0.2	+	+
<i>C. deformis</i>	0.2	0.1	+	+
<i>C. merochlorophaea</i>	0.1	<0.1	+	+
<i>C. cenotea</i>	0.1	<0.1	-	-
<i>C. gracilis</i>	<0.1	<<0.1	+	+
<i>Micarea melaena</i>	<0.1	<<0.1	+	+
<i>Lecanora fuscescens</i>	0.1	+	<<0.1	+
<i>Cladonia sulphurina</i>	<0.1	+	+	+
<i>Cetraria islandica</i>	<0.1	+	+	+
<i>C. coccifera</i>	<<0.1	+	+	+
<i>C. crispata</i>	<<0.1	+	+	+
2. Чувствительные к загрязнению				
<i>Parmeliopsis aleurites</i>	2.5	<0.1	-	-
<i>Bryoria simplicior</i>	0.3	<<0.1	-	-
<i>Hypocenomyce scalaris</i>	0.2	<<0.1	-	-
<i>Hypogymnia physodes</i>	0.4	<<0.1	-	-
<i>Ochrolechia androgyna</i>	0.4	<<0.1	-	-
<i>Lecanora impudens</i>	0.1	<<0.1	-	-
<i>Mycoblastus tornoënsis</i>	0.1	<<0.1	-	-
<i>Parmelia centrifuga</i>	+	<<0.1	-	-
<i>Cladina mitis</i>	<<0.1	+	+	-
<i>C. rangiferina</i>	<<0.1	+	+	-
<i>Cladonia botryges</i>	<<0.1	+	+	-
<i>C. cornuta</i>	<0.1	+	+	-
<i>C. pleurota</i>	<0.1	+	+	-
3. Очень чувствительные к загрязнению				
<i>Bryoria fuscescens</i>	0.3	+	-	-
<i>B. fremontii</i>	0.1	+	-	-
<i>Cetraria chlorophylla</i>	<0.1	+	-	-
<i>C. pinastri</i>	<0.1	+	-	-
<i>C. sepincola</i>	<<0.1	+	-	-
<i>C. cucullata</i>	<<0.1	+	-	-
<i>Cladina arbuscula</i>	<<0.1	+	-	-
<i>C. stellaris</i>	<<0.1	+	-	-
<i>Cladonia chlorophaea</i>	<<0.1	+	-	-

Таблица 51 (продолжение)

Вид	Расстояние от источника загрязнения, км			
	60-70 (контроль)	30	15	8
<i>Cladonia coniocraea</i>	<<0.1	+	—	—
<i>C. cryptochlorophaea</i>	<<0.1	+	—	—
<i>C. cyanipes</i>	<<0.1	+	—	—
<i>C. fimbriata</i>	<<0.1	+	—	—
<i>C. rei</i>	<<0.1	+	—	—
<i>Hypogymnia bitteri</i>	<<0.1	+	—	—
<i>Hypocenomyce friesii</i>	<<0.1	+	—	—
<i>Lecanora chloropolia</i>	<<0.1	+	—	—
<i>L. coilocarpa</i>	<<0.1	+	—	—
<i>Lecidea plebeja</i>	<<0.1	+	—	—
<i>Mycoblastus sanguinarius</i>	<<0.1	+	—	—
<i>Ochrolechia arborea</i>	<<0.1	+	—	—
<i>Parmelia septentrionalis</i>	<<0.1	+	—	—
4. Не переносящие загрязнения				
<i>Bryoria furcellata</i>	<<0.1	—	—	—
<i>B. capillaris</i>	<<0.1	—	—	—
<i>B. lanestris</i>	<<0.1	—	—	—
<i>B. osteola</i>	<<0.1	—	—	—
<i>B. pseudofuscescens</i>	<<0.1	—	—	—
<i>B. trichodes</i>	<<0.1	—	—	—
<i>Evernia mesomorpha</i>	<<0.1	—	—	—
<i>Hypogymnia austerodes</i>	<<0.1	—	—	—
<i>H. tubulosa</i>	<<0.1	—	—	—
<i>Ramalina dilacerata</i>	<<0.1	—	—	—
<i>Platismatia glauca</i>	<<0.1	—	—	—
<i>Usnea hirta</i>	<<0.1	—	—	—
<i>Calicium</i> sp.	<<0.1	—	—	—

Примечание. „—“ — вид отсутствует, „+“ — вид отмечен только на других субстратах: пнях, валеже, других видах деревьев.

при этом на 13% площадок лишайники отсутствуют. Все виды лишайников, растущие в незагрязненных условиях на стволах сосен, встречаются и на других субстратах — пнях, валеже, почве, других видах деревьев. В фоновых условиях наибольшее проективное покрытие лишайников отмечено в сосняках лишайниково-зеленомошных, где оно составляет в среднем 16%, наименьшее — в сосняках лишайниковых (10%).

На развитие эпифитного лишайникового покрова в сосняках Кольского полуострова наибольшее влияние оказывают характеристики местопроизрастания, связанные с фактором увлажнения. К ним относятся: расположение лишайников на дереве (высота над землей и экспозиция), угол наклона поверхности ствола, тип леса и некоторые характеристики строения древостоев (сомкнутость полога, густота деревьев).

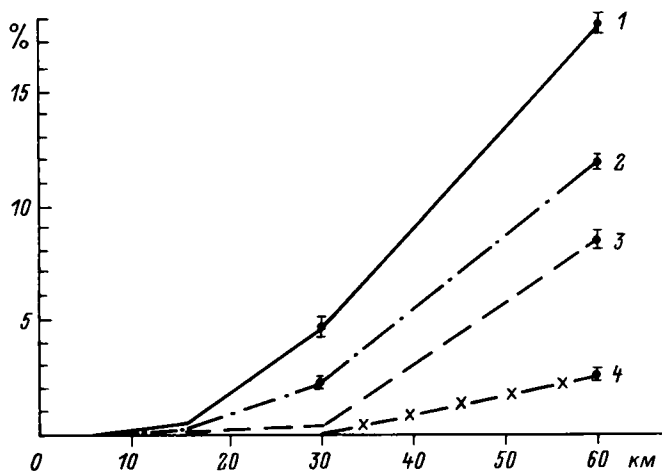


Рис. 35. Среднее суммарное проективное покрытие лишайников в различных микроместообитаниях на стволах сосен в сосновых лесах Кольского полуострова на различном расстоянии от источника загрязнения.

1 – выборка описаний у основания деревьев, 2 – среднее по всей выборке, 3 – выборка описаний на стволах (1.3 м) деревьев на северной стороне, 4 – выборка описаний на стволах (1.3 м) деревьев с южной стороны. По оси абсцисс – расстояние от источника загрязнения, км; по оси ординат – проективное покрытие, %.

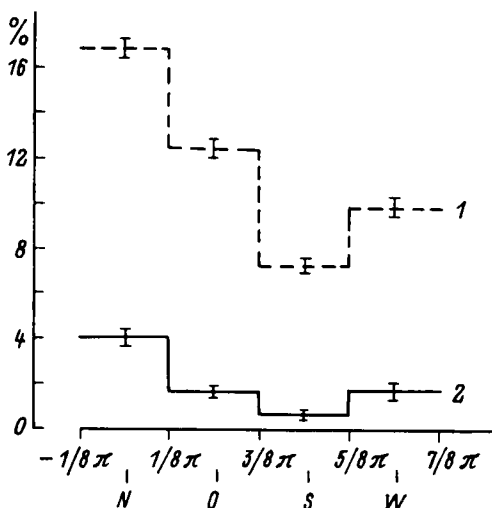


Рис. 36. Распределение среднего суммарного проективного покрытия вокруг стволов деревьев в сосновых лесах Кольского полуострова.

1 – незагрязненные районы, 2 – на расстоянии 30 км от источника загрязнения. По оси абсцисс – развертка окружности ствола с обозначением областей (длин дуг), где проводились описания (в долях π) и стороны света (румбы); по оси ординат – проективное покрытие, %.

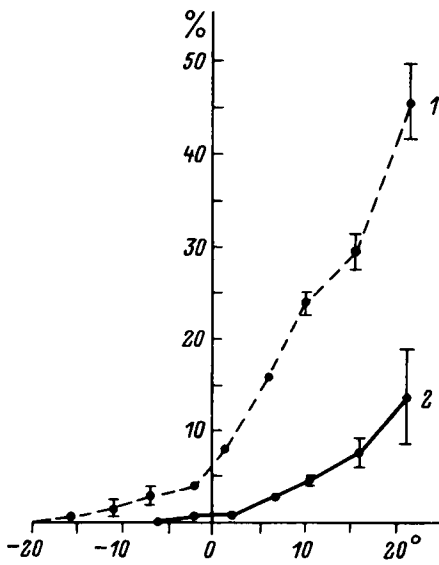


Рис. 37. Среднее суммарное проективное покрытие лишайников в сосновых лесах Кольского полуострова в описаниях на участках ствола с разным углом наклона.

1 — незагрязненные районы, 2 — на расстоянии 30 км от источника загрязнения. По оси абсцисс — угол наклона поверхности ствола от вертикали, градусы; по оси ординат — проективное покрытие, %.

Уменьшение влажности воздуха с увеличением высоты над землей, отмечаемое во всех таежных лесах (Протопопов, 1975; Müller et al., 1981; Спурр, Барнес, 1984), приводит к созданию в основании деревьев условий, более благоприятных для жизнедеятельности лишайников по сравнению с условиями,

формирующимися на высоте 1.3 м. В результате у основания деревьев лишайниковый покров развит сильнее (рис. 35).

В распределении лишайников вокруг ствола дерева наблюдается значительное уменьшение их проективного покрытия от северной стороны деревьев к южной (рис. 36). Эта зависимость прослеживается и по другим характеристикам лишайникового покрова: покрытию и встречаемости отдельных видов, числу видов лишайников в описании, встречаемости описаний без лишайников. В других регионах максимальное покрытие лишайников отмечалось не только на северной, но и на южной, западной и восточной сторонах деревьев, что связано с режимом относительной влажности в пристволовом слое воздуха, направлениями преобладающих ветров и ветров с осадками (Савич, 1909; Рассадина, 1930; Barkman, 1958; Pečiar, 1965; Hale, 1983; Peard, 1983; Горшков, 1986).

Стволы сосен, как и других деревьев, в древостоях не всегда стоят строго вертикально. Несмотря на то что изменения углов наклона поверхности невелики (обычно до $\pm 10^\circ$), они оказывают существенное влияние на развитие лишайникового покрова (рис. 37). Происходит это потому, что угол наклона поверхности ствола в значительной мере определяет условия непосредственного увлажнения лишайников как через прямое попадание капель дождя, так и путем переноса влаги к ним со стволовым стоком. С увеличением угла наклона поверхности ствола улучшается также и минеральное питание лишайников. Однако в данных условиях это имеет второстепенное значение, о чем свидетельствует отсутствие различий в реакции анитрофильных и мезофильных видов на изменение данного показателя.

Зона нормального развития лишайников занимала в 1982–1984 годах территории, удаленные по направлению преобладающих ветров

на 60–70 км от комбината „Североникель”. В соответствии с принятой среди лишенологов классификацией (Sernander, 1926; Skye, 1968) ближе к источнику загрязнения находилась „зона борьбы”, а с 15–8 км сформировалась „лишайниковая пустыня”. Типичные для зоны борьбы среднегодовые концентрации двуокиси серы в воздухе составляли 0.03–0.08 мг/м³, для лишайниковой пустыни – 0.1–0.15 мг/м³.

На расстоянии 30–40 км от источника загрязнения отмечается существенное угнетение покрова эпифитных лишайников: общее покрытие уменьшается в 5 раз (рис. 38), число видов в описании – в 3 раза, встречаемость описаний без лишайников увеличивается в 4 раза. Покрытие и встречаемость практически всех видов уменьшаются (рис. 38, 39). На стволах сосен здесь встречено 22 вида, еще 37 найдено на других субстратах: пнях, валеже и др. Полностью выпали из лишайниковой растительности района 13 наиболее чувствительных, не переносящих загрязнения видов лишайников. На этом расстоянии резко уменьшаются покрытие и встречаемость большинства видов лишайников (табл. 51; рис. 38, 39). В формировании лишайникового покрова на соснах по существу участвует только 5 видов: *Parmeliopsis hyperopta*, *P. ambigua*, *Lecidea flexuosa*, *Cladonia bacilliformis*, *C. deformis*.

В 15 км от комбината, где среднегодовое содержание SO₂ в воздухе равно 0.1 мг/м³, общее покрытие лишайников составляет одну сотую от их покрытия в незагрязненных районах (рис. 39). На стволах сосен здесь отмечены *Parmeliopsis ambigua*, *Lecidea flexuosa*, *Lichen indeterm* 1 и *Cladonia* spp., встречаемость которых в описаниях не превышает 5%. Фактически на стволах сосен здесь формируется лишайниковая пустыня. Из лишайников, отмеченных в незагрязненных районах, еще 19 видов встречены здесь на других субстратах. На этом расстоянии полностью выпадает из лишайниковой растительности 48 видов.

При дальнейшем усилении загрязнения на расстоянии 8 км от комбината (среднегодовое содержание SO₂ равно 0.15–0.20 мг/м³) встречаемость описаний без лишайников составляет 100%. Лишь в одном описании из 382 обнаружены *Lecidea flexuosa* и *Parmeliopsis ambigua*. На других субстратах здесь отмечено 17 видов (табл. 51), внешний облик которых сильно изменен. Как и на расстоянии 15 км, это главным образом представители напочвенных видов рода *Cladonia*. Величина относительной дисперсии суммарного проективного покрытия лишайников, вызванная влиянием загрязнения (η^2)², составляет 0.11 во всей совокупности описаний. Для таких средних характеристик, как число видов лишайников в описании, встречаемость площадок без лишайников, а также для встречаемости таких видов, как *Parmeliopsis ambigua*, *P. aleurites*, *Lecidea flexuosa*, величина относительной дисперсии (η^2) во всей выборке описаний составляет 0.15–0.22. Для других видов лишайников, проективное покрытие которых в фоновых районах $P \geq 0.1\%$, квадраты корреляционных отношений варьируют от 0.01 до 0.10. Действие загрязнения, таким образом, достоверно регистрируется по изменению различных

² Приводимые величины квадратов корреляционных отношений (η^2) удовлетворяют критерию Фишера с уровнем значимости $\alpha = 0.001$.

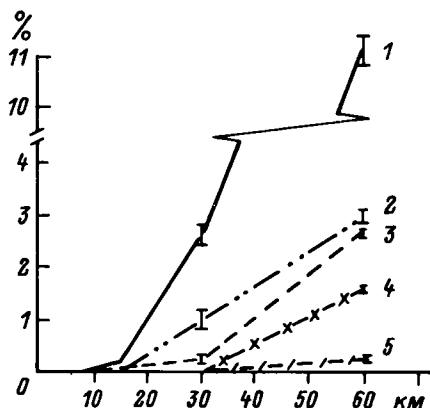


Рис. 38. Среднее суммарное проективное покрытие лишайников и покрытие отдельных видов на стволах сосен в сосновых лесах Кольского полуострова на различном расстоянии от источника загрязнения.

1 – среднее суммарное проективное покрытие, 2 – *Parmeliopsis hyperopta*, 3 – *P. ambigua*, 4 – *P. aleurites*, 5 – *Hypogymnia physodes*. По оси абсцисс – расстояние от источника загрязнения, км; по оси ординат – проективное покрытие, %.

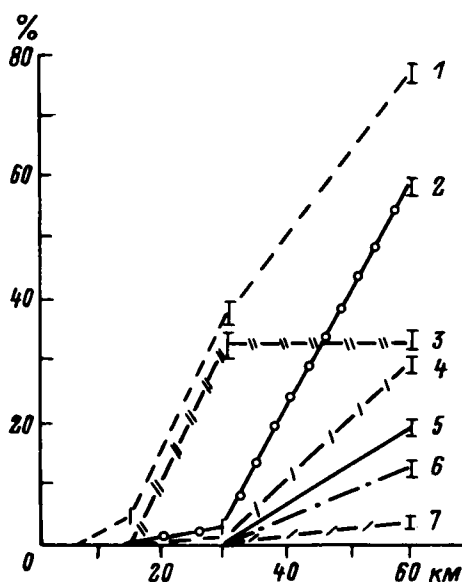


Рис. 39. Встречаемость отдельных видов лишайников на стволах сосен в лесах Кольского полуострова на различном расстоянии от источника загрязнения.

1 – *Lecidea flexuosa*, 2 – *Parmeliopsis aleurites*, 3 – *P. hyperopta*, 4 – *Bryoria simplicior*, 5 – *Lecanora fuscescens*, 6 – *Bryoria fremontii*, 7 – *Cetraria chlorophylla*. По оси абсцисс – расстояние от источника загрязнения, км; по оси ординат – встречаемость, %.

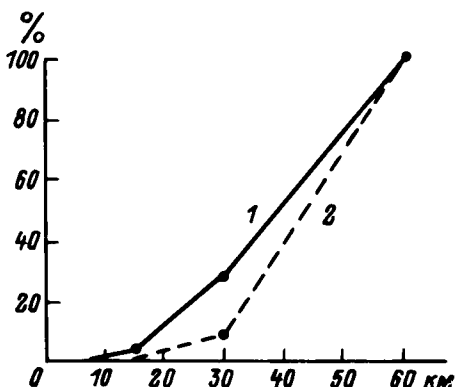


Рис. 40. Относительное проективное покрытие *Parmeliopsis ambigua* на стволах сосен (на высоте 1.3 м и у основания) деревьев в сосновых лесах Кольского полуострова на различных расстояниях от источника загрязнения, км.

1 — основание стволов деревьев, 2 — стволы деревьев на высоте 1.3 м. По оси абсцисс — расстояние от источника загрязнения, км; по оси ординат — относительное проективное покрытие, % от контроля.

характеристик лишайникового покрова, покрытие и встречаемости упомянутых видов.

Представляет интерес рассмотреть вопросы чувствительности лишайников, находящихся в разных микроместообитаниях, при усилении воздействия загрязнителей. Одни и те же виды на разной высоте над землей проявляют неодинаковую устойчивость к действию загрязнения. Например, относительное изменение проективного покрытия лишайника *Parmeliopsis ambigua* по мере приближения к источнику загрязнения на высоте 1.3 м происходит более резко, чем у основания дерева (рис. 40). В то же время большая устойчивость лишайникового покрова у основания деревьев связана с тем, что здесь растут более устойчивые к действию загрязнения виды (*Parmeliopsis hyperopta*, виды рода *Cladonia*). Скорость разрушения лишайникового покрова в разных областях значений углов наклона стволов различна. Наименьшие изменения в развитии лишайникового покрова отмечены на сильно наклоненных деревьях, при $\alpha > 15^\circ$ (см. рис. 37), где в условиях „умеренного“ загрязнения (в зоне борьбы) на стволах сосен встречаются лишайниковые синузии, сформированные чувствительными и очень чувствительными к действию загрязнения видами. Наибольшие изменения суммарного проективного покрытия лишайников отмечаются при углах наклона поверхности стволов $\alpha \leq -5^\circ$ (см. рис. 37), где на расстоянии 30 км от источника загрязнения лишайники уже не встречаются.

Неодинакова устойчивость лишайников к атмосферному загрязнению и на разных сторонах дерева. Скорость уменьшения покрытия лишайников на южной стороне деревьев по мере приближения к источнику загрязнения значительно выше, чем на северной (рис. 35, 36). На расстоянии 30 км от источника загрязнения на высоте 1.3 м на южной

стороне дерева лишайники уже не встречаются (формируется лишайниковая пустыня).

Таким образом, в сосновых лесах Кольского полуострова в лучших условиях увлажнения наблюдаются меньшие повреждения лишайникового покрова. Между тем многочисленными лабораторными экспериментами установлено, что воздействие SO_2 на лишайники возрастает с увеличением влажности их слоевищ (Nash, 1976; Блюм, 1984; Kershaw, 1985). В соответствии с этим заключением Дж. Хоффман (Hoffman, 1974) и Т. Нэш (Nash, 1976) отмечают, что лишайники засушливых регионов более устойчивы к действию двуокиси серы. Полученные автором данные по устойчивости лишайникового покрова сосновых лесов Кольского полуострова, казалось бы, противоречат результатам лабораторных экспериментов и данным других авторов. В то же время недавние исследования Г. Кригера и Р. Тюрка (Krieger, Türk, 1986) показали, что повреждаемость лишайников в различных условиях зависит от характера циркуляции воздуха: в слабо вентилируемых местообитаниях, где воздух застаивается, увеличение его влажности усиливает повреждаемость лишайников, что соответствует результатам экспериментов; напротив, в хорошо проветриваемых местообитаниях увеличение влажности воздуха повышает устойчивость лишайников к действию двуокиси серы. Разреженные северные сосновые леса, где проводились исследования, занимают преимущественно выпуклые участки рельефа; затухание скорости ветра в них происходит не в верхних частях полога, а в приземном слое, т. е. они хорошо проветриваются. Это, по-видимому, является одной из причин наблюдаемых отличий.

Другой причиной может быть влияние рН. Величины рН сосновой коры в незагрязненных районах Кольского полуострова составляют 2.7–3.6 (в среднем 3.4). В 30–40 км от источника загрязнения за счет осаждения окислов серы кора подкисляется и рН варьирует от 2.5 до 3.1 (в среднем 2.9). рН атмосферных осадков в незагрязненных районах составляет 4.5–5.5 (Израэль и др., 1983). В большинстве случаев такие же величины рН осадков наблюдаются (по сведениям А. В. Макаровой) и на территории, прилегающей к комбинату. Поэтому улучшение условий увлажнения приводит к уменьшению кислотности коры сосен как в фоновых, так и в загрязненных районах (см. также: Gilbert, 1973). Проведенные автором исследования показали, что и в фоновых, и в загрязненных районах наблюдается достоверное увеличение рН коры при переходе от южной стороны деревьев к северной и при изменении угла наклона поверхности ствола — от отрицательных величин к положительным. Поскольку с увеличением рН субстрата повреждающее действие SO_2 на лишайники уменьшается (Türk, Wirth, 1975a; Нильсон, Мартин, 1982; Андерсон, Трешоу, 1988), то улучшение условий увлажнения опосредованно, через увеличение рН, приводит к большей устойчивости лишайникового покрова к действию SO_2 .

Среди прочих возможных причин, обуславливающих улучшение состояния лишайникового покрова с улучшением условий увлажнения на территориях, подверженных действию загрязнения, необходимо назвать следующие: 1) защищенность от действия загрязнителей снегом:

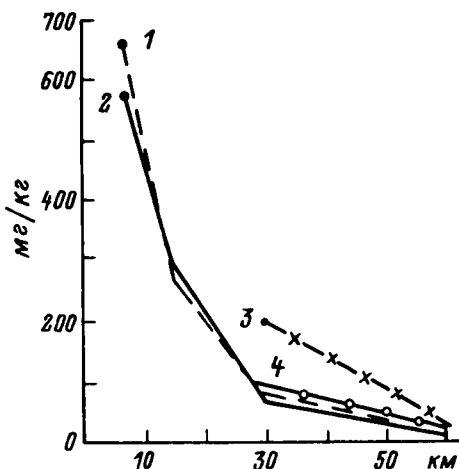


Рис. 41. Содержание никеля и меди в коре сосен и слоевищах лишайника *Hypogymnia physodes* на различном расстоянии от источника загрязнения.

Концентрация в коре сосен: 1 – Ni, 2 – Cu; концентрация в *H. physodes*: 3 – Ni, 4 – Cu. По оси абсцисс – расстояние от источника загрязнения, по оси ординат – концентрация.

в условиях Кольского полуострова лишайники у основания деревьев и на наклоненных стволах в зимнее время закрыты снегом в течение 6 мес (Научно-прикладной справочник по климату СССР, 1988); 2) одинаковая повреждаемость лишайников в различных местообитаниях в силу выровненности микроклиматических условий в приземных слоях воздуха, наблюдаемой во время температурных инверсий, поскольку именно в это время чаще всего отмечаются высокие концентрации SO_2 , повреждающие лишайники. В пользу этого свидетельствуют данные Ф. Батика (Batic, 1986), отмечавшего высокую степень совпадения территории температурных инверсий и зоны высокого повреждения лишайникового покрова вокруг г. Любляны. Однако в благоприятных условиях увлажнения лишайники имеют большие возможности для восстановления за счет более длительного периода жизнедеятельности.

Уже отмечалось, что лишайники исследуемого района подвергаются совместному действию двуокиси серы и тяжелых металлов (Ni, Cu). Возникает вопрос: какие загрязнители являются причиной их гибели? Е. Ниебоер с соавт. (Nieboer et al., 1972, 1978) показал, что лишайники, и в частности *Hypogymnia physodes*, могут переносить без ущерба для своей жизнедеятельности концентрации никеля и меди, в 100 раз превышающие фоновые и достигающие 500 мг/кг абсолютно сухой массы. На Кольском полуострове этот лишайник исчезает задолго до наступления критических для него величин содержания никеля и меди в слоевище (рис. 41). Лишь на более близких расстояниях к источнику загрязнения была бы возможна гибель *H. physodes* непосредственно от загрязнения Ni и Cu (примерно от 8 км и ближе). Сопоставление полученных результатов (табл. 51) с материалами по состоянию лишайников в районе

Т а б л и ц а 52

Распределение лишайников в зонах с различными концентрациями SO₂ на тополе бальзамическом (*Populus balsamifera*) (по: Le Blanc, Rao, 1975, с сокращениями)

Вид	Концентрация SO ₂ в воздухе, мг/кг				
	0.09	0.06—0.09	0.03—0.06	0.015—0.03	0.015
<i>Cladonia fimbriata</i>	—	—	—	—	+
<i>Lecidea nylanderii</i>	—	—	—	—	+
<i>Bryoria fuscescens</i> (<i>Alectoria nidulifera</i>)	—	—	—	+	+
<i>Parmelia septentrionalis</i>	—	—	—	+	+
<i>Usnea</i> sp.	—	—	—	+	+
<i>Physcia grisea</i>	—	—	+	+	+
<i>P. aioplia</i>	—	—	+	—	+
<i>Cetraria pinastri</i>	—	+	+	+	+
<i>C. sepincola</i>	—	+	+	+	+
<i>Cladonia coniocraea</i>	—	+	+	+	+
<i>Evernia mesomorpha</i>	—	+	+	+	+
<i>Hypogymnia physodes</i>	—	+	+	+	+
<i>Parmeliopsis ambigua</i>	—	+	—	+	+
<i>Bacidia chlorococca</i>	+	+	+	+	+
<i>Parmelia sulcata</i>	+	+	+	+	+

Примечание. „+“ — вид присутствует, „—“ — отсутствует.

Садбери (Канада), где расположены предприятия, вызывающие аналогичный тип загрязнения (табл. 52), показывает, что ситуация достаточно сходна. Разрушение лишайникового покрова возможно от содержания в воздухе только двуокиси серы, а присутствие примеси частиц никеля и меди лишь усугубляет ситуацию.

На основании флористического анализа (наличие видов в разных частях градиентного профиля) и геоботанического анализа (скорость изменения покрытия видов по мере приближения к источнику загрязнения) видовой состав эпифитных лишайников сосен в лесах Кольского полуострова был разделен на 4 группы: устойчивые, чувствительные, очень чувствительные и не переносящие загрязнения. Полный состав видов, входящих в ту или иную группу, указан в табл. 51. Ниже приведены некоторые особенности каждой из групп.

1. Устойчивые к загрязнению лишайники. В эту группу отнесены виды, покрытие которых под действием загрязнения (на расстоянии 30 км от источника) уменьшается менее чем в 10 раз (преимущественно в 3—5 раз), а также виды, которые встречаются на других субстратах на расстоянии 15 и 8 км от источника загрязнения и демонстрируют таким образом свою биологическую устойчивость к действию загрязнения. В эту группу входят собственно эпифитные лишайники: *Lecidea flexuosa*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Lecanora fuscescens* (в незагрязненных условиях это обильные виды) и ряд эпигейных представителей

родов *Cladonia* и *Cetraria* (в незагрязненных условиях это довольно редкие виды, встречающиеся преимущественно у основания деревьев).

2. Чувствительные к действию атмосферного загрязнения виды. К этой группе относятся виды, покрытие которых под действием загрязнения (на расстоянии 30 км от источника) уменьшается более чем в 10 раз: *Parmeliopsis aleurites*, *Hypogymnia physodes*, *Bryoria simplicior*, *Ochrolechia androgyna* и др., в фоновых условиях эти виды являются доминантами, а *Parmeliopsis aleurites* — один из основных видов, формирующих лишайниковый покров на стволах сосен. К этой группе отнесены также виды, не встречающиеся на стволах сосен в 30 км от комбината, но отмеченные здесь и на расстоянии 15 км на других субстратах.

3. Очень чувствительные к загрязнению лишайники. Виды этой группы не присутствуют на стволах сосен на расстоянии 30 км от комбината, но не сразу полностью выпадают из лишайниковой растительности и отмечены здесь на других субстратах. Это *Cetraria chlorophylla*, *C. sepincola*, *Bryoria fremontii*, *Mycoblastus sanguinarius* и др. В незагрязненных районах виды этой группы встречаются менее чем в 5 % описаний, но некоторые из них, например *Bryoria fuscescens*, принимают определенное участие в формировании лишайникового покрова в незагрязненных районах.

4. Не переносящие загрязнения лишайники. Это виды, которые под действием загрязнения (на расстоянии 30 км от источника) исчезают не только со стволов сосен, но и не встречаются на других субстратах (других видах деревьев, пнях, валеже и др.), полностью выходя из лишайниковой растительности. К ним относятся *Evernia mesomorpha*, *Platismatia glauca*, *Usnea hirta*, *Bryoria furcellata* и др. Эти виды в незагрязненных районах встречаются менее чем в 1 % описаний.

Для мониторинга состояния лишайниковой растительности вокруг источника загрязнения целесообразно использовать преимущественно виды 1-й и 2-й групп. Учет представителей 3-й и 4-й групп затруднителен из-за их редкой встречаемости и очень незначительного покрытия.

Данные по чувствительности видов лишайников вполне согласуются со сведениями, приводимыми другими авторами для этого района. Так, устойчивость к загрязнению *Parmeliopsis ambigua* и *P. hyperopta* в условиях района исследований отмечали З. Х. Аблаева (1978, 1981) и В. В. Крючков (1984). В последней работе указывается также чувствительность к загрязнению видов рода *Bryoria* (*Bryopogon*) и некоторых других родов лишайников.

Широко известно, что чувствительность тех или иных видов лишайников к одному и тому же загрязнителю неодинакова в различных географических регионах; эта ситуация в известной мере отражена в табл. 53, где приведены данные по оценке относительной токсифобности (чувствительности к загрязнению) ряда лишайников Австрии, Голландии и Норвегии. Существенные различия в чувствительности к SO₂ проявляет, например, лишайник *Parmelia sulcata*: на юге Канады он является одним из наиболее устойчивых видов (Le Blanc, Rao, 1972), а на севере Европы, по данным автора (табл. 51), относится к очень чувствительным. По исследованиям Э. Шюе (Skue, 1968), в Стокгольме одним из наиболее устойчивых к сернистому загрязнению видов является

Таблица 53

Сравнение индексов токсифобности лишайников Норвегии, Австрии и Голландии (по: De Sloover, Le Blanc, 1968, с сокращениями)

Вид	Норвегия	Австрия	Голландия
<i>Lecanora hageni</i>	1	1	—
<i>Lepraria incana</i>	—	3	2
<i>Lecanora conizaeoides</i>	—	5	2
<i>Parmelia sulcata</i>	4	5	5
<i>Physconia pulverulenta</i>	7	8	8
<i>Hypogymnia physodes</i>	3	8	6
<i>Xantoria parietina</i>	7	5	6
<i>Ramalina farinacea</i>	—	11	7
<i>Bryoria fuscescens (Alectoria nidulifera)</i>	8	9	12
<i>Usnea hirta</i>	—	9	—
<i>Parmeliopsis ambigua</i>	9	10	—
<i>Evernia prunastri</i>	11	9	8
<i>Pseudoevernia furfuracea</i>	11	9	9
<i>Platismatia glauca</i>	8	11	10
<i>Cetratia chlorophylla</i>	10	12	9
<i>Usnea florida</i>	—	10	12
<i>U. filipendula</i>	—	10	12

Примечание. Токсифобность (чувствительность к загрязнению) видов лишайников увеличивается в ряду от 1 до 12.

Hypocenomyce scalaris, представленный на 90% обследованных этим автором сосен (в условиях Кольского полуострова — очень чувствительный к загрязнению лишайник). В группе чувствительных видов у Э. Шюе одновременно присутствуют *Parmeliopsis hyperopta*, *P. aleurites* и *Parmelia sulcata* (на Кольском полуострове при загрязнении выбросами медно-никелевого комбината это соответственно устойчивый, чувствительный, очень чувствительный виды). Неодинаковая устойчивость отдельных видов лишайников и лишайникового покрова в целом к действию двуокиси серы отмечалась неоднократно (Le Blanc, Rao, 1975; Мартин, 1982; Трасс, 1985а, и др.). Наблюдаемые расхождения могут быть обусловлены географическими различиями исследуемых территорий, неодинаковыми условиями местообитания лишайников и различиями в составе сопутствующих загрязнителей.

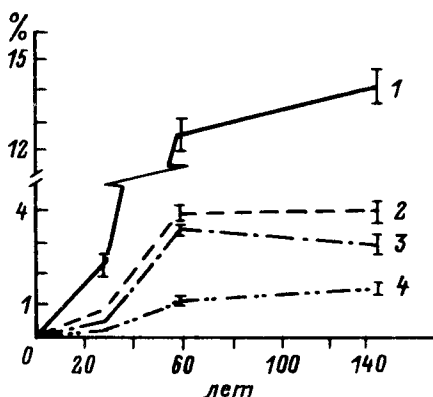
Приведенные примеры показывают, что необходимо дальнейшее накопление данных об устойчивости лишайников к тому или иному типу загрязнения в различных ботанико-географических районах мира.

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ЭПИФИТНОГО ЛИШАЙНИКОВОГО ПОКРОВА ПОСЛЕ ПРЕКРАЩЕНИЯ ВОЗДЕЙСТВИЯ АТМОСФЕРНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

В литературе практически нет данных о сроках восстановления лишайникового покрова на стволах деревьев после прекращения действия атмосферного загрязнения, имеются лишь неполные сведения

Рис. 42. Среднее суммарное проективное покрытие лишайников и покрытие конкретных видов на стволах деревьев, горевших определенное время назад.

1 – среднее суммарное проективное покрытие лишайников, 2 – *Parmeliopsis hyperopta*, 3 – *P. ambigua*, 4 – *P. aleurites*. По оси абсцисс – время после пожара, лет; по оси ординат – проективное покрытие, %.



(Henderson-Sellers, Seaward, 1979; Hafallner, Grill, 1980, 1981). При снижении уровня загрязнения возможно частичное восстановление эпифитного лишайникового покрова (Perkins, Millar, 1987).

В тех случаях, когда под воздействием атмосферного загрязнения погибли не только лишайники, но и древостои, новообразование лишайникового покрова будет протекать одновременно с восстановлением лесов, что потребует в зависимости от степени загрязнения почвенного блока 100–200 лет для районов, подобных исследуемому. В случаях, когда погибли только лишайники, а древостои сохранились, продолжительность процесса восстановления эпифитного лишайникового покрова будет, по-видимому, примерно такой же, как после низовых пожаров. Проведенное специальное исследование (Горшков, 1986) показывает, что в условиях Кольского полуострова период полного формирования эпифитного лишайникового покрова составляет примерно 60 лет (рис. 42). В более южных районах умеренного пояса время восстановления лишайникового покрова можно оценить примерно в 15–30 лет; об этом можно судить по скорости развития лишайниковой растительности на сосновых пнях (Daniels, 1983).

Глава 11

ВЛИЯНИЕ АТМОСФЕРНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА МОХОВОЙ ПОКРОВ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ¹

В начале XX столетия, в период активного перехода на отопление углем, впервые была отмечена высокая чувствительность бриофитов (особенно эпифитов) к загрязнению окислами серы (Buch, 1945). Детальное изучение распространения мхов² в окрестностях населенных

¹ Автор Е. Н. Андреева.

² Термином „мхи” здесь и далее обозначается совокупность печеночных, сфагновых и листостебельных мхов.

пунктов впервые провел Гильберт (Gilbert, 1968), который установил, что признаком угнетения листостебельных мхов при атмосферном загрязнении окислами серы является хлороз и что устойчивые виды (*Ceratodon purpureus*, *Bryum capillare*) содержат больше легко выщелачиваемой из тканей серы, чем чувствительные виды, не аккумулирующие ее. Мхи, имеющие небольшие размеры (виды родов *Ceratodon*, *Dicranella*, *Pohlia*), обесцвечиваются целиком, начиная с верхушки побега, а крупные (виды родов *Mnium* и *Polytrichum*) начинают отмирать с кончика листьев, при этом цвет отмершей части может меняться от бледно-зеленого до красно-коричневого (Hackmesser, 1980). В результате лабораторных исследований были определены пределы чувствительности; оказалось, что бриофиты крайне чувствительны уже к низким концентрациям двуокиси серы (Bell, 1973). При последующем увеличении ее концентраций имеет место лишь незначительное дальнейшее снижение уровня фотосинтеза (Türk, Wirth, 1975a).

Изучение динамики мохового покрова под влиянием атмосферного загрязнения окислами серы с сопутствующими им химическими продуктами выбросов металлургического комбината проводилось в сосновых и еловых лесах Мурманской обл. на 13 пробных площадях (4 — в еловых и 9 — в сосновых лесах), заложенных на различном удалении от источника загрязнения. Сбор мхов осуществлялся по биотопам. При этом оказалось, что на одной пробной площади каждый из выделенных мною биотопов повторяется в среднем 8—15 раз, хотя не все 11 вариантов биотопов обязательно присутствуют на каждой пробной площади. Было установлено, что контрастные условия обитания в лесных сообществах определяет тип субстрата (органический или неорганический), характеризующий как кислотность, так и влагоемкость среды. Решающим экологическим фактором является влажность субстрата, которая часто находится в обратной корреляции с освещенностью. Микроклимат биотопов бриосинузий определяется как фитоценоотическими (полнота древостоя, степень охвоенности, внекрупное или подкрупное расположение, сомкнутость травяно-кустарничкового яруса), так и экологическими факторами (количество и химическая форма загрязнителей). В случае полной деградации лесных экосистем биотопы мхов совпадают с их экотопами.

Среди биотопов мхов северотаежных лесов мною выделено 11 типов: 1 — валуны, покрытые тонким слоем почвенных частиц; 2 — комли (основания живых деревьев); 3 — пни и упавшие стволы; 4 — помет животных; 5 — „ловушки” мелкозема (углубления под валунами и в скальных трещинах); 6 — сильно уплотненная поверхность почвы (тропинки); 7 — открытые пятна лесной подстилки; 8 — микроповышения (бугры различного происхождения); 9 — микропонижения (часто обводненные); 10 — пятна минерального грунта; 11 — дерновинки листостебельных мхов (только для печеночников).

При использовании мхов в качестве индикаторов необходимо учитывать особенности местообитания, так как они могут изменить токсичность загрязняющих веществ (Gilbert, 1968, 1970a, 1970b). Гильберт (Gilbert, 1970b) подчеркивал также важность таких показателей, как видовой состав мхов, их жизненные формы, проективное покрытие,

обилие, наличие спорносящих особей. Значительной буферной способностью обладает гнилая древесина (Coker, 1967). Органический субстрат химически закрепляет тяжелые металлы, кроме того, все неорганические формы никеля при малой концентрации стимулируют или по крайней мере не уменьшают ростовые процессы (Lepp, Hockenhull, 1983).

Долгое время мхи рассматривали как единую жизненную форму, причем понятия „жизненная форма” и „форма роста” у них не разделяли (Warming, 1909; Raunkiaer, 1934, и др.). Первая классификация форм роста мхов была разработана Г. Мейзелем (Meusel, 1935), который взял за основу морфологическую характеристику отдельного побега. Значительным вкладом в развитие представлений о жизненной форме мхов являются работы Гимингема и его соавторов (Gimingham, Robertson, 1950; Gimingham, Birse, 1957), которыми предложена классификация форм роста группы особей (моховых дерновинки) с выделением пяти типов форм роста: подушки (cushions), дерновинки (turfs), дендроидный тип (dendroids), „ковры” (carpets), сплетения (wefts). Эта классификация получила широкое признание и в дальнейшем была использована и усовершенствована рядом авторов. Большинство исследователей под формой роста мхов подразумевают форму роста не отдельного побега, а их совокупности, отмечая при этом тесную связь между формами роста и условиями обитания (влажностью субстрата и типом почвы) (Birse, 1958a, 1958b; Gimingham, Brynard, 1959; Улична, 1970; Proctor, 1979; Schofield, 1981; Longton, 1982; Малышева, 1986; Вильде, 1986; Richards, 1988).

Понятия „жизненная форма” и „форма роста” у мхов впервые разделяются в работах Мэгдефрау (Mägdefrau, 1969, 1982), который понимает жизненную форму мхов как форму роста группы особей, обусловленную факторами окружающей среды в процессе онтогенеза. Однако все предложенные определения жизненной формы и формы роста (в смысле жизненной формы) являются узкоморфологическими. При этом окружающая среда рассматривается лишь как фон для определенной жизненной формы, а анатомо-морфологические признаки, находящиеся в тесной связи с условиями обитания (степень опушенности, развитие ризоидного войлока, толщина клеточной сети, наличие проводящих элементов и др.), вообще остаются без внимания. Не учитываются также биологические (тип жизненного цикла), ценогические (плотность дерновинки) и физиологические особенности (способность переносить обезвоживание и проч.).

Совершенно иначе подходит к трактовке этого понятия И. Г. Серебряков (1962), согласно которому жизненная форма есть результат исторически возникшего приспособления растений к определенным почвенно-экологическим и ценогическим условиям. При этом он подчеркивает первостепенное значение в формировании жизненной формы приспособления к факторам окружающей среды, которое выражается в изменении общего облика (габитуса) группы особей в процессе онтогенеза. Среда действует на форму через изменение жизнедеятельности организма и особенно через изменение интенсивности и направления роста, а также длительности жизни его вегетативных органов.

Я считаю, что определение жизненной формы мхов должно охватывать как форму роста одиночных стеблей, так и форму совместного их роста [например, плотность моховой дерновинки, которая, как экспериментально доказал Р. Вильде (1984), способна регулировать содержание влаги в ней]. Жизненную форму мхов необходимо рассматривать как систему взаимосвязанных особей, которая способна преобразовывать и подчинять окружающую среду своим потребностям. При таком подходе именно жизненная форма определяет средообразующую способность мохового покрова и соответственно имеет различную устойчивость к атмосферному загрязнению. Поэтому выделение предлагаемых мною типов жизненных форм мхов северотаежных лесов (табл. 54) основано на совокупности признаков: внешнего облика (габитуса), формы роста,¹ типа жизненного цикла, эколого-анатомических особенностей, занимаемого биотопа.

Еще Г. Бух (Buch, 1945) предположил, что угнетение отдельных видов мхов при атмосферном загрязнении зависит от их анатомо-морфологической структуры, которая определяет способ поглощения воды у различных групп. Позднее Г. Гахемессер (Hackemesser, 1980) экспериментально доказал, что эктогидридные виды (*Brachythecium rutabulum*) менее чувствительны к загрязнению двуокисью серы, чем эндогидридные (*Plagiomnium undulatum* и *Polytrichum commune*). Характер поглощения тяжелых металлов также находится в прямой зависимости от анатомо-морфологических особенностей мхов. Наиболее низкое значение катионного обмена установлено у эндогидридного мха *P. commune*. Многие авторы (Rejment-Grochowska, 1976; Folkesson, 1981; Парибок и др., 1985) отмечают, что у представителей рода *Polytrichum* (у видов этого рода наиболее развиты проводящие элементы) оказывается наименьшее содержание тяжелых металлов.

По количеству необходимой для жизненных процессов влаги и способности к обезвоживанию мхи можно подразделить на пойкилогигрофиты, пойкиломезофиты и пойкилоксерофиты (Генкель, Левина, 1976). В отличие от первых двух групп пойкилоксерофиты способны без повреждения выносить сильное обезвоживание (криптобиоз) за счет гелификации цитоплазмы. При частичном обезвоживании, когда резко возрастает осмотическое давление, происходит снижение абсорбции газов, в том числе и SO_2 , но одновременно в результате гелификации наблюдается увеличение концентрации всех веществ в цитоплазме (а значит, и двуокиси серы), что снижает устойчивость мхов к этому фактору (Winner, Koch, 1982). У эктогидридных видов в период засухи соли тяжелых металлов могут выделяться в форме кристаллов, в то время как у эндогидридных видов они концентрируются в наиболее старых частях побегов (Shimwell, Laurie, 1972; Huckabee, 1973). Большая часть катионов тяжелых металлов проникает пассивно путем ионообменного процесса. Никель и медь активно замещают калий в измененных межклеточниках (Brown, House, 1978). Отмечено также (Brown, Bates, 1972; Gullvåg et al., 1974), что у мхов, имеющих толстостенные клетки

¹ Названия форм роста взяты из работы К. Мэгдефрау (Mägdefrau, 1982).

Таблица 54

Жизненные формы мхов северотаежной зоны

Жизненная форма	Габитус дерновинок	Преимущественная форма роста	Эколого-анатомическое строение	Тип жизненного цикла	№ биотопа	Эколого-фитоценоотические особенности
Листостебельные мхи						
Подушко-видная	Куполообразные, плотные, с возрастом многовершинные; выс. 3–30 см, диам. 0.5–1.5 (3) м	Высокодерновинная (tall turfs)	Пойкиломезофиты	Полный	7, 8	Способствует сохранению влаги
Плтевидная	Уп্লощенные, рыхлые, размеры ограничены экотопом	Сплетения (wefts)	То же	”	2, 5	Обеспечивает тесную связь с экотопом
Перинная	Мощные, плотные; выс. 5–25 см, диам. 1–20 м	Деревцевидная (dendroids), высокодерновинная	Пойкилогигрофиты	”	2, 9	Необходимый компонент лесных экосистем
Плюшевая	Ровные, плотные; выс. 0.5–5 см, площадь ограничена экотопом	Короткодерновинная (short turfs), ковровая (mats)	То же	”	1, 2, 4	Сильная зависимость от биотопа
Щеткообразная	Сильно разреженные; выс. 0.5–3 (5) см, диам. 0.03–5 м	Короткодерновинная	Пойкилоксерофиты	Укороченный; полный с доминированием спорофита	3, 6, 10	Существует за счет тесного контакта с экотопом
Губчатая	Полусферические, рыхлые; выс. 0.5–1.5 см, диам. 0.05–1.5 м	Подушечная (cushions)	То же	Полный	1	Способствует быстрому обезвоживанию (поглощению влаги)

Таблица 54 (продолжение)

Жизненная форма	Габитус дерновинок	Преимущественная форма роста	Эколого-анатомическое строение	Тип жизненного цикла	№ биотопа	Эколого-фитоценотические особенности
Печеночные мхи						
Войлочная	Уплощенные, плотные; выс. 0.5 (5) см, диам. 10 (50) см	Сплетения (wefts)	Пойкиломезофиты	Полный; укороченный	5	Обеспечивает тесную связь с биотопом
Перинообразная	Пышные, рыхлые; выс. 2–10 см, диам. 1–5 м	Высокодерновинная (tall turfs)	То же	То же	7, 9	Необходимый компонент северотаежных экосистем
Шнуровидная	Сильно разреженные, между стебельками листостебельных мхов	То же	Пойкилогигрофиты	Укороченный	11	Обеспечивает целостность дерновинок
Паутинная	Плоские, ажурные; диам. 2–20 см	Ковровая (mats)	То же	”	3, 10	Активно захватывает свободную территорию
Губчатовидная	Полусферические, рыхлые; выс. 2–20 см, диам. 2–50 см	Высокодерновинная	Пойкилоксерофиты	Полный	1	Способствует быстрому обезвоживанию
Корковая	Плоские, плотные; диам. 0.5–1.5 м	Короткодерновинная (short turfs)	То же	Полный с доминированием спорофита	1, 6, 8, 10	Существует за счет тесного контакта с экотопом

(*Grimmia doniana*, *Hylocomium splendens*), не наблюдается проникновения тяжелых металлов в цитоплазму. При попадании тяжелых металлов внутрь клетки они накапливаются либо в пиноцитных пузырьках, либо в ядерной мембране и в ядре в виде металлобелкового комплекса у *Rhytidiadelphus squarrosus* (Skaar et al., 1973). Такой механизм концентрации диффузионных ионов тяжелых металлов снижает их уровень в цитоплазме, тем самым предохраняя от поражения митохондрии и другие чувствительные органеллы.

Выделенные П. А. Генкелем и В. В. Левиной (1976) экологические группы мхов имеют следующие эколого-анатомические признаки (I — для листостебельных и II — для печеночных мхов) — пойкиломезофиты: I — эндо- и эктогидридные виды, характеризующиеся хорошо развитыми структурами, обеспечивающими внешнее капиллярное поднятие воды (обильный ризоидный войлок, желобчатая форма листа, различные кутикулярные структуры листа и стебля); наличием мощной жилки и краевых клеток листа (каймы), способствующих быстрому продвижению воды в листе; II — преимущественно миксогидридные виды со средне облиственными стеблями (проводящие элементы образованы узкими и толстостенными клетками; обильные ризоиды на брюшной части побега обеспечивают тесную связь с субстратом; кутикула слабо шероховатая до гладкой); пойкилогрофиты: I — преимущественно эктогидридные виды (стебель часто с гиалодермисом; листья с ушковидным основанием; кутикула, как правило, отсутствует); II — миксо- и эктогидридные виды (стебель рыхло облиственный, часто с гиалодермисом, ризоиды развиты умеренно; клетки тонкостенные, кутикула более или менее гладкая); пойкилоксерофиты: I — эктогидридные виды (стебель часто с корой, обычны парафиллии; листья более или менее складчатые, со слабой жилкой или без жилки; верхушка листа часто с гиалиновым волоском; клетки преимущественно толстостенные; кутикулярные структуры листа и стебля хорошо развиты); II — эктогидридные виды (стебель густо облиственный, ризоиды слабо развиты или отсутствуют; листья часто с каймой из обесцвеченных клеток, сильно складчатые или желобчато вогнутые; кутикула грубошероховатая до сосочковой).

Основной чертой онтогенеза мхов является сочетание в их жизненном цикле двух фаз развития: гаплоидной (гаметофит) и диплоидной (спорофит), которые морфологически, цитологически и биологически неравновалены. Внешнее своеобразие и особенности развития каждой из них основаны на различиях в обмене веществ, питании и в избирательной способности по отношению к окружающей среде. Для образования спорогонов требуются определенные экологические условия, поэтому изменение частоты встречаемости спорогонов служит показателем отклонения от нормальных условий обитания. Исходя из этого, я предлагаю ввести индекс спороношения (I_s), т. е. отношение числа спороносящих видов к общему числу видов:

$$I_s = \frac{S}{n},$$

где S — число видов со спорогонами, n — общее число видов.

Таблица 55

Изменение индекса спороношения (I_s) по зонам загрязнения

Тип экосистемы	Зона загрязнения			
	0	I	II	III
Лишайниково-зеленомошные сосняки	0.45	0.17	0.19	0.25
Зеленомошные ельники	0.25	—	0.04	0.32

Действительно, в зонах повреждения (I) и разрушения (II) экосистем индекс спороношения (I_s) в 3–5 раз меньше, чем в зоне ненарушенных экосистем (0 зона). Установлено, что атмосферное загрязнение вызывает изменение репродуктивного механизма мхов. Загрязнение окислами серы блокирует самую чувствительную стадию развития мхов — протонему, которая не способна развиваться при уровне загрязнения, который практически не влияет на зрелый гаметофит (Nash, Nash, 1974). В зоне полной деградации экосистем (III) индекс спороношения в сосняках приближается к значению индекса зоны 0, а в еловых экосистемах даже превышает его. Высокое значение индекса спороношения в III зоне объясняется наличием спорогонов у видов, которые, как правило, не характерны для лесных сообществ. Отмечается в то же время, что хелатная форма тяжелых металлов стимулирует образование антеридиев (у *Bryum argenteum*) в большей степени, чем образование архегониев. Сульфат меди (CuSO_4) подавляет образование антеридиев у этого вида при концентрации меди больше 0.2 ppm, архегониев — при концентрации меди больше 0.5 ppm (Bhatla, Chopra, 1983). Новые условия обитания мхов, возникшие в результате полной деградации лесных экосистем, способствуют увеличению числа спорогонов — до 100 штук на 10 см^2 (Андреева, 1982), в то время как для фоновых лесных участков плотность спороношения не превышает 1–5 спорогонов на 10 см^2 . Для II и III зон отмечены деформированные спорофиты: уменьшение зобика коробочки до полного его отсутствия у *Dicranella cerviculata* (рис. 43, 1, 2), деформация урночки и крышечки коробочки спорогонов у *Pohlia nutans* (рис. 43, 3–5).

Скачкообразный характер изменений индексов спороношения мхов в лесных экосистемах, подверженных атмосферному загрязнению выбросами предприятий цветной металлургии, — качественная реакция видового состава мохового покрова пробных площадей (табл. 55).

Наряду с полным жизненным циклом, состоящим из чередования доминирующего многолетнего гаметофита и зависимого от него короткоживущего спорофита, существует укороченный жизненный цикл, когда диплоидная фаза отсутствует (Федык и др., 1981). Такая особенность к переключению на различные пути развития дает возможность гибкого приспособления к изменяющейся среде. Так, например, в I зоне загрязнения обнаружены образцы *Orthocaulis floerkei* с многочисленными выводковыми почками, тогда как в фоновых условиях выводковые

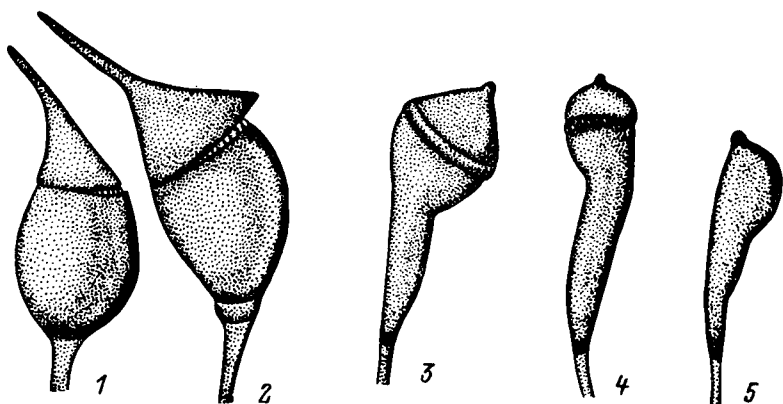


Рис. 43. Деформация спорофитов *Dicranella cerviculata* (1, 2) и *Pohlia nutans* (3–5). 1 – шейка коробочки с отсутствующим зобиком, $\times 32$; 2 – шейка коробочки со слабо выраженным зобиком, $\times 32$; 3 – деформированная урночка с нормально развитой крышечкой, $\times 15$; 4 – деформированная урночка с недоразвитой крышечкой, $\times 15$; 5 – коробочка спорогона без дифференциации на урночку и крышечку, $\times 15$.

почки у этого вида образуются чрезвычайно редко (Шляков, Константинова, 1982).

В результате проведенных многолетних исследований в районе с высоким уровнем загрязнения мне удалось установить, что существует также третий тип жизненного цикла мхов. В зоне полной деградации лесных экосистем обнаружено массовое образование спорогонов на сильно угнетенных гаметофитах. Хотя здесь имеется полный жизненный цикл, доминирующую роль играет уже не гаметофит, а спорофит. Отмечено недоразвитие влагалищной части листа у *Dicranella cerviculata*. Обильное образование спорогонов на ослабленных гаметофитах приводит к гибели мха. Типичная картина некроза листа была отмечена у наиболее распространенного в зоне полной деградации экосистемы (III) печеночника *Nardia geoscyphus*. Наиболее пораженные участки листа – это краевая зона, где сохраняются только утолщенные стенки клеток (рис. 44), в месте контакта живых и мертвых клеток хорошо просматривается полоса плазмолиза клеток. Интересно отметить, что если в 0 и I зонах для мхов характерен полный жизненный цикл, то во II и особенно в III зонах у ряда мхов чередование поколений либо отсутствует, либо имеется жизненный цикл с доминированием спорофита.

Описания мохового покрова проводили методом синузий в понимании Т. Липпмаа и Х. Х. Трасса, которые полагают, что синузии следует выделять на основании жизненных форм характерных видов, приуроченных к одному экотопу, но имеющих разную степень доминантности (Липпмаа, 1938; Трасс, 1968а). Ведущую роль в сложении мохового покрова северотаежных лесов играют синузии перинной и подушковидной жизненных форм, занимающие огромные пространства и являющиеся необходимыми компонентами северотаежных экосистем. Наиболее

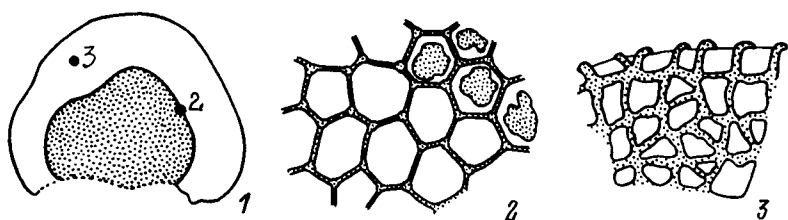


Рис. 44. Некроз края листа *Nardia geoscyphus*.

1 — общий вид пораженного листа, $\times 37$; 2 — плазмолиз клеток на границе живых клеток листа, $\times 240$; 3 — мертвые клетки края листа, $\times 240$.

уязвимыми оказались одно- и маловидовые бриосинузии перинной и перинообразной жизненных форм, характеризующиеся крупными размерами и являющиеся показателями ненарушенных экосистем (зона 0). В условиях атмосферного загрязнения внешне сходные жизненные формы по-разному реагируют на стресс. Жизненная форма „подушка” (Mägdefrau, 1982), по моим наблюдениям, четко разделяется по своему эколого-ценотическому значению на два типа: подушковидную и губчатую.

Первый тип жизненной формы образуется, как правило, в более или менее увлажненных биотопах и благодаря плотному расположению стебельков мхов обеспечивает капиллярный подток влаги. Характер изменений видового состава синузий подушковидных жизненных форм под воздействием промышленного загрязнения как в ельниках (синузия *Dicranum majus* — *Polytrichum commune* — *Sphagnum russowii*), так и в сосняках (синузия *Dicranum affine* — *Polytrichum strictum* — *Orthocaulis atlanticus*) чрезвычайно схож. Видовой состав синузий подушковидной жизненной формы в сосняках и в ельниках в зоне 0 различен, но в обоих случаях небольшой — 5–6 видов (табл. 56). Число видов мхов, образующих синузию подушковидной жизненной формы в сосняках I зоны, составляет уже 13. Во II зоне синузия становится не только многовидовой, но и полидоминантной и уже не зависит от занимаемых экотопов; происходит стирание границ между различными бриосинузиями, так как при ухудшении экологических условий снижается конкуренция со стороны доминантов всего сообщества (Норин, 1979). Число общих видов мхов этой синузии в сосняках и ельниках II зоны достигает 14, причем общими являются виды с широкой экологической амплитудой, большинство из которых образует техногенные группировки других жизненных форм в III зоне. Собственно синузия подушковидной жизненной формы в III зоне отсутствует.

Чрезвычайно рыхлое расположение стебельков у губчатой жизненной формы в одних случаях способствует быстрому поглощению воды, а в других, наоборот, обеспечивает обезвоживание до состояния криптобиоза, при котором легче переносятся неблагоприятные условия. Синузии губчатой жизненной формы *Racomitrium microcarpon* — *Andreaea rupestris* приурочены к валунам и скальным выходам в сосняках (табл. 57).

Таблица 56

Изменение видового состава эпигейных синузий подушковидной
жизненной формы *Dicranum majus* – *Polytrichum commune* – *Sphagnum russowii*
в ельниках и *Dicranum affine* – *Polytrichum strictum* – *Orthocaulis atlanticus*

Вид	Тип леса				
	зеленомошные ельники		лишайниково-зеленомошные сосняки		
	Зона				
	0	II	0	I	II
<i>Blepharostoma trichophyllum</i>	–	–	–	–	+
<i>Plilidium ciliare</i>	–	–	+	–	+
<i>Calypogeia integristipula</i>	–	+	–	–	+
<i>C. muelleriana</i>	–	+	–	–	+
<i>C. neesiana</i>	–	–	–	–	+
<i>Cephalozia bicuspidata</i>	–	+	–	+	+
<i>C. leucantha</i>	+	–	–	+	+
<i>C. pleniceps</i>	–	+	–	–	–
<i>Odontoschisma elongatum</i>	–	–	–	–	+
<i>Cephaloziella subdentata</i>	–	–	–	+	+
<i>Harpanthus flotovianus</i>	–	+	–	–	+
<i>Orthocaulis atlanticus</i>	–	–	+	+	+
<i>O. binsteadii</i>	+	–	–	–	+
<i>O. floerkei</i>	–	+	–	+	–
<i>O. kunzeanus</i>	–	+	–	+	+
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>	–	+	–	–	+
<i>Lophozia groenlandica</i>	–	–	–	–	+
<i>L. sudetica</i>	–	+	–	–	+
<i>Gymnocolea inflata</i>	–	+	–	–	+
<i>Tritomaria quinquedentata</i>	–	+	–	–	+
<i>Sphenolobus minutus</i>	–	+	–	–	+
<i>Scapania irriqua</i>	–	+	–	–	+
<i>Mylia anomala</i>	–	–	–	–	+
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	–	+	–	+	+
<i>S. russowii</i>	+	+	–	–	+
<i>Polytrichum commune</i>	–	+	–	+	+
<i>P. juniperinum</i>	+	–	–	–	+
<i>P. strictum</i>	–	–	+	+	+
<i>Ceratodon purpureus</i>	–	–	–	–	+
<i>Dicranum affine</i>	–	–	+	+	+
<i>D. congestum</i>	–	–	–	+	+
<i>D. majus</i>	+	+	–	–	+
<i>D. polysetum</i>	–	–	–	–	+
<i>D. scoparium</i>	–	–	–	+	+
<i>Pohlia nutans</i>	–	–	+	–	+
<i>Sanionia uncinata</i>	–	–	–	–	+
<i>Pleurozium schreberi</i>	–	–	–	–	+
<i>Hylocomium splendens</i>	–	–	–	–	+

Примечание. Здесь и в табл. 57 «+» – вид присутствует, «–» – отсутствует.

Таблица 57

Изменение видового состава эпилитной синузии губчатой жизненной формы
Racomitrium microcarpon – *Andreaea rupestris*
 в лишайниково-зеленомошных сосняках

Вид	Зона			
	0	I	II	III
<i>Ptilidium ciliare</i>	—	+	—	—
<i>Tetralophozia setiformis</i>	—	+	+	—
<i>Sphenobolus minutus</i>	—	—	—	+
<i>Gymnomitrium concinnatum</i>	—	—	—	+
<i>Andreaea rupestris</i>	+	+	+	—
<i>A. rupestris</i> var. <i>alpestris</i>	—	—	—	+
<i>Polytrichum juniperinum</i>	—	+	—	—
<i>Ceratodon purpureus</i>	—	+	—	—
<i>Cynodontium strumiferum</i>	—	—	—	+
<i>Dicranoweisia crispula</i>	—	—	—	+
<i>Racomitrium microcarpon</i>	—	+	+	+

Синузии этой жизненной формы наименее зависимы от влияния фитоценоза, в состав которого они входят, поэтому видовой состав их сильно зависит от состояния окружающей среды. Так, в зоне 0 эта жизненная форма представлена одновидовой небольших размеров ($2 \times 3 \text{ см}^2$) синузией *Andreaea rupestris*, являющейся, однако, постоянным компонентом сосняков беломошников.

В зоне I эта же жизненная форма представлена многовидовой синузией, причем именно в этой зоне в ее состав входит максимально большое число видов мхов. Среди них есть виды как с широкой экологической амплитудой — виды нарушенных местообитаний: *Polytrichum juniperinum* и *Ceratodon purpureus*, так и менее конкурентоспособные виды тундрового пояса: *Ptilidium ciliare*, *Tetralophozia setiformis*, *Cynodontium strumiferum*. В зоне I эпилитные синузии обычны, но встречаются только в подкروновых пространствах, хотя размеры их достигают $10 \times 15 (30) \text{ см}^2$.

В зоне II происходит сокращение числа видов за счет выпадения видов с широкой экологической амплитудой и одновременное сокращение размеров синузий по сравнению с зоной I (до $5 \times 10 \text{ см}^2$), при этом сами синузии могут развиваться как под кронами, так и вне их.

Для зоны III характерны конкурентно слабые типичные виды тундрового пояса, отсутствующие в лесных экосистемах. Синузии сильно угнетены, имеют небольшие размеры ($2 \times 4 \text{ см}^2$) и встречаются довольно редко.

Таким образом, динамика видового состава бриосинузий при промышленном стрессе зависит не только от увеличения концентрации промышленных выбросов, но и в не меньшей степени от фитоценологических факторов.

До начала действия комбината „Североникель” (Боброва, Качурин, 1936) пологие сухие склоны возвышенностей, находящиеся сейчас

в III зоне, занимали еловые редколесья с воронично-черничным покровом, имевшие кочковатый микрорельеф с пышно развитым моховым ковром (*Ptilidium ciliare*, *Barbilophozia lycopodioides*, *Dicranum affine*, *D. scoparium*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*). На плоских всхолмлениях были широко развиты лишайниковые боры с преобладанием таких мхов, как *Polytrichum juniperinum*, *P. strictum*, *Dicranum congestum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Tetraplodon mnioides*, *Climacium dendroides*. В настоящее время в этой зоне нет сплошного мохового покрова и практически отсутствуют лишайники. Почва здесь сохраняется в относительно нетронутом состоянии только под куртинами сильно поврежденных деревьев (сосен и ив). На поверхности обнаженных грунтов формируется техногенный слой, содержащий большое количество тяжелых металлов и серы, причем накопление соединений никеля и меди возрастает в сотни раз по сравнению с фоном.

Многие виды мхов являются металлоустойчивыми и способны расти на минерализованных субстратах, выдерживая токсичное влияние никеля, меди и других тяжелых элементов. Высокая степень устойчивости характерна для группы „медных” мхов, представители которой часто растут на субстратах, где металлы находятся в виде сульфатных соединений. Распространению металлоустойчивых мхов способствует не только их особый химизм, но и угнетенное состояние доминирующих видов.

Бриосинузии в III зоне образованы мхами с широкой экологической амплитудой (*Cephalozia bicuspidata*, *Pohlia nutans*), а также металлоустойчивыми видами, экологически близкими к группе „медных” мхов и состоящими из представителей тех же родов (*Gymnocolea inflata*, *Nardia geoscyphus*, *Solenostoma confertissimum*). Многие виды III зоны — это обычные виды тундрового зонального пояса Чуна- и Монче-тундры, приуроченные к выходам ультраосновных пород: *Blepharostoma trichophyllum*, *Anthelia juratzkana*, *Cephalozia ambigua*, *Odontoschisma elongatum*, *Tritomaria quinquedentata*, *Diplophyllum taxifolium*, *Sanionia uncinata*. Широко распространенная в тундровом поясе синузия войлочной жизненной формы *Anthelia juratzkana* — *Gymnomitrium concinnatum* формируется на плоских вершинах гор Чуна-тундры под защитой мощных останцов и крупных эрратических валунов, а также на песчаных откосах и пляжах высокогорных озерков при слабо выраженном стоке; размеры синузии достигают 4–5 м². Синузии губчатой жизненной формы (*Rogonatum dentatum*, *Polytrichum hyperboreum* и *Racomitrium microcarpon*) характерны для кустарничково-лишайниковых тундр; эти синузии имеют небольшие размеры (10–60 см в диаметре) и обычно развиваются на сухих сильно обдуваемых каменистых вершинах небольших гор с отдельными скоплениями мелкозема по микропонижениям.

В условиях зарастания нарушенных биотопов бриосинузии уже не являются компонентами биоценозов, а образуют самостоятельные бриоценозы. В таких ценозах можно выявить несколько ярусов, составленных разными бриосинузиями. К характерным видам биотопов, формирующихся в результате различных нарушений в лесных экосистемах (ветровалы, пожары и т. д.), относятся виды рода *Polytrichum*, *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica* и др. (Пушкина, 1960). Для пятен

минерального грунта, образующихся в результате частых ветровалов в зоне 0, особенно характерны политриховые сообщества, где синузия щеткообразной жизненной формы (*Polytrichum piliferum*) составляет I ярус бриоценоза, а II ярус образован синузией корковой жизненной формы — *Isopaches bicrenatus*. Для II зоны на обнаженных пятнах минерального грунта кроме политриховых сообществ характерны бриоценозы, где I ярус составлен синузией щеткообразной жизненной формы *Dicranella cerviculata*, а II ярус — синузией корковой жизненной формы *Calypogeia integristipula*. В III зоне широко распространены оба типа бриоценозов. При этом в политриховом сообществе I ярус образован *Polytrichum hyperboreum*, а не *P. piliferum*.

В результате полной деградации лесных экосистем (зона III) моховой покров существует в виде не контактирующих друг с другом мелких бриосинузий (терпимых и устойчивых к атмосферному загрязнению) щеткообразной (*Polytrichum hyperboreum*, *Dicranella cerviculata*), войлочной (*Nardia geoscyphus*, *Gymnocolea inflata*), паутинной (*Lophozia sudetica*, *Solenostoma confertissimum*) и корковой (*Isopaches bicrenatus*, *Cephalozia bicuspidata*) жизненных форм. Такая лабильность жизненных форм мхов в лесных экосистемах, обусловленная изменением окружающей среды, обеспечивает приспособление синузий мохового покрова к широкому диапазону воздействия атмосферного загрязнения.

ЛИТЕРАТУРА

Аблаева З. Х. Промышленное загрязнение и распространение лишайников в Мончегорском районе // Лихеноиндикация состояния окружающей среды. Таллинн, 1978. С. 129–132.

Аблаева З. Х. Лихеноиндикационное картирование Лапландского заповедника // Природа Севера и ее охрана. Мурманск, 1981. С. 38–43.

Айдиян Р. Х. Содержание и формы соединений серы в различных почвах СССР и ее значение в обмене веществ между почвой и растением // Агрохимия. 1964. № 10. С. 3–16.

Алексеев В. А. Световой режим леса. Л., 1975. 227 с.

Алексеев В. А. Особенности описания древостоев в условиях атмосферного загрязнения // Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Таллинн, 1982. Ч. 1. С. 97–115.

Алексеев В. А. Атмосферное загрязнение и оценка состояния деревьев и древостоев // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду: Тез. докл. Пушино, 1984. С. 7–8.

Алексеев В. А. Содержание воды в хвое сосны и ели зимой и тенденции его изменения при атмосферном загрязнении // Экологические и физиолого-биохимические аспекты антропоустойчивости растений. Ч. 1. Таллинн, 1986. С. 38–40.

Алексеев В. А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.

Алексеев В. А., Дочинжер Л. С. Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение // Лесоведение. 1981. № 5. С. 64–71.

Алексеев В. А., Лянгузова И. В., Ярмишко В. Т. Влияние снегового покрова на выживание молодых деревьев сосны обыкновенной при атмосферном загрязнении // Экологические и физиолого-биохимические аспекты антропоустойчивости растений. Ч. 1. Таллинн, 1986. С. 41–43.

Алексеев В. А., Рак Л. Д. Признаки ослабления деревьев ели под влиянием атмосферного загрязнения // Лесоведение. 1985. № 5. С. 37–43.

Алешин Е. П., Пономарев А. А. Физиология растений. М., 1979. 264 с.

Алешукин Л. В. К вопросу о содержании меди в органическом веществе почв подзолистого типа // Учен. зап. Моск. пед. ин-та. 1968. № 302. С. 11–17.

Андерсон Ф. К., Трешоу М. Реакция лишайников на атмосферное загрязнение // Загрязнение воздуха и жизнь растений. Л., 1988. С. 295–326.

Андреева Е. Н. Распространение мохообразных в сосновых лесах Мурманской области при атмосферном загрязнении // Взаимодействие между лесными экосистемами и атмосферными загрязнителями: Тез. докл. I Сов.-амер. симпозиум по проекту 02.03-21. Таллинн, 1982. С. 111–113.

Антипов В. Г. Влияние сернистого ангидрида на генеративные органы древесных растений // Растительность и промышленные загрязнения: Охрана природы на Урале. Свердловск, 1970. Вып. 7. С. 31–35.

Антипов В. Г. Устойчивость древесных растений к промышленным газам. Минск, 1979. 215 с.

Арнаутова А. И., Сергейчик С. А., Паршикова Т. А., Ходасевич Э. В. Влияние промышленных эмиссий на ультраструктуру хлоропластов древесных растений //

Тез. докл. II Респ. науч.-техн. конф. по применению электрон. микроскопии в науке и технике. Минск, 1987. С. 32–34.

Базилевич Н. И., Вилкова Л. П., Тарко А. М. Модель биосферных процессов с учетом пространственного распределения наземных экосистем // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1982. Т. 5. С. 181–199.

Барахтенова Л. А. Влияние сернистого газа на фотосинтетический метаболизм углерода у растений // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1987. № 14/2. С. 45–50.

Барткявичус Э. Моделирование продуктивности сосновых древостоев различной степени поврежденности промышленными выбросами // Биомониторинг лесных экосистем. Каунас, 1987. С. 106–108.

Белицина Т. Д., Дронова Н. Я. Влияние техногенной нагрузки на свойства почв дерново-подзолистой зоны // Тез. докл. 6-го Делегат. съезда Всесоюз. о-ва почвоведов. Тбилиси, 1981. Т. 2. С. 124.

Беляева Л. В., Николаевский В. С. Влияние промышленных газов на рост побегов и ассимиляционные органы древесных растений // Науч. тр. Моск. лесотехн. ин-та. 1987. № 188. С. 24–27.

Бериня Дз. Ж., Калвина Л. К., Карелина Л. В. Выпадения выбросов предприятия строительных материалов и изменение химического состава почвы // Загрязнение природной среды кальцийсодержащей пылью. Рига, 1985. С. 15–31.

Берлянд М. Е. Прогноз и регулирование загрязнения атмосферы. Л., 1975. 272 с.

Битвинскас Т. Т. Дендроклиматические исследования. Л., 1974. 172 с.

Блюм О. Б. Влияние газообразных атмосферных загрязнителей на лишайники // Международная школа по лишайноиндикации. Таллинн, 1984. С. 30–47.

Боброва Л. И., Качурин М. Х. Очерк растительности Мончетундры // Материалы по растительности центральной и западной частей Кольского полуострова. М.; Л., 1936. Вып. 2. С. 95–121.

Болтнева Л. И., Игнатьев А. А., Карабань Р. Т., Назаров И. М., Сисигина Т. И. Прогностическая модель поражения растительности промышленными выбросами // Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Таллинн, 1982. Ч. 2. С. 163–173.

Бродский Ю. Н. Источники выбросов сернистого ангидрида в атмосферу // Нормирование и контроль промышленных выбросов в атмосферу. Л., 1977. С. 34–36.

Брюханов П. А., Крюков Е. В., Назаров И. М., Рябошапка А. Г. Оценка переноса двуокиси серы и сульфатов на территорию СССР // Тр. ИПГ. 1982. Вып. 41. С. 14–21.

Бузыкин А. И., Пшеничникова Л. С. Изменчивость морфологических показателей хвои сосны обыкновенной и содержания в ней азота, фосфора и калия // Метаболизм хвойных в связи с периодичностью их роста. Красноярск, 1973. С. 152–164.

Бутузова О. В. К характеристике почв Калевальского района // Почвы Карелии и пути повышения их плодородия. Петрозаводск, 1971. С. 39–49.

Важенин И. Г. Почва как активная система самоочищения от токсического воздействия тяжелых металлов – ингредиентов техногенных выбросов // Химия в сель. хоз-ве. 1982. № 3. С. 3–5.

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.

Ведюшкин М. А., Тарко А. М. Моделирование воздействий промышленных загрязнений на лесные биогеоценозы // Математическое моделирование в биогеоценологии. Петрозаводск, 1985. С. 67–68.

Вильде Р. О. Зависимость формы роста и жизненной формы от условий среды // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Таллинн. 27–30 ноября 1984 г. Таллинн, 1984. С. 30–34.

Вильде Р. О. Адаптивное значение формы роста и жизненной формы у арктических мхов // Изв. АН ЭССР. Биология. 1986. Т. 35, № 2. С. 104–112.

Власюк П. А., Косматый Е. С., Климовицкая З. М. Изучение веществ в растениях клевера с применением радиоактивной серы: Физиология питания растений // Науч. тр. Ин-та физиологии растений и агрохимии. 1955. № 9. С. 33–38.

Влияние загрязнений воздуха на растительность / Под ред. Х.-Г. Дасслера. М., 1981. 181 с.

Временные нормативы предельно допустимых концентраций загрязняющих веществ в атмосферном воздухе, оказывающих вредное воздействие на лесные насаждения в районе музея-усадьбы „Ясная Поляна”. М., 1984. 12 с.

Гаврилова Л. П., Спирин А. С. Изучение механизма транслокации в рибосомах. II. Активация спонтанной („неэнзиматической”) транслокации в рибосомах *E. coli* параклормеркурийбензонатом // Молекулярная биология. 1972. Т. 6, вып. 2. С. 311–319.

Ганжара Н., Рассохина В. Влияние реакции среды на микрофлору и качественный состав гумуса // *Zesz. nauk. SJJWAR Warsz. Rol.* 1977. Т. 16. С. 169–179.

Генкель П. А., Левина В. В. Потеря способности к криптобиозу (анабиозу) у психрохлорофитного мха // Физиология растений. 1976. Т. 23, вып. 6. С. 1230–1284.

Глазовская М. А. О классификации почв по их устойчивости к химическому загрязнению // Методы и проблемы экотоксикологического моделирования и прогнозирования. М., 1979. С. 6–20.

Глазовский Н. Ф. Техногенные потоки вещества в биосфере // Добыча полезных ископаемых и геохимия природных экосистем. М., 1982. С. 7–28.

Горшков В. В. Эпифитные лишениосинузии основных лесов Кольского полуострова (формирование, экология, влияние антропогенных факторов): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1986. 21 с.

Гриненко В. А., Иванов М. В. Основные реакции глобального биогеохимического цикла серы // Глобальный биогеохимический цикл серы и влияние на него деятельности человека. М., 1983. С. 12–28.

Гринь А. В., Ли С. К., Зырин Н. Г., Обухов А. И., Платонов Г. В. Поступление тяжелых металлов (Zn, Cd, Pb) в растения в зависимости от их содержания в почвах // Миграция загрязняющих веществ в почвах и сопредельных средах. Л., 1980. С. 198–202.

Гудериан Р. Загрязнение воздушной среды. М., 1979. 200 с.

Дончева А. В. Ландшафт в зоне воздействия промышленности. М., 1978. 95 с.

Дроздова В. М., Петренчук О. П., Селезнева Е. С., Свистов П. Ф. Химический состав атмосферных осадков на европейской территории СССР. Л., 1964. 209 с.

Дроздова Т. В. Значение гуминовых кислот в концентрации редких элементов в почве // Почвоведение. 1968. № 10. С. 60–63.

Друзина В. Д., Мирошниченко Е. Д., Чертов О. Г. О влиянии промышленного загрязнения на содержание зольных элементов и азота в растениях луговых фитоценозов // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 11. С. 1583–1588.

Евдокимова Г. А., Мозгова Н. П. Содержание тяжелых металлов и микрофлора целинных почв в зоне влияния предприятий цветной металлургии // Состояние природной среды Кольского Севера и прогноз ее изменения. Апатиты, 1982. С. 105–118.

Евдокимова Г. А., Кислых Е. Е., Мозгова Н. П. Биологическая активность почв в условиях аэротехногенного загрязнения на Крайнем Севере. Л., 1984. 121 с.

Еверт Е., Лукс Х., Штайн Г., Эндерляйн Х. Воздействие вредных веществ в садоводстве, сельском и лесном хозяйстве: Лесное хозяйство // Влияние загрязнений воздуха на растительность. М., 1981. С. 106–121.

Елпатьевский П. В., Луценко Т. Н. Формы закрепления микроэлементов в природно- и техногенно-аномальных почвах // Тез. докл. 6-го Делегат. съезда Всесоюз. о-ва почвоведов. Тбилиси, 1981. Т. 2. С. 100–101.

Енсен К. Ф. Атмосферное загрязнение и рост лесных деревьев // Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Таллинн, 1982. Ч. 2. С. 116–131.

Журавлева Е. Г. К вопросу о содержании микроэлементов в органическом веществе почв // Почвоведение. 1965. № 12. С. 12–17.

Злобин Ю. А. Оценка качества ценопопуляций подроста древесных пород // Лесоведение. 1976. № 6. С. 72–79.

Злобин Ю. А. Ценопопуляционная диагностика экотопа // Экология. 1980. № 2. С. 22–30.

Зырин Н. Г., Гринь А. В., Ли С. К., Обухов А. И., Платонов Г. В. Техногенное загрязнение и нормирование высоких концентраций микроэлементов в почвах // Докл. IX Всесоюз. конф. по проблемам микроэлементов в биологии. Кишинев, 1981. С. 102–106.

Зырин Н. Г., Першина Н. З., Решетников С. И. и др. Тяжелые металлы в почвах и растениях в районе медеплавильного производства // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду: Тез. докл. на Всесоюз. школе 4–8 декабря 1984 г. в Звенигороде. Пушкино, 1984. С. 81–83.

(Иванов М. В.) Ivanov M. V. The global biogeochemical sulphur cycle // Some perspectives of the major biogeochemical cycles. SCOPE. 1981. 17. P. 61–78.

Израэль Ю. А., Назаров И. М., Прессман А. Я., Ровинский Ф. Я., Рябошапка А. Г., Филиппова Л. М. Кислотные дожди. Л., 1983. 206 с.

Ильин В. Б., Степанова М. Д. Защитные возможности системы почва–растение при загрязнении почвы тяжелыми металлами // Тяжелые металлы в окружающей среде. М., 1980. С. 80–85.

Илькун Г. М. Газоустойчивость растений. Киев, 1971. 146 с.

Илькун Г. М. Загрязнители атмосферы и растения. Киев, 1978. 246 с.

Инсаров Г. Э., Семенов С. М., Филиппова Л. М. Об оценке влияния двуокиси серы на продуктивность фитоценозов // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1985. Т. 7. С. 219–226.

Исаев А. С., Рожков А. С., Киселев В. В. Черный пихтовый усач. Новосибирск, 1988. 269 с.

Казимиров Н. И., Морозова Р. М. Биологический круговорот в ельниках Карелии. Л., 1973. 176 с.

Казимиров Н. И., Волков А. Д., Зябченко С. С., Морозова Р. М. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л., 1977. 302 с.

Казимиров Н. И., Морозова Р. М., Куликова В. К. Органическая масса и потоки веществ в березняках средней тайги. Л., 1978. 216 с.

Каменова-Юхименко С. М., Меракчийска-Николова М. Г., Христордов В. Промени в някои физиологични параметри под действие на различни токсични концентрации на Cd при едногодишни филанки на бял бор (*Pinus sylvestris* L.) // Физиол. раст. 1987. Т. 13, № 2. С. 75–81.

Карабань Р. Т., Назаров И. М., Руднева И. А., Сисигина Т. И. О накоплении никеля в почве и древесной растительности лесонасаждений, произрастающих вокруг предприятий цветной металлургии // Миграция загрязняющих веществ в почвах и сопредельных средах. Л., 1985. С. 109–117.

Карманова И. В. Математические методы изучения роста и продуктивности растений. М., 1976. 220 с.

Карпачевский Л. О. Лес и лесные почвы. М., 1981. 264 с.

Карпенко А. Д. Оценка состояния древостоев, находящихся под воздействием промышленных эмиссий // Экология и защита леса. Л., 1981. Вып. 6. С. 39–43.

Карпенко А. Д. Динамика поражения хвои ели сибирской в районе хронического загрязнения двуокисью серы // Экология и защита леса. Л., 1983. С. 15–18.

Ковда В. А. Незаменимость почвенного покрова в природе // Земельные ресурсы мира, их использование и охрана. М., 1978. С. 12–21.

Козловский В. Б., Павлов В. М. Ход роста основных лесобразующих пород СССР: (Справочник). М., 1967. 327 с.

Козубов Г. М. Биология плонообразования хвойных на Севере. Л., 1974. 160 с.

Конорева И. А. Изменение компонентного состава гумуса дерново-подзолистых почв при аэрозагрязнении // Доклады о гумусе: Сб. докл. 8-го Междунар. симпоз. „Гумус и растение“. Прага-Ружине, 1983. Т. 2. С. 268.

Корн Р., Корн Т. Справочник по математике для научных работников и инженеров. М., 1984. 831 с.

Косицин А. В., Алексеева-Попова Н. В. Действие тяжелых металлов на растения и механизмы металлоустойчивости: (Обзор) // Растения в экстремальных условиях минерального питания. Л., 1983. С. 5–21.

Коссович П. С. О круговороте серы и хлора на земном шаре и о значении этого процесса в природе, почве и культуре сельскохозяйственных растений // Сообщ. Бюро по земледелию и почвоведению. СПб., 1913. № 12. 86 с.

Красильников П. К. Методика полевого изучения подземных частей растений. Л., 1983. 208 с.

- Крепс Е. М. О приспособительной роли клеточных липидов // IV Всесоюз. биохим. съезд: Тез. докл. М., 1979. С. 35–36.
- Кретович В. Л. Основы биохимии растений. М., 1971. 464 с.
- Кретович В. Л. Обмен азота в растениях. М., 1972. 513 с.
- Крупский Н. К., Мамонова Е. Г. Сера в типичных мощных черноземах Украинской ССР // Тр. 10-го Междунар. конгресса почвоведов. М., 1974. Т. 2. С. 168–173.
- Крупский Н. К., Мамонова Е. Г., Бадулла А. А. О содержании серы в гуминовых кислотах и фульвокислотах некоторых почв УССР // Почвоведение. 1971. № 10. С. 37–41.
- Крым И. Я. Торфяно-глеевые кислые сульфидные почвы // Почвоведение. 1982. № 4. С. 101–107.
- Крэнг Р. Ф. Е. Воздействие двуокиси серы на ультраструктуру листа // Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Таллинн, 1982. Ч. 1. С. 161–165.
- Крючков В. В. Закономерности изменения экосистем Севера при его хозяйственном освоении // Экология. 1983. № 6. С. 65–67.
- Крючков В. В. Лишайники и мхи в зоне промышленного загрязнения // Природа. 1984. № 1. С. 48–54.
- Крючков В. В., Сыроид Н. А. Почвенно-ботанический мониторинг в центральной части Кольского полуострова // Мониторинг природной среды Кольского Севера. Апатиты, 1984. С. 15–26.
- Кулагин Ю. З. Семенное возобновление сосны и березы в промышленных районах Южного Урала // Тр. Башкир. лес. опыт. станции. 1964. Вып. 7. С. 42–48.
- Кулагин Ю. З. Древесные растения и промышленная среда. М., 1974а. 124 с.
- Кулагин Ю. З. О фитотоксичности почв, измененных промышленными дымовыми выбросами на Урале // Растения и промышленная среда. Свердловск, 1974б. № 3. С. 56–64.
- Кулиев А. Н. Влияние запыленности на растительность тундры в окрестностях города Воркуты // Сб. науч. трудов Центр. лабор. охраны природы МСХ СССР. М., 1977. Вып. 5. С. 22–28.
- Кулиев А. Н., Лобанов В. А. Распределение пылевидных загрязнений в окрестностях города Воркуты // Изменение природной среды в связи с деятельностью человека. М., 1978. С. 83–89.
- Кунина И. М., Инсарова И. Д., Трушин С. Б. Действие сернистого ангидрида на метаболизм растительной клетки // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1979. Т. 2. С. 87–124.
- Лебедева Е. В., Семенцова С. В. Характеристика микроскопических грибов, выделенных из почв Литовской ССР, загрязненных промышленными выбросами // Вестн. ЛГУ. 1985. № 3. С. 40–44.
- Левкина Т. И., Яковлев Ф. С. Взаимоотношения растительности и почв в ельниках заповедника „Кивач“ // Плодородие почв Карелии. М.; Л., 1965. С. 5–19.
- Леин А. Ю., Гриненко В. А., Мигдисов А. А. Изотопный баланс серы океанических осадков // Глобальный биогеохимический цикл серы и влияние на него деятельности человека. М., 1983. С. 377–401.
- Либберт Э. Физиология растений. М., 1976. 580 с.
- Листов А. А. Экологические особенности медленно растущего подроста сосны в северотаежных лишайниковых борах // Тр. Коми фил. АН СССР. 1971. Вып. 24. С. 100–116.
- Ловелиус Н. В. Изменчивость прироста деревьев: Дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий. Л., 1979. 230 с.
- Макарова Т. Д., Артоболевский В. И. Мониторинг загрязняющих веществ в атмосферных осадках Кольского Севера // Мониторинг природной среды Кольского Севера. Апатиты, 1984. С. 63–70.
- Мальшева Т. В. Формы роста мохообразных и лишайников в лесах Подмосквы // М., 1986. 42 с. Деп. в ВИНТИ 15.04.1986, № 4322-B86.
- Мартин Ю. Л. Лихеноиндикация состояния, окружающей среды // Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Таллинн, 1982. Ч. 1. С. 27–47.

- Мартин Ю. Л. Биогеохимическая индикация загрязнения среды при помощи споровых растений // Изв. АН СССР. Сер. Биология. 1986. Т. 34, № 1. С. 1–15.
- Мартин Л. Н., Мартин Ю. Л. Определение степени полетоустойчивости лишайников при помощи линейной ординации // Folia Cryptog. Eston. 1974. Fasc. 5. P. 33–40.
- Мартынюк А. А., Ромашкевич Е. В. Особенности накопления серы в хвое сосны в условиях хронического загрязнения атмосферы промышленными выбросами // Научно-техническое творчество молодых ученых – лесному хозяйству. Пушкино, 1984. С. 59–64. Деп. в ЦБНТИлесхоз 25.10.1984, № 332лх-84.
- Марфенина О. Е. Изменение структуры комплекса микроскопических грибов при загрязнении почв тяжелыми металлами // Вестн. МГУ. Почвоведение. 1985. № 2. С. 46–50.
- Митрофанов Д. П. Минеральный состав листьев брусники в Сибири // Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников на территории европейской части СССР в связи с задачами освоения природных ресурсов Нечерноземной зоны РСФСР: Дикорастущие ягодные растения СССР: Тез. докл. Всесоюз. конф. Петрозаводск, 1980. С. 112–113.
- Молчанов А. А., Смирнов В. В. Методика изучения прироста древесных растений. М., 1967. 100 с.
- Морозов Г. Ф. Введение в биологию леса. Избр. труды. Т. 1. М., 1970. С. 35–114.
- Морозова Р. М., Егорова Н. В. Плодородие лесных почв Пряжинского леспромпхоза // Плодородие почв Карелии. М.; Л., 1965. С. 28–46.
- Морозова Р. М., Куликова В. К. Влияние химического состава почвы на содержание зольных элементов ели обыкновенной // Почвы Карелии и пути повышения их плодородия. Петрозаводск, 1971. С. 149–157.
- Мотузова Г. В., Павлова О. С. Микроэлементы почвы, удерживаемые окислами и гидроокислами железа и марганца // Тез. докл. 6-го Делегат. съезда Всесоюз. о-ва почвоведов. Тбилиси, 1981. Т. 2. С. 102–103.
- Мусин Г. Х., Чепурко Н. Л. О влиянии тепловой электростанции на окружающую среду // Технологические факторы изменения окружающей среды и современные задачи охраны природы. М., 1975. С. 32–38. Деп. в ВИНТИ 14.09.1975, № 2996-75 деп.
- Мышков Б., Вожняковская А. Сорбция тяжелых металлов органическим веществом почвы // Доклады о гумусе: Сб. докл. 8-го Междунар. симпоз. „Гумус и растение“. Прага-Ружине, 1983. Т. 2. С. 301.
- Научно-прикладной справочник по климату СССР. Сер. 3. Вып. 2, ч. 1–6. М., 1988. 316 с.
- Некрасова Т. П. Влияние температуры воздуха на формирование пыли хвойных древесных пород // Лесоведение. 1976. № 6. С. 37–43.
- Некрасова Т. П. Значение эффективности опыления для урожая семян хвойных // Лесоведение. 1983. № 5. С. 3–7.
- Некрасова Т. П. Практические аспекты проблемы опыления и оплодотворения в семеноводстве хвойных // Половое размножение хвойных растений. Новосибирск, 1985. С. 28–30. (Тез. докл. II Всесоюз. симпоз. 10–12 сентября 1985 г.).
- Некрасова Т. П. Изменчивость числа семян в шишках сосны от опыления // Лесоведение. 1986. № 1. С. 45–55.
- Николаевский В. С. Биологические основы газоустойчивости растений. Новосибирск, 1979. 276 с.
- Николаевский В. С., Мирошникова А. Т. Газоустойчивость и некоторые биохимические особенности этилированных и зеленых растений газонных трав // Газоустойчивость растений. Пермь, 1969. С. 115–131.
- Нильсон Э. М., Мартин Л. Н. Эпифитные лишайники в условиях кислого и щелочного загрязнения // Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Таллинн, 1982. Ч. 2. С. 88–100.
- Ниомаркан М. К., Фридвальски Л., Сас Я. Использование хвои сосны обыкновенной для определения содержания двуокиси серы в воздухе // Комплексный глобальный мониторинг окружающей природной среды. Л., 1982. С. 291–299.
- Нобл Р. Д., Такемото Б. К. Влияние двуокиси серы на фотосинтез // Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Таллинн, 1982. Ч. 2. С. 9–25.

- Норин Б. Н. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л., 1979. 200 с.
- Обухов А. И., Лепнева О. М. Реакция растений на тяжелые металлы в экстремальных условиях // Экологические и физиолого-биохимические аспекты антропо-толерантности: Тез. докл. Всесоюз. конф. Таллинн, 1986. Ч. 1. С. 142–144.
- Орлов А. Я. Метод определения массы корней деревьев в лесу и возможность учета годовичного прироста органической массы в толще лесной почвы // Лесоведение. 1967. № 1. С. 64–70.
- Отгар Б., Довленд Х., Семб А. Дальний перенос загрязняющих веществ в атмосфере и кислотные осадки // Загрязнение воздуха и жизнь растений. Л., 1988. С. 60–97.
- Охрана окружающей среды: Справочник / Сост. А. П. Шариков. Л., 1978. 560 с.
- Панин М. С. Влияние экологических условий на варьирование содержания микроэлементов в растениях // Бюл. Почв. ин-та. 1980. Вып. 24. С. 11–13.
- Парибок Т. А. Загрязнение растений металлами и его эколого-физиологические последствия: (Обзор) // Растения в экстремальных условиях минерального питания. Л., 1983. С. 82–99.
- Парибок Т. А., Сазыкина Н. А., Золотарева Б. Н., Топорский В. Н. Содержание химических элементов в разновозрастных частях побегов напочвенных мхов // Ботан. журн. 1985. Т. 70, № 2. С. 241–249.
- Парибок Т. А., Сазыкина Н. А., Николаева Т. И., Скрипниченко И. И., Золотарева Б. Н. Накопление и токсичность Cu, Zn и Ni у *Polytrichum commune* Hedw. // Экологические и физиолого-биохимические аспекты антропо-толерантности растений: Тез. докл. Всесоюз. конф. Таллинн, 1986. Ч. 1. С. 148–150.
- Первунин Р. И., Зырин Н. Г. Миграция соединений кадмия в модельном агробиоценозе // Миграция загрязняющих веществ в почвах и сопредельных средах. Л., 1980. С. 182–191.
- Пинский Д. Л. Поглощение тяжелых металлов почвами. Пушкино, 1981. Деп. в ВИНТИ 8.12.1981, № 5588-81.
- Пиунова В. А. Гуминовые кислоты в детоксикации тяжелых металлов // Доклады о гумусе: Сб. докл. 8-го Междунар. симпоз. „Гумус и растение“. Прага-Ружиче, 1983. Т. 2. С. 317–318.
- Подзоров Н. В. Влияние задымления воздуха на качество семян сосны обыкновенной // Лесн. хоз-во. 1965. № 7. С. 47–49.
- Пономарева В. В. Теория подзолообразовательного процесса. М.; Л., 1964. 380 с.
- Пономарева В. В., Рожнова Т. Л., Сотникова Н. С. Современные процессы миграции-аккумуляции химических элементов в профилях подзолистых почв (лизи-метрические наблюдения) // Почвы Карелии и пути повышения их плодородия. Петрозаводск, 1971. С. 17–32.
- Поповичев Б. Г. Влияние газов, выбрасываемых промышленными предприятиями, на показатели качества семян сосны обыкновенной и березы пушистой // Лесоводство, лесн. культуры и почвоведение. 1980. № 9. С. 59–62.
- Поповичев Б. Г., Голутвин Г. С. Естественное возобновление в районах с загрязнением атмосферы промышленными выбросами // Лесоводство, лесн. культуры и почвоведение. Л., 1983. № 10. С. 67–73.
- Почвы Ленинградской области / Ред. В. К. Пестряков. Л., 1973. 344 с.
- Протопопов В. В. Средообразующая роль темнохвойного леса. Новосибирск, 1975. 327 с.
- Пруппахер Г. Р. Роль природных и антропогенных факторов в образовании облаков и осадков // Химия нижней атмосферы. М., 1976. С. 11–23.
- Пудова Р. А. Влияние бора, меди и цинка на рост и водный обмен сеянцев некоторых древесных растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1972. 23 с.
- Пушкина Н. М. Естественное возобновление растительности на лесных гарях // Тр. Лапланд. заповедника. М., 1960. Вып. 4. С. 5–125.
- Пягай Л. П., Ахматов К. А., Ткаченко В. И., Аманкулова К. Д. Азотный обмен древесных и кустарниковых растений в связи с их газоустойчивостью // Биология деревьев, кустарников и плодовых растений северной Киргизии. Фрунзе, 1987. С. 19–21.

- Раменская М. Л. Микроэлементы в растениях Крайнего Севера. Л., 1974. 158 с.
- Рассадина К. А. О лишайниках бывшего Петергофского уезда Ленинградской губернии // Тр. Ботан. музея АН СССР. 1930. Т. 22. С. 223–271.
- Репневский В. В. Естественное возобновление сосны в различных типах выруб-бок Кольского полуострова // Леса Кольского полуострова и их возобновление. М., 1961. С. 137–176.
- Робинсон Э. Распространение и превращения загрязняющих веществ // Загрязнение воздуха и жизнь растений. Л., 1988. С. 33–59.
- Роде А. А. Подзолообразовательный процесс. М.; Л., 1937. 454 с.
- Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.; Л., 1965. 254 с.
- Рожков А. С., Михайлова Т. А. Действие фторсодержащих эмиссий на хвойные деревья. Новосибирск, 1989.
- Рябошапка А. Г. Атмосферный цикл серы // Глобальный биохимический цикл серы и влияние на него деятельности человека. М., 1983. С. 170–253.
- Сабинин Д. А. Физиологические основы питания растений. М., 1955. 512 с.
- Савич В. П. Из жизни лишайников юго-западной части Петербургской губернии и прилегающей части Эстляндской // Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. 1909. Т. 40, № 4. С. 113–172.
- Санитарные правила в лесах СССР. М., 1970. 16 с.
- Сборник научных программ для фортране. М., 1974. Вып. 1. 315 с.
- Селянкина К. П., Шкарлет О. Д., Мамаев С. А. О репродуктивной функции основных лесообразующих пород Урала в условиях воздействия промышленных выбросов, содержащих агрессивные соединения // Загрязнение атмосферного воздуха предприятиями цветной и черной металлургии и меры по его защите. Челябинск, 1972.
- Семенова Л. А. Морфология микориз сосны обыкновенной в спелых лесах // Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, 1980. С. 103–132.
- Сергейчик С. А. Древесные растения и оптимизация промышленной среды. Минск, 1984. 168 с.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
- Соломатина И. И. Анализ и обобщение данных о выбросах вредных веществ в атмосферу // Нормирование и контроль промышленных выбросов в атмосферу. Л., 1977. С. 27–33.
- Спурр С. Г., Барнес Б. Б. Лесная экология. М., 1984. 479 с.
- Ставрова Н. И., Лянгузова И. В. Влияние загрязнения почв тяжелыми металлами на прорастание семян и рост сеянцев сосны обыкновенной // Взаимодействие между лесными экосистемами и атмосферными загрязнителями: Тез. докл. I Сов. амер. симпоз. по проекту 02.03-21. Таллинн, 1982. С. 120–122.
- Ставрова Н. И., Лянгузова И. В., Чертов О. Г. Реакция всходов ели сибирской на загрязнение почв серой и тяжелыми металлами // Экологические и физиолого-биохимические аспекты антропогенности растений: Тез. докл. Всесоюз. конф. Таллинн, 1986. С. 51–53.
- Судьина Е. Г., Лозовая Г. И. Основы эволюционной биохимии растений. Киев, 1982. 358 с.
- Тарабрин В. П., Кондратюк Е. Н., Башкатов В. Г. и др. Фитотоксичность органических и неорганических загрязнителей. Киев, 1986. 216 с.
- Торчинский Ю. М. Сера в белках. М., 1977. 301 с.
- Трасс Х. Х. Анализ лишайнофлоры Эстонии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тарту, 1968а. 82 с.
- (Трасс Х. Х.) Trass H. Samblikud – Ohu saastatuse indikaatorid // Eesti Loodus. 1968b. 2. S. 80–83.
- Трасс Х. Х. Классы полевотолерантности лишайников и экологический мониторинг // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1985а. Т. 7. С. 122–137.

- Трасс Х. Х. Трансплантационные методы лишеноиндикации // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1985б. Т. 8. С. 140–144.
- Третьяков Н. П., Горский П. В., Самойлович Г. Г. Справочник таксатора. М., 1952. 854 с.
- Третьякова И. Н. Цитоэмбриология сосен Сибири в норме и аномалии // Половое размножение хвойных растений. Новосибирск, 1985. С. 39–41. (Тез. докл. II Всесоюз. симпоз. 10–12 сентября 1985 г.).
- Тэмп Г. А., Лягузова И. В. Токсичность никеля и его взаимодействие с элементами минерального питания // Экологические и физиолого-биохимические аспекты антропогенности растений: Тез. докл. Всесоюз. конф. Таллинн, 1986. Ч. 2. С. 84–85.
- Угли СССР: Справочник. М., 1975. 308 с.
- Улична К. О. Формы росту мохоподобных Карпатского высокогорья // Укр. ботан. журн. 1970. Т. 27, № 2. С. 189–196.
- Федотов И. С., Карабань Р. Т., Тихомиров Ф. А., Сисигина Т. И. Оценка действия двуокиси серы на сосновые насаждения // Лесоведение. 1983. № 6. С. 23–27.
- Федык Я. Д., Демкив О. Т., Улична К. О. О жизненном цикле мха *Tetraphis pellucida* (Tetraphidaceae) // Ботан. журн. 1981. Т. 66, № 7. С. 1027–1029.
- Френд Дж. П. Цикл серы в природе // Химия нижней атмосферы. М., 1976. С. 223–251.
- Френей Дж. Р., Вильямс Ч. Цикл серы в почве // Глобальный биогеохимический цикл серы и влияние на него деятельности человека. М., 1983. С. 114–169.
- Хальбваш Г. Реакция организмов высших растений на загрязнение атмосферы двуокисью серы и фторидами // Загрязнение воздуха и жизнь растений. Л., 1988. С. 206–246.
- Хенкель П. А., Пронина Н. Д. Влияние окружающих условий на лишайниковый симбиоморфоз // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44. С. 333–338.
- Хьюстон Д. Б. Генетические аспекты влияния атмосферного загрязнения на лесные деревья // Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Таллинн, 1982. Ч. 2. С. 25–35.
- Черненкова Т. В. Особенности прорастания семян сосны и ели при разной загрязненности почв тяжелыми металлами // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. М., 1987. С. 168–182.
- Чертов О. Г. Экология лесных земель. Л., 1981. 192 с.
- Чертов О. Г. Влияние сернистых загрязнений на лесные почвы // Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Таллинн, 1982. Ч. 2. С. 101–136.
- Чертов О. Г., Меньшикова Г. П. О воздействии кислых осадков на лесные почвы // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1983. № 6. С. 906–913.
- Чертов О. Г., Друзина В. Д., Меньшикова Г. П. Изменение количества серы в лесных подзолистых почвах при промышленном загрязнении // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. Пушино, 1984. С. 217.
- Чертов О. Г., Лягузова И. В., Кордюкова Е. В. Подвижность тяжелых металлов в загрязненных гумусово-иллювиальных подзолистых почвах // Почвоведение. 1985. № 5. С. 50–56.
- Шацкая Р. М. Влияние промышленной среды на содержание азотистых соединений в древесных растениях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Кишинев, 1983. 22 с.
- Швяккова Н. И. Влияние солей на биосинтез некоторых серосодержащих аминокислот в листьях конских бобов // Докл. АН СССР. 1966. Т. 167, вып. 2. С. 471–473.
- Швяккова Н. И. Метаболизм серы в растениях. М., 1979. 166 с.
- Шилова И. И., Махнев А. К., Лукьянец А. И. Геохимическая трансформация почв и растительности в районах функционирования предприятий цветной металлургии // Экологические аспекты оптимизации техногенных ландшафтов. Свердловск, 1984. С. 14–35.
- Шкарлет О. Б. Влияние дымовых газов на формирование репродуктивных органов сосны обыкновенной (на примере одного из медеплавильных предприятий Урала): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1974. 20 с.
- Шлейнис Р. И. Зависимость между содержанием элементов питания в хвое и ростом сосны // Химия в сел. хоз-ве. 1976. Т. 14, № 2. С. 66–70.

Шляков Р. Н., Константинова Н. А. Конспект флоры мохообразных Мурманской области. Апатиты, 1982. 227 с.

Шубин В. Н. Микотрофность древесных пород: Значение при разведении леса в таежной зоне. Л., 1973. 264 с.

Яновский В. М. Влияние выбросов тепловых электростанций на деятельность лесных насекомых // Экология. 1989. № 2. С. 74–77.

Ярмишко В. Т. К методике изучения корневых систем древесных растений в условиях промышленного загрязнения // Взаимодействие между лесными экосистемами и атмосферными загрязнителями: Тез. докл. I Сов.-амер. симпози. по проекту 02.03-21. Таллинн, 1982. С. 40–42.

Ярмишко В. Т. Прибор для измерения ширины годичных колец деревьев // Ботан. журн. 1983. Т. 68. № 10. С. 1428–1430.

Ярмишко В. Т. Оценка состояния подземных органов растений в условиях промышленного загрязнения // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду: Тез. докл. на Всесоюз. школе 4–8 декабря 1984 г. в Звенигороде. Пушкино, 1984. С. 230–231.

(Ярмишко В. Т.) Varmishko V. T. Assessment of the air pollution on pine stands under conditions of the north european part of the USSR // Proc. Intern. symp. „Air pollution and stability of coniferous forest ecosystems”. Brno, 1985. P. 309–324.

Ярмишко В. Т., Цветков В. Ф. Строение, запасы и распределение в почве корневых систем растений в сообществах сосновых молодняков Кольского полуострова // Ботан. журн. 1987. Т. 72, № 4. С. 496–505.

Ярмишко В. Т., Чертов О. Г. Метод сопряженного изучения корневых систем растений и почвы при мониторинге лесных экосистем // Мониторинг лесных экосистем: Тез. докл. Каунас-Академия, 1986. С. 51–52.

Aalst R. M. van, Bergsma F. Removal and transformation processes in the atmosphere with respect to SO₂ and NO_x // NATO/CCMS pilot study on air pollution control strategies and impact modelling. 1981. N 127. 50 P.

Abouguendia L. R., Baschak L. A. Response of two western Canadian coniferous to simulated acidic precipitation // Water, air and soil pollution. 1987. Vol. 33. P. 15–22.

Abrahamsen G. Effects of acid precipitation on soil and forest. 4. Leaching of plant nutrients // Ecological impact of acid precipitation. Oslo-Ås, 1980. P. 196.

Abrahamsen G. Effects of lime and artificial acid rain on the enchytraeid (Oligochaeta) fauna in coniferous forest // Holarctic ecology. 1983a. Vol. 6. P. 247–254.

Abrahamsen G. Sulfur pollution: Ca, Mg and Al in soil and soil water and possible effects on forest trees // Effects of accumulation of air pollutants in forest ecosystems. Dordrecht, 1983b. P. 207–218.

Abrahamsen G., Bjor K., Teigen O. Field experiments with simulated acid rain in forest ecosystems // SNSF Fagrappport. 1976. 4/76. 15 P.

Abrahamsen G., Horntved R., Tveite B. Impact of acid precipitation on coniferous forest ecosystems // Proc. 1st Intern. symp. on acid precipitation and the forest ecosystem. USDA Forest Serv. General Techn. Rep. NE-23. 1976. P. 991–1009.

Abrahamsen G., Novland J., Hagvar S. Effects of artificial acid rain and liming on soil organisms and the decomposition of organic matter // Effects of acid precipitation on terrestrial ecosystems. NATO Adv. Res. Inst., Scarborough, 1978. Preprint, 23 p.

Abrahamsen G., Stuanes A., Bjor K. Interaction between simulated rain and barren rock surface // Water, air and soil pollution. 1979. Vol. 11. P. 191–200.

Abrams W. R., Shiff J. A. Studies on sulfate utilisation by algae: an enzyme-bound intermediate in the reduction of adenosine-S-phosphosulfate (APS) by cell-free extracts of wild type *Chlorella* and mutants blicked for sulfate reduction // Arch. Microbiol. 1973. Vol. 94. P. 1–10.

Acidic Precipitation. Dusseldorf, 1987. 281 S.

Acidification today and tomorrow: A Swedish study prepared for the 1982 Stockholm conference on the acidification of the environment. Stockholm, 1982. 232 P.

Adams D. F., Farwell S. O., Pack M. R., Robinson E. Estimates of natural sulfur source strenghts // Atmospheric sulfur deposition. Ann Arbor, 1980. P. 35–46.

Adams F., Rawafih Z. Basaluminite and alunite: a possible cause of sulfate retention by acid soils // Soil Sci. Soc. Amer. J. 1977. Vol. 41. P. 686–692.

- Ahmad R. The mechanism of salt tolerance in *Suaeda fruticosa* and *Haloxylyon recurvum* // *Plant and Soil*. 1967. Vol. 28. P. 357–362.
- Ahti T., Vitikainen O. *Bacidia chlorococca*, a common toxitolérant lichen in Finland // *Mem. Soc. fauna et flora fenn.* 1974. Vol. 49. P. 95–100.
- Ando Macoto. Кето дайгуку ногакубу энсюрин хококу // *Bull. Kyoto Univ. Forest.* 1981. N 53. P. 24–32.
- Arrigoni O. Ossidazione enzimatica del solfito in preparati mitochondriale di internodi di pisello // *G. Biochim.* 1959. Vol. 8. P. 178–183.
- Asada K., Kitch S., Deura R. Effects of L-hidroxyulfonates on photochemical reactions of spinach chloroplasts and participation of glyoxylate in phosphorylation // *Plant and Cell Physiol.* 1965. Vol. 6. P. 615–629.
- Bååth E., Berg B., Lohm U., Lundgren B., Lundkvist H., Rosswall T., Söderström B., Wiren A. Effects of experimental acidification and liming on soil organisms and decomposition in a Scots pine forest // *Pedobiologia*. 1980. Vol. 20. P. 85–100.
- Bååth E., Lundgren B., Söderström B. Effects of artificial acid rain on microbial activity and biomass // *Bull. Environ. Contam. and Toxicol.* 1979. Vol. 23. P. 737–740.
- Baddeley M. S., Ferry B. W., Finegan E. J. The effect of sulfur dioxide on lichen respiration // *Lichenologist*. 1972. Vol. 5. P. 283–291.
- Bandy A. R., Maroulis P. J. Impact of reagent measurement of OCS, CS₂, and SO₂ in background air on the global sulfur cycle // *Atmospheric sulfur deposition*. Ann Arbor, 1980. P. 55–63.
- Banerjee S. K., Sengupta M. Studies on the interaction of some metal ions with different fractions of humic acids // *Fertil. Technol.* 1977. Vol. 14. P. 279–282.
- Banwart W. L., Bremner J. M. Evolution of volatile sulfur compounds from soils treated with sulfur containing organic materials // *Soil Biol. and Biochem.* 1976. Vol. 8. P. 439–443.
- Barkman J. J. *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes*. Assen, 1958. 628 p.
- Barrie L. A., Hoff R. M. The oxidation rate and residence time of sulfur dioxide in the Arctic atmosphere // *Atmos. Environ.* 1984. Vol. 18 (12). P. 2711–2722.
- Batic F. Stanje epifitike flore in pojav temperaturene inverzije v Ljubljanski kotlini // *Biol. vestn.* 1986. T. 2. S. 1–12.
- Beilke S. Luftchemisches Verhalten von SO₂ // *Luftchemisches Verhalten anthropogene Schadstoffe*. 1980. S. 12–24.
- Bell J. N. B. The effect of prolonged low concentration of sulphur dioxide on the growth of two moss species // *J. Bryol.* 1973. Vol. 7. P. 444–445.
- Bengtsson G., Rundgren S. Population density and species number of *Enchutreaids* in coniferous forest soils polluted by a brass mill // *Redobiologia*. 1982. Vol. 24. P. 211–218.
- Bengtsson G., Rundgren S. Ground-living invertebrates in metal-polluted forest soils // *Ambio*. 1984. Vol. 13. P. 29–33.
- Bengtsson G., Nordstrom St., Rundgren St. Population density and tissue metal concentration of Lumbricids in forest soils near a brass mill // *Environ. Pollut.* 1983. Vol. 30. P. 87–108.
- Bettany J. R., Stewart J. W. B., Saggat S. The nature and forms of sulfur in organic matter fractions of soils selected along an environmental gradient // *Soil Sci. Soc. Amer. J.* 1979. Vol. 43. P. 981–985.
- Bewley R. J. F., Stotzky G. Simulated acid rain (H₂SO₄) and microbial activity in soil // *Soil Biol. and Biochem.* 1983. Vol. 15. P. 425–429.
- Bewley R. J. F., Stotzky G. Degradation of vanillin in soil-clay mixtures treated with simulated acid rain // *Soil Sci.* 1984. Vol. 137. P. 415–418.
- Bhatla B. C., Chopra R. N. Effect of chelating agents and metal ions on gametangial formation in the moss *Bryum argenteum* Hewd. // *Ann. Bot.* 1983. Vol. 52. P. 755–761.
- Biddulph O., Biddulph S., Cory R., Kooutz H. Circulation patterns for phosphorus, sulfur and calcium in the bean plants // *Plant Physiol.* 1958. Vol. 33. P. 293–300.
- Birse E. M. Ecological studies on growth-form in bryophytes. III. The relationship between the growth-form of mosses and ground-water supply // *J. Ecol.* 1958a, Vol. 46. P. 9–27.

- Birse E. M. Ecological studies on growth-form in bryophytes. IV. Growth-form distribution in a deciduous wood // *J. Ecol.* 1958b. Vol. 46. P. 29–42.
- Biswas B. B., Sen S. P. Translocation and utilization of sulphate-S and phosphate-P in the pea-plant // *Indian J. Plant Physiol.* 1959. Vol. 2. P. 1–8.
- Blaschke V. H. Veränderungen die der Feinwurzelentwicklung in Weisstannenbeständen // *Forstwiss. Cbl.* 1981. Bd 100. S. 190–195.
- Blaschke V. H. Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklung mykorrhizierter Feinwurzeln von Fichten in Waldschadensgebieten // *Forstwiss. Cbl.* 1986. Bd 105. S. 477–487.
- Bonneau M. Le „nouveau deperissement“ des forêts symptomes, causes possibles: Importance eventuelle de la nature des sols // *Sci. Sol.* 1985. N 4. P. 239–249.
- Born M. Zuwachsverlust junger Kiefernpflanzen durch partielle Entnadelung // *Beitr. Forstwirtschaft.* 1983. Bd 17. S. 73–74.
- Bradley R., Burt A. J., Read D. J. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. The role of mycorrhizal infection in heavy metal resistance // *New Phytol.* 1982. Vol. 92. P. 197–209.
- Brandfield G., Somerfield P., Meyn T., Hoebj M., Babcock D., Bradley D., Segel J. H. Regulation of sulfate transport in filamentous fungi // *Plant Physiol.* 1970. Vol. 46. P. 720–727.
- Bremner J. M., Steele C. G. Role of microorganisms in the atmospheric sulfur cycle // *Advances in microbial ecology.* 1978. Vol. 2. P. 155–201.
- Brown D. H., Bates J. W. Uptake of lead by two populations of *Grimmia doniana* // *J. Bryol.* 1972. Vol. 7. P. 187–193.
- Brown D. H., House K. L. Evidence of copper-tolerant ecotype of the hepatic *Solenostoma crenulatum* // *Ann. Bot.* 1978. Vol. 42. P. 1383–1392.
- Brzozowska J., Hanover P. Absorption et distribution du soufre 35 chez quelques cultures tropicales // *Cotton et fibr. tropic.* 1965. Vol. 20. P. 311–318.
- Bublinec E., Supuka J. Vpliv imisii z ferrozliatinárskych závodov na intoxikáciu pôdy // *Lesn. čas.* 1978. Sv. 24. S. 19–34.
- Buch H. Über die Wasser- und Mineralstoffversorgung der Moose // *Soc. Sci. Fenn. Comm. Biol.* 1945 (1947). Bd 9. S. 1–61.
- Buch M. W. von. Humusformen unveltbelasteter Bestände Hamburger Waldungen // *Forstarchiv.* 1982. Bd 53. S. 46–51.
- Bucher S. S., Carlson R. J. An introduction to aur chemistry. New York, 1972. 241 p.
- Butzke H. Untersuchungsergebnisse aus Waldböden Nordrhein-Westfalens zur Frage der Bodenversauerung durch Immissionen // *Wiss. und Umwelt.* Bd 13. 1984. S. 80–88.
- Canter L. W., Gordon R. J., Jacobson J. S. et al. The pollution cycle // *Environmental engeneering handbook.* Randor, 1974. Vol. 2. P. 43–50.
- Chamberlain A. C. Dry deposition of sulfur dioxide // *Atmospheric sulfur deposition.* Ann Arbor, 1980. P. 185–198.
- Chaney W. R., Strikland R. C. Effect of cadmium and sulfur dioxide on pollen germination // *Proc. 3rd North. Amer. biol. workshop.* 1974. P. 372–373.
- Chang Fu-Hsian, Alexander M. Effect of simulated acid precipitation on algal fixation of nitrogen and carbon dioxide in forest soils // *Environ. Sci. and Technol.* 1983. Vol. 17. P. 11–13.
- Charlson R. J., Covert D. S., Larson T. V., Waggoner A. P. Chemical properties of tropospheric sulfur aerosols // *Atmos. Environ.* 1978. Vol. 12. P. 39–53.
- Coker P. D. The effects of sulphur dioxide pollution on bark epiphytes // *Trans. Brit. Bryol. Soc.* 1967. Vol. 5. P. 341–347.
- Collier G., Greenwood D. Potential phytotoxic components of pulverised fuel ash // *J. Sci. Food and Agr.* 1977. Vol. 28. P. 137–144.
- Cottenie A., Kiekens L., Landschoot G. van. Problems of the mobility and predictability of heavy metal uptake by plants // *Proc. 3rd Intern. symp. processes and use of sewage sludge.* Brighton, Sept. 27–30, 1983. Dordrecht, 1984. P. 124–131.
- Couto W., Lathwell D. J., Bouldin D. R. Sulfate sorption by two oxisols and an alfisol of the tropics // *Soil Sci.* 1979. Vol. 127. P. 108–116.

- Cowling E. B., Davey C. B. Acid precipitation: basic principles and ecological consequences // Pulp and Pap. 1981. Vol. 55. P. 182-185.
- Cullis C. F., Hirschler M. M. Atmospheric sulfur: natural and man-made sources // Atmos. Environ. 1980. Vol. 14. P. 1263-1278.
- Daniels F. J. A. Lichen communities on stumps of *Pinus sylvestris* L. in Netherlands // Phytocenologia. 1983. Vol. 11. P. 431-444.
- Davies C. N. Deposition from moving aerosols // Aerosol science. London; New York, 1966. P. 393-446.
- Davis D. D., Heaps W., Philen D. Boundary layer measurements of the OH radical in the vicinity of an isolated power plant plume: SO₂ and NO₂ conversion times // Atmos. Environ. 1979. Vol. 13. P. 1197-1203.
- Dässler N.-G. Die SO₂-Belastung in der Umgebung eines Hüttenwerkes und deren Auswirkung auf die Vegetation // Wiss. Z. Techn. Univ. Dresden. 1977. Bd 26. S. 1141-1142.
- De Sloover J., Le Blanc F. Mapping of atmospheric pollution on the basis of lichen sensitivity // Proc. Symp. on advances in tropical ecology. Varnasti, 1968. P. 42-56.
- Diagnosing injury to eastern forest trees / Ed. J. Skelly and oth. Ralley, 1987. 122 p.
- Diagnosing vegetation injury caused by air pollution // Air pollution training institute. EPA Contract 68-02-1344. 1976.
- Dochinger L. S., Bender F. W., Fox F. L., Heck W. W. Chlorotic dwarf of eastern white pine caused by an ozone and sulfur dioxide interaction // Nature. 1970. N 225. P. 476.
- Dochinger L. S., Seliga T. A. Eds. Proc. 1st Intern. symp. on acid precipitation and the forest ecosystems. USDA Forest Serv. General Techn. Rep. NE-23, 1976. 1074 p.
- Drabø D., Tollan A. Eds. Ecological impact of acid precipitation Oslo-Ås, 1980. 383 p.
- Drayn G. Über die Ursachen und Kriterien der Immissionsresistenz bey Fichte (*Picea abies* Karst.) Morfologisch-anatomische, Immissions-resistent // Eur. J. Forest Pathol. 1977. Vol. 7. P. 23-43.
- Dunger W. Die Tiere des Bodens als Leitformen für anthropogene Umweltveränderungen // Decheniana. 1982. Beih. 6. S. 151-157.
- Eggleton A. E. J., Cox R. A. Homogeneous oxidation of sulfur compounds in the atmosphere // Atmos. Environ. 1978. Vol. 12. P. 227-230.
- Elson D. Drastic reduction in the United Kingdom air pollution monitoring network // Geography. 1982. Vol. 67. P. 134-137.
- Ellenson J. L., Amundson R. S. Delayed light imaging for the early detection of plant stress // Science. 1982. Vol. 215. P. 1102-1106.
- EPA's new trends report shows progress: ozone remains a major problem // J. Air Pollut. Contr. Assoc. 1987. Vol. 37. P. 734.
- Epstien E. Mechanisms of ion transport through plant cell membranes // Intern. Rev. Cytol. 1973. Vol. 34. P. 123-168.
- Eriksson E. The yearly circulation of sulfur in nature // J. Geophys. Res. 1963. Vol. 68. P. 4001-4008.
- Ernst W. Zink- und Gadmlum-Immissionen auf Böden und Pflanzen in der Umgebung einer Zinkhütte // Ber. Dtsch. bot. Ges. 1972. Bd 85. H. 7-9. S. 295-300.
- Fergusson J. E., Hayes R. W., Tan S. V., Sim H. Th. Heavy metal pollution by traffic in Christchurch, New Zealand: lead and cadmium content of dust, soil and plant samples // N. Z. J. Sci. 1980. Vol. 23. P. 293-310.
- Fessenden R. J., Sutherland B. J. The effect of excess soil copper on the growth of black spruce and green alder seedling // Bot. Gazette. 1979. Vol. 140. P. 582-587.
- Fiedler H. J., Heinze M. Verteilungsmuster nadelanalytischer Kennwerte in Koniferenkreuzen // Flora. 1987. Vol. 179. P. 281-290.
- Fitzgerald J. W. Naturally occurring organo-sulfur compounds in soil // Sulfur in the environment. New York etc., 1978. Vol. 2. P. 391-443.
- Folkson L. Heavy-metal accumulation in the moss *Pleurozium schreberi* in the surroundings of two peat-fired power plants // Ann. bot. fenn. 1981. Vol. 18. P. 243-253.
- Fowler D. P. Effect of inbreeding in red pine, *Pinus resinosa*. III. Factors affecting natural selfing // Silvae genet. 1965. Vol. 14. P. 37-46.

- Fowler D. Removal of sulfur and nitrogen compounds from atmosphere in rain and by dry deposition // Ecological impacts of acid precipitation: Proc. Intern. conf., Sandefjord, Norway, March 11-14, 1980. Oslo, 1980. P. 22-32.
- Fowler D., Cape J. N. Air pollutants in agriculture and horticulture // Effects of gaseous air pollution in agriculture and horticulture. London, 1982. P. 3-26.
- Fowler D., Cape J. N. Dry deposition of SO₂ onto a Scots pine forest // Precipitation scavenging, dry deposition and resuspension. New York, 1983. P. 763-774.
- Francis A. J. Effects of acid precipitation on soil microbial processes // Water, air and soil pollution. 1982. Vol. 18. P. 375-394.
- Freedman B., Hutchinson T. C. Smelter pollution near Sudbury, Ontario, Canada, and effects on forest litter decomposition // Effects of acid precipitation on terrestrial ecosystems. NATO Adv. Res. Inst., Scarborough, 1978. Preprint, 54 p.
- Freedman B., Hutchinson T. C. Pollutant input from the atmosphere and accumulations in soils and vegetation near a nickel-copper smelter at Sudbury, Ontario, Canada // Can. J. Bot. 1980. Vol. 58. P. 108-132.
- Freney J. R., Melville G. E., Williams C. H. Soil organic matter fractions as sources of plant-available sulphur // Soil Biol. and Biochem. 1975. Vol. 7. P. 217-221.
- Freney J. R., Williams C. H. Forms and amounts of sulfur in soils // Sulfur in Australia. CSIRO, 1978. P. 170-175.
- Friend J. P. The global sulfur cycle // Chemistry of the lower atmosphere. New York, 1973. P. 147-201.
- Frink C. R., Voigt G. K. Potential effect of acid precipitation on soils in humid temperate zone // Proc. 1st Intern. symp. on acid precipitation and the forest ecosystems. USDA Forest Serv. General Techn. Rep. NE-23. 1976. P. 685-706.
- Garland J. A. Discussion of dry deposition on a snow surface // Atmos. Environ. 1976. Vol. 10. P. 1033-1039.
- Garland J. A. Dry and wet removal of sulfur from the atmosphere // Atmos. Environ. 1978. Vol. 12. P. 349-362.
- Garsed S. G., Read D. J. The uptake and metabolism of ³⁵SO₂ in plants of differing sensitivity to sulfur dioxide // Environ. Pollut. 1977. Vol. 13. P. 173-186.
- Garsed S. G., Rutter A. J. Relation performance of conifer populations in various tests for sensitivity to SO₂ and the implications for selecting trees for planting in polluted areas // New Phytologist. 1982. Vol. 92. P. 349-367.
- Garten C. T. Jr. Species, part and seasonal differences in sulfur concentrations in woody plants // Bull. Environ. Contam. and Toxicol. 1977. Vol. 17. P. 127-131.
- Georgii H. W., Perseke C. Some results on wet and dry deposition of sulfur compounds // Physico-chemical behaviour of atmospheric pollutants: Proc. 1st European symp., Oct. 16-18, 1979, Ispra, Italy. Brussels, Luxembourg, 1980. P. 410-418.
- Gilbert O. L. Lichens as indicators of air pollution in the Tyne Valley // Ecology and the industrial society: 5th Symp. Brit. ecol. soc. Oxford, 1965. P. 35-47.
- Gilbert O. L. The effect of SO₂ on lichens and bryophytes around Newcastle upon Tyne // Air pollution. Wageningen, 1968 (1969). P. 223-233. (Proc. 1st European congress on the influence of air pollution on plants and animals).
- Gilbert O. L. Further studies on the effect of sulphur dioxide on lichens and bryophytes // New Phytologist. 1970a. Vol. 69. P. 605-627.
- Gilbert O. L. A biological scale for the estimation of sulphur dioxide pollution // New Phytologist. 1970b. Vol. 69. P. 629-634.
- Gilbert O. L. Lichens and air pollution // The lichens. London; New York, 1973. P. 443-472.
- Gilmore T. M., Hungerford S. W. An evaluation of the contributions from two isolated sulfite-pulp mills to ambient SO₂ concentrations, particulate matter concentrations and foliage sulfur content // Proc. 79th Annual Meeting APCA. Toronto, 1977. Vol. 4. P. 2-15.
- Gimingham C. H., Birse E. M. Ecological studies on growth-form in bryophytes. 1. Correlation between growth-form and habitat // J. Ecol. 1957. Vol. 45. P. 533-545.
- Gimingham C. H., Brynard A. M. The influence of ground-water level and soil type on the composition of bryophytic communities // Trans. Brit. Bryol. Soc. 1959. Vol. 3. P. 599-607.

- Gimingham C. H., Robertson E. T. Preliminary investigations on the structure of bryophytic communities // *Trans. Brit. Bryol. Soc.* 1950. Vol. 1. P. 330–344.
- Glavac V., Ebben U. Die Wurzelkammer, eine einfache Einrichtung zur experimentellen Nachprüfung der Bodentoxizität an ausgewachsenen Bäumen in Freiland // *Angew. Bot.* 1986. Bd 60. S. 95–102.
- Godbold D. L., Huttermann A. Effect of zinc, cadmium and mercury on root elongation of *Picea abies* Karst. seedlings and the significance of these metals to forest die-back // *Environ. Pollut.* 1985. Vol. 38. P. 375–381.
- Godzik S., Sassen M. M. Einwirkung von SO_2 auf die Fliinstruktur von Chloroplasten von Bphenblättern // *Phytopatol. Ztschr.* 1974. Vol. 79. P. 155–159.
- Gorron F. A., Wilkinson C. *Advanced inorganic chemistry* // Wiley – Inter-Science. 1966. N 4. P. 18–31.
- Graft C. B., Webb J. W. Effects of acidic and neutral sulfate salt solutions on forest floor arthropods // *J. Environ. Quality.* 1984. Vol. 13. P. 436–440.
- Granat L., Hallberg R. O., Rodhe H. The global sulphur cycle // *Ecol. Bull.* 1976. SCOPE report 7. P. 39–134.
- Granat L., Johansson C. Dry deposition of SO_2 and NO_x in winter // *Atmos. Environ.* 1983. Vol. 17. P. 191–193.
- Grey D. C., Jensen M. C. Bacteriological sulfur in air pollution // *Science.* 1972. N 177. P. 1099.
- Grunwald C. Foliar fatty acids and sterols of soybean field with SO_2 // *Plant Physiol.* 1981. Vol. 68. P. 868–871.
- Grzesiak S. Influence of different sulphur dioxide concentrations on four cultivated plant species and on l-malate content, diffusive resistance and $^{35}\text{SO}_2$ uptake of maize leaves // *Bul. Acad. pol. sci. Ser. sci. biol.* 1979. Vol. 27. P. 323–324.
- Guderian R. Untersuchungen über quantitative Beziehungen zwischen dem Schwefelgehalt von Pflanzen und dem Schwefeldioxidgehalt der Luft // *Z. Pflanzenkrankh. und Pflanzschutz.* 1970. Bd 77. 1. T. S. 200–220. 2. T. S. 289–308. 3. T. S. 387–399.
- Gullvåg B. M., Skaar H., Ophus E. M. An ultrastructural study of lead accumulation within leaves of *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst. // *J. Bryol.* 1974. Vol. 8. P. 117–122.
- Habuchi O., Yamagata T., Suzuki S. Biosynthesis of the acetylgalactosamine 4, 6-disulfate unit of squid chondroitin sulfate by transsulfation from 3-phosphoadenosine 5-phosphosulfate // *J. Biol. Chem.* 1971. Vol. 246. P. 7357–7365.
- Hackmesser H. Begasungsversuche zur Auswirkung von Schwefeldioxid auf heimische Moose: Diss. zur Erlangung des Doktorgrades des Fachbereichs Biologie... Hamburg, 1980. 52 S.
- Hafallner J., Grill D. Die Wiedereinwanderung von epiphytischen Flechten in den Raum Leoben-Hinterberg nach Stilllegung des Hauptemittenten // *Mitt. Forstl. Bundesversuchsanst. Wien*, 1980. Bd 131. S. 83–87.
- Hafallner J., Grill D. Einfluss der Stilllegung einer Zellstofffabrik auf die Vegetation der umgebung // *Phyton.* 1981. Bd 21. S. 25–38.
- Hale M. E. *The biology of lichens.* London, 1983. 190 p.
- Hales J. M. Wet removal of sulfur compounds from the atmosphere // *Atmos. Environ.* 1978. Vol. 12. P. 389–399.
- Hales J. Mechanistic analysis of precipitation scavenging using a one-dimensional time-variant model // *Atmos. Environ.* 1982. Vol. 16. P. 1775–1783.
- Halstead R. L., Rennie P. J. The effects of sulphur on soils in Canada // *Sulphur and its inorganic derivatives in the Canadian environment.* Ottawa, 1977. P. 181–220.
- Hällgren J.-E. Physiological and biochemical effects of sulfur dioxide on plants // *Sulfur in the environment.* Pt 2. New York etc., 1978. P. 163–209.
- Harabin Z., Kawalec A., Wartarsiewicz M., Węgierek S., Wrona A. Wpływ wmisji przemysłowych na zachowania się sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.) w wybranych kompleksach lesnych nadlesnictwa „Rybnik” // *Arch. ochr. środow.* 1980. N 1. S. 107–139.
- Harborne J. B. Flavonoid sulphates: a new class of sulfur compounds in high plants // *Phytochemistry.* 1975. Vol. 14. P. 1147–1157.
- Hart J. W., Filner P. Regulation of sulfate uptake by amino acids in cultured tobacco cells // *Plant Physiol.* 1969. Vol. 44. P. 1253–1259.

- Hase E., Mihara S., Tamiya H. Role of sulfur in the cell division of chlorella with special reference to the sulfur compounds appearing during the process of cell division. II // *Plant and Cell Physiol.* 1961. Vol. 2. P. 9–24.
- Hawksworth D. L. Lichens as litmus for air pollution: A historical review // *Intern. J. Environ. Stud.* 1971. Vol. 1. P. 281–296.
- Hawksworth D. L., Rose F. Qualitative scale for estimating sulfur dioxide air pollution in England and Wales using epiphytic lichens // *Nature (Gr. Brit.)*. 1970. Vol. 227. P. 145–148.
- Hawksworth D. L., Rose F. Lichens as air pollution monitors. Southampton, 1976. 60 p.
- Hazlett P. W., Rutherford G. K., Loon W. W. van. Characteristics of soil profiles affected by smelting of nickel and copper at Coniston, Ontario, Canada // *Geoderma*. 1984. Vol. 32. P. 275–285.
- Heinsdorf D. Über der Ernährungsruand von Kiefernkulturen auf Sandboden in Jahren mit unterschiedlichen Niederschlagen (1961–1963) // *Arch. Forstw.* 1966. Bd 15, H. 7. S. 747–773.
- Henderson-Sellers A., Seaward M. R. D. Monitoring lichen reinvasion of ameliorating environments // *Environ. Pollut.* 1979. Vol. 19. P. 207–213.
- Hetsch W., Meiwes K.-J., Ulrich B. Änderungen bodenchemischer Standortseigenschaften durch saure Niederschläge // *Mitt. Forstl. Bundes-Versuchsanst. Wien*. 1980. N 140. S. 223–230.
- Hickey M. G., Kittrick J. A. Chemical partitioning of cadmium, copper, nickel and zinc in soils and sediments containing high levels of heavy metals // *J. Environ. Quality*. 1984. Vol. 13. P. 372–376.
- Hitchcock D. R. DMS emissions to the global atmosphere // *Chemosphere*. 1975. Vol. 3. P. 137–138.
- Hoffman G. R. The influence of a paper pulp mill on the ecological distribution of epiphytic cryptogams in vicinity of Leviston, Idaho and Clarkston, Washington // *Environ. Pollut.* 1974. Vol. 7. P. 283–301.
- Holobrada M. Incorporation of S-sulfate in organic compounds excised roots of pea and maize plants // *Biologia*. 1971. Vol. 26. Ser. A. P. 27–32.
- Horak O., Huber I. Verunreinigung von Pflanzen und Boden durch Bleirückstände // *Bodenkultur*. 1974. Bd 25, H. 1. S. 34–47.
- Houston D. B., Dochinger L. S. Effect of ambient air pollution on cone, seed and pollen characteristics in eastern white and red pines // *Environ. Pollut.* 1977. P. 1–5.
- Hovland J., Abrahamsen G., Ogner G. Effects of artificial acid rain on decomposition of spruce needles and on mobilisation and leaching of elements // *Plant and Soil*. 1980. Vol. 56. P. 365–378.
- Huckabee J. W. Mosses: sensitive indicators of airborne mercury pollution // *Atmos. Environ.* 1973. Vol. 7. P. 749–754.
- Hurghisiu I., Buiculescu I. Modifications of growth processes in some wooden plants under the influence of atmosphere pollution // *Rev. roum. biol. veg.* 1980. Vol. 25. P. 99–102.
- Husar R. B., Patterson D. E., Husar J. D., Gillani N. V., Wilson W. E. Sulfure budget of a power plant plume // *Atmos. Environ.* 1978. Vol. 12. P. 549–568.
- Hutchinson T. C., Havas M. Eds. Effects of acid precipitation on terrestrial ecosystems. New York, 1980. 654 p.
- Hutchinson T. C., Whitby L. M. The effects of acid rainfall and heavy metal particulates on a boreal forest ecosystem near the Sudbery smelting region of Canada // *Proc. 1st Intern. symp. on acid precipitation and the forest ecosystem. USDA Forest Sev. General Techn. Rep. NE-23*. 1976. P. 745–765.
- Hutchinson T. C., Whitby L. M. The effect of acid rainfall and heavy metal particulates on a boreal forest ecosystem near the Sudbury smelting region of Canada // *Water, air and soil pollution*. 1977. Vol. 7. P. 421–438.
- Huttermann A. Symptome des Waldsterbens // *Allg. Forstw.* 1985. Bd 40, H. 4. S. 67–70.
- Huttunen S., Havas P., Laine K. Effects of air pollutants on wintertime water economy of the Scots pine (*Pinus sylvestris*) // *Holarct. Ecol.* 1981. Vol. 4. P. 94–101.

- Huttunen S., Laine K. Effects of air-borne pollutants on the surface wax structure of *Pinus sylvestris* needles // *Ann. bot. fenn.* 1983. Vol. 20. P. 79–86.
- Huttunen S., Soikkeli S. Effects of various gaseous pollutants on plant cell ultrastructure // *Gaseous air pollutants and plant metabolites*. London etc., 1984. P. 117–127.
- Jackson D. R., Washburne C. D., Ausmus B. S. Loss of Ca and $\text{NO}_3\text{-N}$ from terrestrial microcosms as an indicator of soil pollution // *Water, air and soil pollution*. 1977. Vol. 8. P. 279–284.
- Jäger H.-J., Klein H. Die Bedeutung stoffwechselphysiologischer Reaktionen von Pflanzen als Kenngrößen für SO_2 -immunschwächen // *Phytopathol. Z.* 1977. Bd 89. S. 128–134.
- Jäger H.-J., Klein H. Biochemical and physiological effects of SO_2 on plants // *Angew. Bot.* 1980. Vol. 54. P. 337–348.
- Jäger H.-J., Pahlke E., Steubing L. Die Wirkung von SO_2 auf den Aminosäure- und Proteingehalt von Erbsenkeimlingen // *Angew. Bot.* 1972. Bd 46. S. 199–201.
- Janssen-Schmidt T., Röth E. P., Varhelyi G., Gracenhof G. Anthropogene Anteile am atmosphärischen Schwefel- und Stickstoffkreislauf und mögliche globale Auswirkungen auf chemische Umsetzungen in der Atmosphäre // *Ber. Kerulforschungsanlage*. 1981. N 1722. 79 S.
- Johansson T. B., Grieken R. E. van., Winchester J. W. Marine influences on aerosol composition in the coastal zone // *J. Rech. Atmos.* 1974. Vol. 8. P. 761–776.
- Johnson D. W., Cole D. W. Sulfate mobility in an outwash soil in Western Washington // *Water, air and soil pollution*. 1977. Vol. 7. P. 489–495.
- Johnson D. W., Richter D. D., Migroet H. van, Cole D. W. Contributions of acid deposition and natural processes to cation leaching from forest soils: a review // *J. Air Pollut. Contr. Assoc.* 1983. Vol. 33. P. 1036–1041.
- Jones E. W. Some observations on the lichen flora of tree boles, with special referens to the effects of smoke // *Rev. Bryol. Lichenol.* 1952. Vol. 21. P. 96–115.
- Jurasek A. Vliv znečištění ovzduší na plodivost smrkových porostů // *Lesn. Práce*. 1982. R. 61. S. 492–503.
- Kandler O., Miller W., Ostner R. Dynamik der „akuten Vergilbung“ der Fichte: Epidemiologische und physiologische Befunde // *Allg. Forstz.* 1987. Bd 42, H. 27–29. S. 715–723.
- Karhu M., Huttunen S. Erosion effects of air pollution on needle surfaces // *Water, air and soil pollution*. 1986. Vol. 31. P. 417–423.
- Karnosky D. F., Stairs G. R. The effect of SO_2 on in vitro forest tree pollen germination and tube elongation // *J. Environ. Quality*. 1974. Vol. 3. P. 406–409.
- Katainen H. S., Mäkinen E. The effect of sulfur dioxide on photosynthesis of Scots pine seedlings // *Aquilo. Botanica*. 1983. Vol. 19. P. 298–303.
- Keller T. Influence of low SO_2 concentrations upon CO_2 uptake of fir and spruce // *Photosynthetica*. 1978. N 12. P. 316–322.
- Keller T., Beda H. Effect of SO_2 on the germination of conifer pollen // *Environ. Pollut.* 1984. Vol. 33. P. 237–243.
- Keller Th., Jäger H.-J. Der Einfluss bodenbürtiger Sulfationen auf den Schwefelgehalt SO_2 -begaster Assimilationsorgane von Waldbaumarten // *Angew. Bot.* 1980. Bd 54. S. 77–89.
- Kellogg W. W., Cadle R. D., Allen E. R., Lazrus A. L., Martell E. A. The sulfur cycle // *Science*. 1972. N 175. P. 587–596.
- Kelly J., Johnson D. Sulfur and nitrogen uptake by loblolly pine seedlings as influenced by nitrogen and sulfur addition // *Forest Sci.* 1982. Vol. 28. P. 725–731.
- Kercher J. R., Axelrod M. C. Modelling the impact of SO_2 pollution on the community structure and succession in a coniferous forest of the western USA // *Ecological impact of acid precipitation*. Oslo-Ås, 1980. P. 174–175.
- Kershaw K. A. *Physiological ecology of lichens*. Cambridge, 1985. 293 p.
- Kevin P. The effects of simulated acid rain on germinative capacity, growth and morphology of forest tree seedlings // *New Phytologist*. 1986. Vol. 104. P. 473–484.
- Khalil M. A. K., Rasmussen R. A. Global sources, lifetime and mass balances of carbonil sulfide (OCS) and carbon disulfide (CS_2) in the earth's atmosphere // *Atm. Environ.* 1984. Vol. 18. P. 1805–1814.

- Kittrick J. A. Control of Zn^{2+} in the soil solution by sphalerite // *Soil Sci. Soc. Amer. J.* 1976. Vol. 40. P. 314–317.
- Klockow D., Schwela D. Emissions transformation processes, and atmospheric transport of substances involved in formation of acidic precipitation // *Acidic precipitation. Düsseldorf*, 1987. P. 9–90.
- Klopatek J. M., Harris W. F., Olson R. J. A regional ecological assesment approach to atmospheric deposition: effects on soil systems // *Atmospheric sulfur deposition: Environmental impact and health effects. Ann Arbor.*, 1980. P. 539–553.
- Knabe W. Effect of sulfur dioxide on terrestrial vegetation // *Ambio*. 1976. N 5. P. 213–218.
- Kowarik I., Sukopp H. Auswirkungen von Luftverunreinigungen auf die spontane Vegetation (Farn- und Blütenpflanzen) // *Angew. Bot.* 1984. Bd 58, H.2. S. 157–170.
- Krieger H., Türk R. Floristische und immissionsökologische Untersuchungen im unteren Mühlviertel, Oberösterreich // *Linz. biol. Beitr.* 1986. Bd 18. S. 237–241.
- Kylin A. The uptake and metabolism of sulphate by deseeded wheat plants // *Physiol. plant.* 1953. Vol. 6. P. 775–795.
- Lambert M. J., Turner J. Sulfur cycling in forests // *Sulfur in Australia. CSIRO*, 1978. P. 218–236.
- Le Blanc F., Rao D. N. Effects of air pollutants on lichens and bryophytes // *Response of plants to air pollutants. London; New York*, 1975. P. 314–372.
- Lee E. H., Heggstad H. E., Bennet J. H. Effects of sulfur dioxide fumigation in open-top field chambers on soil acidification and exchangeable aluminium // *J. Environ. Quality*. 1982. Vol. 11. P. 99–102.
- Legge A. H., Jaques D. R. Field studies of pine, spruce and aspen periodically subjected to sulfur gas emissions // *Water, soil and air pollution*. 1977. N 8. P. 105–129.
- Lepp N. W., Hockenhull J. Growth responses of *Marchantia polymorpha* gemmalings in relation to concentration and chemical form of applied nickel // *Bryologist*. 1983. Vol. 86. P. 342–346.
- Lettle A. The effect of atmospheric SO_2 pollution on the microflora of forest soils // *Folia Microbiol.* 1984. Vol. 29. P. 455–475.
- Liebera W. H., Ziegler H., Ziegler J. Förderung der Hill-Reaktion und der CO_2 -Fixierung in isolierten Spinat chloroplasten durch niedrige Sulfit-konzentrationen // *Planta*. 1973. Bd 109. S. 269–280.
- Linzon S. N., Effects of airborne sulfur pollutants on plants // *Sulfur in the environment. Pt 2. Ecological impacts. Wiley; New York*, 1978. P. 109–162.
- Linzon S. N., McIlvin W. D., Temple P. J. Sulfur dioxide injury to vegetation in the vicinity of a sulphite pulp and paper mill // *Water, air and soil pollution*. 1973. Vol. 2. P. 129–134.
- Lipmann F. Biological sulfate activation and transfer // *Science*. 1958. Vol. 128. P. 575–580.
- Lippmaa T. Areal und Alterbestimmung einer Union (*Galeobdolon – Asperula – Asarum – U.*) sowie des Problems der Charakterarten und der Konstaten // *Acta Inst. et horti botanici univ. Tartuensis. Tartu*, 1938. Vol. 6, fasc. 2/3. P. 1–152.
- Lochman V. Změnu půdních ekologických podmínek, zjemná chemismu půd, v lesích zasažených průmyslovými inisemi // *Lesnictví*. 1981. R. 27, N 8. S. 699–714.
- Lohm V. Effects of experimental acidification on soil organism populations and decomposition // *Ecological impact of acid precipitation. Oslo-Ås*. 1980. P. 178–179.
- Longton R. E. Bryophyte vegetation in polar regions // *Bryophyte ecology. London; New York*, 1982. P. 123–166.
- Lorenc-Plucinska G. SO_2 effect on the dynamics of ^{14}C incorporation into photosynthes in scot pine // *Photosynthetica*. 1983. Vol. 17. P. 20–27.
- Lozano F., Morrison J. Growth and nutrition of white pine and white spruce seedlings in solutions of various nickel and copper concentrations // *J. Environ. Quality*. 1982. Vol. 11. P. 437–444.
- Lusis M. A., Wiebe H. A. The rate of oxidation of sulfur dioxide in the plume of a nickel smelter stack // *Atmos. Environ.* 1976. Vol. 10. P. 793–798.
- Lux H. Zur Beeinflussung des Oberbodens von Kiefernbeständen durch basische Industriestäube // *Wiss. Z. Techn. Univ. Dresden*. 1974. Bd 23, H. 3–4. S. 915–920.

- Lux H., Pelz E. Schadsone und Schadstufe als Klassifizierungsgriffe in rauchgeschädigten Waldgebieten *Soz. Forstwirtschaft*. 1968. Bd 18. S. 245–247.
- Mägdefrau K. Die Lebensformen der Laubmoose // *Vegetatio*. 1969. Bd 16. S. 285–297.
- Mägdefrau K. Life-form of bryophytes // *Bryophyte ecology*. London; New York, 1982. P. 45–58.
- Malhotra S. S., Blauel R. A. Diagnosis of air pollutant and natural stress symptoms on forest vegetation in western Canada. Edmonton, 1980. 84 p.
- Martin H. C., Brydges T. G. Stress factors: trends and recovery // *Acidification and policy implication: Proc. Intern. conf. Amsterdam*, 1986. P. 125–139.
- Matthes U., Feige G. B. Ecophysiology of lichen symbioses // *Physiol. Plant. Ecol.* 1983. Vol. 3. P. 423–467.
- Matzner E. Die Wirkung saurer Niederschläge auf den Boden und über die Rhizosphäre auf die Waldbestände // *Wiss. und Umwelt*. 1984. N 2. S. 72–77.
- Matzner E., Murach D., Fortmann H. Soil acidity and its relationship to root growth in declining forest stands in Germany // *Water, air and soil pollution*. 1986. Vol. 31. P. 273–282.
- McDonald N. W., Hart J. B. Jr., Nguyen P. V. Simulated acid rain effects on jack pine seedling establishment and nutrition // *Soil Sci. Soc. Amer. J.* 1986. N 50 (1). P. 219–225.
- McFee W. W. Sensitivity of soil regions to long-term acidification // *Atmospheric sulfur deposition: Environmental impact and health effects*. Ann Arbor, 1980. P. 495–505.
- McFee W. W. Sensitivity ratings of soils to acid deposition: a review // *Environ. and Exp. Bot.* 1983. Vol. 23. P. 203–210.
- McIlveen W. D. Leaf litter decomposition in vicinity of a zinc refinery // *Proc. Symp. „Effects of air pollutants on mediterranean and temperate forest ecosystems“*. June 22–27, 1980, Riverside, California. Berkley, 1980. P. 243–244.
- McLaughlin S. B. Effects of air pollution on forests // *J. APCA (Air Pollution Control Association)*. 1985. Vol. 35. P. 512–534.
- Mejnartowicz L. E. Change in genetic structure of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) population affected by industrial emission of fluorid and SO₂ // *Genet. pol.* 1983. Vol. 24. P. 41–50.
- Mejnartowicz L., Lewandowski A. Effects of fluorides and sulfur dioxide on pollen germination and growth of the pollen tube // *Acta Soc. bot. pol.* 1985. Vol. 54. P. 125–129.
- Mejštík V. K. Ectomycorrhizas in *Picea abies* (L.) Karst. from a heavily SO₂-polluted area // *Proc. 3rd Intern. conf. bioindic. deterioration reg. Liblice, Praha*, 1980. P. 171–179.
- Metson A. J., Blakemore L. C. Sulphate retention by New Zealand soils in relation to the competitive effect of phosphate // *N. Z. J. Agr. Res.* 1978. Vol. 21. P. 243–253.
- Meusel H. Wuchsformen und Wuchstypen der europäischen Laubmoose // *Nova Acta Leopold. N. F.* 1935. Bd 3. S. 123–277.
- Miller J. E., Xerikos P. B. Residence time of sulphite in SO₂ „sensitive“ and „tolerant“ soybean cultivars // *Environ. Pollut.* 1979. Vol. 18. P. 259–264.
- Miller P. R. Oxidant-induced community change in a mixed conifer forest // *Air pollution damage to vegetation*. Adv. Chem. Ser. 1973. Vol. 122. P. 101–117.
- Miller P. R., Millecan A. A. Extent of oxidant air pollution damage to some pines and other conifers in California // *Plant Disease*. 1971. Vol. 55. P. 555–559.
- Mishra D., Kar M. Nickel in plant growth and metabolism // *Bot. Rev.* 1974. Vol. 40. P. 395–452.
- Moloney K. A., Stratton L.J., Klein R. M. Effects of simulated acidic, metal-containing precipitation on coniferous litter decomposition // *Can. J. Bot.* 1983. Vol. 61. P. 3337–3342.
- Mooi J. Investigation of the susceptibility of woody plants to SO₂ and HF. *Inst. Plantenziektenkd. Onderz. Wageningen Meded.*, 1972. 602. 12 p.
- Möller D. Kinetic model of atmospheric SO₂ oxidation based on published data // *Atmos. Environ.* 1980. Vol. 14. P. 1067–1076.
- Möller D. On the global natural sulfur emission // *Atmos. Environ.* 1984. Vol. 18. P. 29–39.
- Mrkvá R. Einfluss der Immissionen auf die Saatgutgüte der Kiefer (*Pinus sylvestris*) im Gebiet des Forstbetriebes Břeslav. (Südmähren) // *Acta Univers. Agricult.* 1969. R. 38, C. 4. S. 345–360.

- Mudd J. B. Biochemical effects of some air pollutants on plants // Air pollution damage to vegetation: Adv. Chem. 1973. Ser. 122. P. 31-47.
- Mudd J. B. Sulfur dioxide // Responses of plants to air pollution. New York etc., 1975. P. 9-22.
- Muir P., McCune B. Index construction for foliar symptoms of air pollution injury // Plant Disease. 1987. Vol. 71. P. 558-565.
- Müller J., Schneider K., Kreeb K. H. Zur ökologischen Analyse des Flechtenvorkommens: Die Bedeutung von synergistischen Wirkungen // Angew. Bot. 1981. Bd 55. S. 227-236.
- Nakos G. Fate of lead in the soil and its effects on *Pinus halepensis* // Plant and Soil. 1979. Vol. 53. P. 427-443.
- Nash T. H. III. Lichens as indicators of air pollution // Naturwissenschaften. 1976. Bd 63. S. 364-367.
- Nash T. H. III, Nash E. H. Sensitivity of mosses to SO₂ // Oecologia. 1974. Bd 17. S. 257-263.
- Neger F. W. Die Krankheiten unserer Waldbäume und der wichtigsten Gartengehölze. Stuttgart, 1924. 246 S.
- Newman L. Atmospheric oxidation of sulfur dioxide // Atmospheric sulfur deposition. Ann Arbor, 1980. P. 131-143.
- Newman L., Forrest J., Manowitz B. The application of an isotopic ratio technique to a study of the atmospheric oxidation of sulfur dioxide in the plume from a coal-fired power plant // Atmos. Environ. 1975. Vol. 9. P. 969-977.
- Nieboer E., Ahmed H. M., Puckett K. J., Richardson D. N. S. Heavy metal content of lichens in relation to distance from a nickel smelter in Sudbury, Ontario // Lichenologist. 1972. Vol. 5. P. 292-304.
- Nieboer E., Richardson D. N. S., Tomassini F. D. Mineral uptake and release by lichens: an overview // Bryologist. 1978. Vol. 81. P. 226-246.
- Nilsson S., Duinker P. The extent forest decline in Europe: a synthesis of survey results // Environment. 1987. Vol. 29. P. 4-9, 30-31.
- Nordgren A., Bååth E., Söderström B. Microfungi and microbial activity along a heavy metal gradient // Appl. and Environ. Microbiol. 1983. Vol. 45. P. 1829-1837.
- Nordø J. Long range transport of air pollutant in Europe and acid precipitation in Norway // Proc. 1st Intern. symp. on acid precipitation and forest ecosystems. USDA Forest Serv. General Techn. Rep. NE-23. 1976. P. 87-107.
- Nyborg M., Crepin J., Hoching D. et al. Effects of sulphur dioxide on the sulphur content and acidity of soils in Alberta, Canada // Proc. 1st Intern. symp. on acid precipitation and the forest ecosystems. USDA Forest Serv. General Techn. Rep. NE-23. 1976. P. 767-777.
- Nylander W. Les lichens du Jardin de Luxembourg // Bull. Soc. bot. France. 1866. Vol. 13. P. 364-372.
- Olszyk D. M., Bytnerowicz A., Fox C. A., Kats G., Dawson P. J., Wolf J. Injury and physiological responses of *Larrea tridentata* (DC.) coville exposed in situ to sulfur dioxide // Environ. Pollut. 1987. Vol. 48. P. 197-211.
- Overrein L. Sulfur pollution patterns observed: leaching of calcium in forest soil determined // Ambio. 1972. Vol. 1. P. 145-147.
- Padayatty J. Absorption of inorganic sulphate by embryos of rice (*Oryza sativa* L.) seeds // Indian J. Exp. Bot. 1973. Vol. 1. P. 430-432.
- Pakarinen P., Tolonen K. Rikin huuhtoutuminen pintaturpeesta // Suo. 1980. 31. S. 1-6.
- Pardee A., Prestidge L. S., Whippe M. B., Dreyfuss J. Binding site for sulfate and its relation to sulfate transport into *Salmonella typhimurium* // J. Biol. Chem. 1966. Vol. 241. P. 3962-3969.
- Patterson W. A., Olson J. J. Effects of heavy metals on radicle growth of selected woody species germinated on filter paper, mineral and organic soil substrates // Can. J. Forest Res. 1983. Vol. 13. P. 233-238.
- Payrissat M., Beilke S. Laboratory measurements of the uptake of sulfur dioxide by different European soils // Atmosph. Environ. 1975. Vol. 9. P. 211-217.
- Peard J. L. Distribution of corticolous noncrustose lichens on trunks of rocky mountain *Juniperus* in Boulder County Colorado // Bryologist. 1983. Vol. 86. P. 244-250.

- Peciar A. J. Epiphytische Moosgesellschaften der Slovake // Acta Fac. Rev. Not. Univ. Camenariae. 1965. Vol. 9. P. 8–9.
- Pelišek J. Okyselování lesních pud kyselými srážkami v oblasti žďarských vrchů na Českomoravské vrhovině // Lesnictví. 1983. 29. S. 673–682.
- Pelz E. Untersuchungen über die Fruktifikation rauchgeschädigter Fichtenbestände // Archiv. Forstwesen. 1963. Bd 12. S. 1066–1078.
- Perkins D. F., Millar R. O. Effects of airborne fluoride emissions near an aluminium works in Wales. Pt. 1. Corticolous lichens growing on broadleaved trees // Environ. Pollut. 1987. Vol. 4. P. 63–78.
- Prinz B., Brandt C. J. Study on the impact of the principal atmospheric pollutants on the vegetation // Comm. Europ. Communities. EUR 6644 EN. 1980. 110 p.
- Proctor M. C. F. Structure and eco-physiological adaptation in bryophytes // Bryophyte systematics. London; New York, 1979. P. 479–509.
- Puckett K. J., Nieboer E., Flora W. P., Richardson D. N. S. Sulfur dioxide: its effect on photosynthetic ¹⁴C fixation in lichens and suggested mechanism of phytotoxicity // New Phytol. 1973. Vol. 72. P. 141–154.
- Ranft H., Dässler H.-G. Rauchhärtestet on gehölzen im SO₂-Kabinenversuch // Flora. 1970. Bd 159. S. 573–588.
- Raunemaa T., Hari P., Kukkonen J., Antilla P., Katainen H.-S. Long-term changes of needle litter in coniferous forests of Finland // Can. J. Forest Res. 1987. Vol. 17. P. 466–471.
- Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. 632 p.
- Raynal D. J., Roman J. R., Eichenlaub W. M. Response of tree seedlings to acid precipitation. 1. Effect of substrate acidity on seed germination // Environ. and Exp. Botany. 1982. Vol. 22. P. 377–383.
- Rehfuess K. E. Über die Wirkungen der sauren Niederschläge in Waldökosystemen // Forstwiss. Cbl. 1981. Bd 100. S. 363–381.
- Reich P. B., Schoettle A. W., Stroc H. T., Troiano J., Amundson R. G. Effect of ozone and acid rain on white pine (*Pinus strobus*) seedlings grown in five soils. 1. Net photosynthesis and growth // Can. J. Bot. 1987. Vol. 65. P. 977–987.
- Rejment-Grochowska I. Concentration of heavy metals, lead, iron, manganese, zinc and copper in mosses // J. Hattori Bot. Lab. 1976. N 41. P. 225–230.
- Rennie P. J., Halstead R. L. The effects of sulphur on plants in Canada // Sulphur and its inorganic derivatives in the Canadian environment. Ottawa, 1977. P. 69–180.
- Reuss J. O. Simulation of soil nutrient losses resulting from rainfall acidity // Ecol. Modelling. 1980. Vol. 11. P. 15–38.
- Reuther M. Wie kvank ist unser Wald? // GSF: Mensch. + Umwelt. 1987. S. 11–18.
- Richards P. W. Tropical forest bryophytes: Synusiae and strategies // J. Hattori Bot. Lab. 1988. N 64. P. 1–4.
- Rippon J. E. Studies of acid rain on soil and catchments // Effects of acid precipitation on terrestrial ecosystems. NATO Adv. Res. Inst., Scarborough, 1978. Preprint, 10 p.
- Robinson E., Husar R. B., Galloway J. N. Sulfur oxides in the atmosphere // Sulfur oxides. Washington, 1978. P. 18–62.
- Robinson E., Robbins R. C. Emissions, concentrations, and fate of gaseous pollutants // Air pollution control. Pt 2. New York, 1972. P. 1–93.
- Roques A., Kerjean M., Auclair D. Effects de la pollution atmospherique par le fluor et le dioxyde de soufre sur l'appareil reproducteur femelle de *Pinus sylvestris* en forêt de Roumare (Seine-Maritime France) // Environ. Pollut. 1980. Vol. 21. P. 191–201.
- Roughan P. G., Batt R. D. The glicerolipid composition of leaves // Phytochemistry. 1969. Vol. 8. P. 363–369.
- Runeckles V. C., Palmer K. T., Trabelsi H. Effects of field exposures to SO₂ on douglas fir, *Agropyron spicatum* and *Lolium perenne* // Silva fenn. 1981. Vol. 15. P. 405–415.
- Rühling Å., Bååth E., Nordgren A., Söderström B. Fungi in metalcontaminated soil near the Gusum brass mill, Sweden // Ambio. 1984. Vol. 13. P. 34–36.
- Saggari S., Bettany J. R., Stewart J. W. B. Sulfur transformations in relation to carbon and nitrogen in incubated soils // Soil Biol. Biochem. 1981. Vol. 13. P. 499–511.

- Sarkar S. K., Mathotra S. S. Effect of SO₂ on organic acid content and malate dehydrogenase activity in jack pine needles // *Biochem. and Physiol. Plant.* 1979. Vol. 174. P. 438–445.
- Sarvas R. Investigations of flowering and seed crop of *Pinus sylvestris* // *Comm. Inst. Forest Fenn.* 1962. Vol. 54. P. 1–198.
- Sawicka E. Wpływ zanieczyszczeń emitowanych przez elektrownię Turów na środowisko przyrodnicze. Gleby i opady atmosferyczne // *Acta agr. et silv. Ser. silv.* 1982. 21. S. 65–77.
- Schier G. A. Germination and early growth of four pine species on soil treated with simulated acid rain // *Can. J. Forest Res.* 1987. Vol. 17. P. 1190–1196.
- Schiff J. A., Hodson R. C. The metabolism of sulfate // *Ann. Rev. Plant Physiol.* 1973. Vol. 24. P. 381–414.
- Schnitzer M. Effects of low pH the chemical structure and reactions of humic substances // Effects of acid precipitation on terrestrial ecosystems. NATO Adv. Res. Inst., Scarborough, 1978. Preprint, 37 p.
- Schofield W. B. Ecological significance of morphological characters in the moss gametophyte // *Bryologist.* 1981. Vol. 84. P. 149–165.
- Scholz F. Genökologische Wirkungen von Luftverunreinigungen aufgrund von expositionsunterschieden im Bestand // *Mitt. Forstl. Bundes-Versuchsanst. Wien*, 1981. N 137/1. S. 93–102.
- Scholz F., Bergmann F. Selection pressure by air pollution as studied by isozyme-gene-systems in Norway spruce exposed to sulfur dioxide // *Silvae genet.* 1985. Vol. 33. P. 238–241.
- Scott B. C. Predictions of in-cloud conversion rates of SO₂ to SO₄²⁻ based upon a simple chemical and kinematic storm model // *Atmos. Environ.* 1982. Vol. 16. P. 1735–1752.
- Sernander R. *Stockholms nature.* Uppsala, 1926. 189 S.
- Shibuya J., Maruo B., Benson A. A. Sulfolipid localization in lamellar lipoprotein // *Plant Physiol.* 1965. Vol. 40. P. 1251–1256.
- Shiff J. A., Hodson R. S. The metabolism of sulfate // *Ann. Rev. Plant Physiol.* 1973. Vol. 24. P. 381–414.
- Shimazaki K., Sugahara K. Inhibition site of the electron transport system in lettuce chloroplasts by fumigation of leaves with SO₂ // *Plant and cell Physiol.* 1980. Vol. 21. P. 125–135.
- Shimwell D. W., Laurie A. E. Lead and zinc contamination of vegetation in the Southern Pennines // *Environ. Pollut.* 1972. Vol. 3. P. 291–301.
- Sidhu S. S. Patterns of fluoride accumulation in boreal forest species under perennial exposure to emissions from a phosphorus plant // *Atmospheric pollution: Studies in environmental science.* 1980. Vol. 8. P. 425–432.
- Sidhu S. S. Effects of simulated acid rain on pollen germination and pollen tube growth of White spruce (*Picea glauca*) // *Can. J. Bot.* 1983. Vol. 61. P. 3095–3099.
- Sidhu S. S., Pritam Singh. Foliar sulfur content and related damage to forest vegetation near a lineboard mill in Newfoundland // *Plant Disease Reporter.* 1977. Vol. 61. P. 7–11.
- Sidhu S. S., Staniforth R. J. Effects of atmospheric fluorides on foliage and cone and seed production in balsam fir, black spruce and larch // *Can. J. Bot.* 1986. Vol. 64. P. 923–931.
- Silvius J. E., Ingle M., Baer C. H. Sulfur dioxide inhibition photosynthesis in isolated spinach chloroplasts // *Plant Physiol.* 1975. Vol. 56. P. 434–437.
- Skaar H., Ophus E., Gullvåg B. M. Lead accumulation within nuclei of moss leaf cells // *Nature.* 1973. Vol. 241. P. 215–216.
- Skye E. Lichens and air pollution: a study of cryptogamic epiphytes and environment in the Stockholm region // *Acta phytogeogr. suec.* 1968. Vol. 52. P. 1–122.
- Smith W. H. Air pollution and forests: Interactions between air contaminants and forest ecosystems. New York etc., 1981. 379 p.
- Sposito G., Page A. L. Cycling of metal ions in the soil environment // *Metal ions in biological systems.* New York; Basel, 1984. P. 287–332.
- Stamm A. J., Caplan P., Hinrichs R. A. Rain chemistry under the plume from an oil fired power plant – a case study // *Atmos. Environ.* 1984. Vol. 18. P. 817–823.

- Stutz H. P., Frehner E., Burkart A. Nadelverlust der Fichte und Samenqualität // Forstwiss. Cbl. 1987. Bd 106. S. 68–77.
- Suš E. Problemy zagrożenia środowiska naturalnego w podregionie Sudety // Prac. nauk. AE Wrocławiu, 1976. T. 83. S. 95–115.
- Suwannapinunt W., Kozlovski T. T. Effect of SO₂ on transpiration, chlorophyll content, growth and injury in young seedlings of woody angiosperms // Can. J. Forest Res. 1980. Vol. 10. P. 78–81.
- Sydow H. von. Acid deposition and forest health: the Swedish perspective // Pulp and Pap. Can. 1987. Vol. 88. P. 53–55.
- Szepesi D. J., Fekete K. E. Background levels of air and precipitation quality for Europe // Atmos. Environ. 1987. Vol. 21. P. 1263–1330.
- Tabatabai M. A., Bremner J. M. Forms of sulfur and carbon, nitrogen and sulfur relationships in Iowa soils // Soil Sci. 1972. Vol. 114. P. 380–386.
- Takamatsu T., Kusakabe R., Yoshida T. Analysis of metal-humic acid interaction by paper chromatography using humic acid impregnated filter paper // Soil Sci. 1983. Vol. 136. P. 371–381.
- Tamm C. O. Acid precipitation: biological effects in soil and on forest vegetation // Ambio. 1976. Vol. 5. P. 235–238.
- Tesař V., Temmlöva B. Content of silicon and sulfur in spruce needles as a demonstration of an accelerated aging of the organism by action of immissions // Commun. Inst. forest. Czechoslov. 1981. Vol. 12. P. 147–157.
- Thomas M. D., Hendricks R. H., Bryner C. C., Hill G. R. A study of the sulphur metabolism of wheat, barley and corn using radioactive sulphure // Plant Physiol. 1944. Vol. 19. P. 227–244.
- Thomas M. D., Hendricks R. H., Collier T. R., Hill G. R. The utilization of sulfate and sulfur dioxide for the nutrition of alfalfa // Plant Physiol. 1943. Vol. 18. P. 345–371.
- Thomas M. D., Hill G. R. Relation of sulfur dioxide in the atmosphere to photosynthesis and respiration of alfalfa // Plant Physiol. 1937. Vol. 12. P. 309–383.
- Tischner R., Kaiser U., Hüttermann A. Untersuchungen zum Einfluss von Aluminium-Ionen auf das Wachstum von Fichtenkeimlingen in Abhängigkeit von pH-Wert // Forstwiss. Cbl. 1983. Bd 102. S. 329–336.
- Türk R., Wirth V. The pH dence of SO₂ damage to lichens // Oecologia. 1975a. Vol. 19. P. 285–291.
- Türk R., Wirth V. Über die SO₂-Empfindlichkeit einiger Moose // Bryologist. 1975b. Vol. 78. P. 193–198.
- Türk R., Wirth V., Lange O. L. Carbon dioxide exchange measurements for determination of sulfur dioxide resistance in lichens // Oecologia. 1974. Vol. 15. P. 33–64.
- Turnet D. B. Atmospheric dispersion modeling: A critical review // J. Air Pollut. Contr. Assoc. 1979. Vol. 29. P. 502–519.
- Turner J., Lambert M. J. Sulfur nutrition of forest // Atmospheric sulfur deposition: Environmental impact and health effect. Ann Arbor, 1980. P. 321–333.
- Tyler G. Leaching rates of heavy metal ions in forest soil // Water, air and soil pollution. 1978. Vol. 9. P. 137–148.
- Tyler G. The impact of heavy metal pollution on forests: a case study of Gusum, Sweden // Ambio. 1984. Vol. 13. P. 18–24.
- Uhring J. Leaf anatomy of petunia in relation to pollution damage // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1978. Vol. 103. P. 23–27.
- Ulrich B. Destabilisierung von Waldökosystemen durch Akkumulation von Luftverunreinigungen // Forst.- und Holzwirt. 1981. Bd. 36, H. 21. S. 525–532.
- Ulrich B. Saure-Regen-Bedrohung für die Walder // Allg. Forstzeitung. 1982. Bd 93. S. 210–211.
- Ulrich B. A concept of ecosystem stability and of acid deposition as driving force for destabilization // Effects of accumulation of air pollutants in forest ecosystems. Dordrecht, 1983. P. 1–29.
- Vogl M. Physiologische und biochemiquantitative Messungen der SO₂- und CO₂-Absorption von Kiefernedeln bei Künstlicher Schwefeldioxidbegasung. Mitt. 2. Vergleichende Radeln bei Künstlicher Schwefeldioxidbegasung. Untersuchungen an getopften Kiefern (Pinus sylvestris) unter Freilandbedingungen // Biol. Zbl. 1964. Bd 83. S. 587–594.

Vogl M., Schenmann W., Börtitz S., Leonhardt U., Haedicke E. Untersuchungen zur individuellen Rauch und Frostresistenz von Fichten aus einem Schadgebiet im oberen Erzgebirge // Arch. Pflanzenschutz. 1964. Bd 8. S. 233–243.

Wachowska-Serwatka K., Serwatka J. Copper-processing works emission impact on the chemical composition of selected plant species // Ekol. pol. 1984. Vol. 32. P. 79–102.

Wangen L. E., Williams M. D. Elemental deposition downwind of a coal-fired power plant // Water, air and soil pollution. 1978. Vol. 10. P. 33–44.

Warming E. Oecology of plants. Oxford, 1909. 422 p.

Weinstein L. H. Fluoride and plant life // J. Occup. Medicine. 1977. Vol. 19. P. 49–78.

Wellburn A. R., Higginson C., Robinson D., Walmsley C. Biochemical explanations of more than additive inhibitory effects of low atmospheric levels of sulfur dioxide plus nitrogen dioxide upon plants // New Phytol. 1981. Vol. 88. P. 223–237.

Wentzel K. F. Empfindlichkeit und Resistenzunterschiede der Pflanzen gegenüber Luftverunreinigung // Forstarchiv. 1982. Bd 39. S. 189–194.

West D. C., McLaughlin S. B., Shugart H. H. Simulated forest response to chronic air pollution stress // J. Environ. Quality. 1980. Vol. 9. P. 43–49.

Whitby K. M., Hutchinson T. C. Heavy metal pollution in the Sudbury mining and smelting region of Canada. II. Soil toxicity tests // Environ. Conserv. 1976. Vol. 14. P. 47–57.

Whittaker H. Direct gradient analysis: Techniques // Handbook of vegetation science. Croningen, 1973a. P. 7–31.

Whittaker H. Direct gradient analysis: Result // Handbook of vegetation science. Croningen, 1973b. P. 33–51.

Wiebe H. H., Kramer P. J. Translocation of radio active isotopes from various regions of roots of barley seedlings // Plant Physiol. 1954. Vol. 29. P. 342–348.

Winner W. E., Koch G. W. Water relations and SO_2 resistance of mosses // J. Hattori Bor. Lab. 1982. N 52. P. 431–440.

Wippermann F. K. Was ergeben die Abschätzungen des Ferntransports von Luftverunreinigungen // Hohe Schornsteine als Element der Luftreinhaltungspolitik in Nordrhein-Westfalen. Ergebnis eines Colloquiums 11.12.1980. Düsseldorf, 1981. S. 25–38.

Wolf J. D. Sulfate retention by acid sulfate-polluted soils in the Copper Basin area of Tennessee // Soil Sci. Soc. Amer. J. 1981. Vol. 45. P. 283–287.

Wood T., Bormann F. H. Short-term effects of a simulated acid rain upon the growth and nutrient relations of *Pinus strobus* L. // Water, air and soil pollution. 1977. Vol. 7. P. 479–488.

Wotton D. L., Jones D. C., Phillips S. F. The effect of nickel and copper deposition from a mining and smelting complex on coniferous regeneration in the boreal forest of northern Manitoba // Water, air and soil pollution. 1986. Vol. 31. P. 349–358.

Wulff K., Kerodiopoulus D. Salt dependent conformational changes of alanine dehydrogenase from *Halobacterium salinarium* // Abstr. 9th FEBS meeting. Budapest, 1974. P. 74.

Ziegler I. The effect of SO_2 pollution on plants metabolism // Residue Revs. 1975. Vol. 56. P. 79–105.

Ziegler I., Hampp R. Control of $^{35}\text{SO}_4^{2-}$ and $^{35}\text{SO}_3^{2-}$ incorporation into spinach chloroplasts during photosynthetic CO_2 fixation // Planta. 1977. Vol. 137. P. 303–307.

Zöttl H. W. Waldschäden und Nährelementversorgung // Düsseldorf. Geobot. Kolloq. 1985. N 2. S. 31–41.

Zwoliński J., Widera S. Wpływ niektórych metali niezależnych na drzewostany sosnowe // Sylwan. 1982. T. 126. S. 27–34.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ (В. А. Алексеев)	3
ВВЕДЕНИЕ (В. А. Алексеев)	4
ГЛАВА 1. Резервуары и потоки серы в биосфере и их изменение под влиянием техногенных воздействий	7
Резервуары серы в наземных экосистемах (О. Г. Чертов)	7
Сера в атмосфере (В. А. Алексеев)	11
Поступление серы в атмосферу	11
Перенос, трансформация и выведение соединений серы из атмосферы	18
Концентрация соединений серы в атмосфере	23
ГЛАВА 2. Сера как элемент питания и загрязнитель (С. А. Сергейчик)	24
Роль серы в жизни растений	24
Двуокись серы: фитотоксическое действие, поглощение и метаболизация в растениях	29
ГЛАВА 3. Чувствительность растений и стандарты на загрязнение атмосферы (В. А. Алексеев)	33
ГЛАВА 4. Некоторые вопросы диагностики и классификации поврежденных загрязнением лесных экосистем (В. А. Алексеев)	38
Диагностика повреждений деревьев и древостоев при атмосферном загрязнении и оценка их жизненного состояния	38
Диагностические признаки повреждения листьев при воздействии атмосферных выбросов различных промышленных предприятий	39
Диагностика жизненного состояния деревьев	44
Оценка жизненного состояния древостоев	47
Классификация поврежденных загрязнением лесных экосистем	51
ГЛАВА 5. Изменение лесных почв под воздействием загрязнения соединениями серы с различными примесями	54
Вводные замечания (О. Г. Чертов)	54
Влияние кислотных осадков на лесные почвы (О. Г. Чертов)	56
Загрязнение лесных почв серой в комплексе со щелочной золой (О. Г. Чертов, В. Д. Друзина, Г. П. Меньшикова)	61
Влияние на лесные почвы загрязнения серой в комплексе с тяжелыми металлами (О. Г. Чертов, И. В. Лянгузова, В. Д. Друзина, Г. П. Меньшикова)	65
Увеличение содержания серы в почве в региональном масштабе при промышленном загрязнении (О. Г. Чертов)	73

ГЛАВА 6.	Химический состав растений при атмосферном и почвенном загрязнении (И. В. Лянгузова, О. Г. Чертов)	75
ГЛАВА 7.	Влияние атмосферного загрязнения двуокисью серы с примесью тяжелых металлов на строение и рост северотаежных деревьев и древостоев	87
	Влияние загрязнения на изменение морфоструктуры деревьев (В. А. Алексеев, И. В. Лянгузова)	87
	Радиальный прирост сосны обыкновенной на Кольском полуострове (Н. В. Ловелиус, В. Т. Ярмишко)	94
	Влияние атмосферного загрязнения двуокисью серы с примесью тяжелых металлов на строение и продуктивность северотаежных древостоев (В. А. Алексеев, В. Т. Ярмишко)	105
ГЛАВА 8.	Влияние атмосферного загрязнения на семеношение хвойных пород (Н. И. Ставрова)	115
ГЛАВА 9.	Влияние атмосферного загрязнения на возобновление хвойных пород (Н. И. Ставрова)	121
ГЛАВА 10.	Влияние атмосферного загрязнения окислами серы на эпифитный лишайниковый покров северотаежных основных лесов (В. В. Горшков)	144
ГЛАВА 11.	Влияние атмосферного загрязнения на моховой покров северотаежных лесов (Е. Н. Андреева)	159
ЛИТЕРАТУРА		173