
ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 630*114.351

ФОРМИРОВАНИЕ И ФРАКЦИОННЫЙ СОСТАВ ДРЕВЕСНОГО ОПАДА В КЕДРОВО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСАХ ЮЖНОГО СИХОТЭ-АЛИНЯ¹

© 2025 г. Г.А. Гладкова^{a,*}, Л.А. Сибирина^a, А.М. Омелько^a, А.А. Жмеренецкий^a, О.Н. Ухваткина^a, А.В. Куприн^a

^a Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
просп. 100-летия Владивостока, д. 159, Владивосток, 690022 Россия

*E-mail: gladkova@biosoil.ru, kyprins@mail.ru

Поступила в редакцию 07.04.2025 г.

После доработки 22.05.2025 г.

Принята к публикации 14.08.2025 г.

Изучение формирования древесного опада является необходимым этапом в познании системы лес— почва и особенностей глобального биогеохимического цикла в лесных биогеоценозах. Целью данной работы было оценить сезонную динамику и пространственное внутрибиогеоценотическое варьирование массы и фракционного состава древесного опада в малонарушенных кедрово-широколиственных лесах Южного Сихотэ-Алиня (Приморский край). Опад, включающий хвою, листья, ветви, генеративные и другие фракции, собирался на пяти постоянных пробных площадях, характеризующих разнокустарниковый кедровник с участием бересклета желтой и липы, с августа 2023 по август 2024 г. На каждой пробной площади было размещено по 10 опадоуловителей размером 0.5 м². Средняя масса опада за указанный период составила 4.74 ± 0.13 т га⁻¹. В период с 1974 по 1991 г. в сходных биогеоценозах ежегодное поступление опада варьировало в диапазоне 3.87—4.63 т га⁻¹. Современное незначительное превышение этих многолетних значений, вероятно, связано с экстремально влажными и теплыми летними сезонами 2023 и 2024 гг., а также с внутренними изменениями в структуре сообщества. Фракционный состав опада существенно различался между пробными площадями и отражал состав древостоя. Основное опадение листьев и хвои наблюдалось в осенний период (сентябрь–октябрь); летом в опаде преобладали генеративные органы, а зимой и весной — ветви и кора. Наиболее выраженное отличие, по сравнению с периодом 1974—1991 гг., связано с увеличением доли листового компонента опада при одновременном снижении средней массы хвои, ветвей и генеративных органов. Расчетная фитомасса живых компонентов (хвоя, листья и ветви) составила 4.7 ± 0.7 ; 2.5 ± 0.3 и 35.4 ± 0.9 т га⁻¹ соответственно. Средняя масса хвои и листьев, зафиксированная в опадоуловителях, доходила до 28 и 93% от соответствующих живых фракций. Существенное влияние на пространственное распределение опада на пробных площадях оказывают ветер и склоновое положение исследуемого биогеоценоза.

Ключевые слова: биогеоценоз, *Pinus koraiensis*, кедрово-широколистственные леса, Южный Сихотэ-Алинь, погодно-климатические условия.

DOI: 10.31857/S0024114825050094

Опад древесных пород играет важную роль в функционировании лесных экосистем: он влияет на лесную растительность через почвенную среду, определяет особенности почвообразовательных процессов и является важным звеном в круговороте веществ и биогеохимических циклах, включая углеродный (Лукина и др., 2020). Учет внутрибиогеоценотического варьирования в формировании древесного опада дает более точные оценки процессов, происходящих в лесах (Иванова,

Лукина, 2017). Для оценки углеродного баланса необходимы количественные характеристики опада как одного из ключевых источников поступления углерода в почву (Matala et al., 2008). В условиях современных климатических изменений и антропогенного воздействия возрастает углеродный отток из растительности в атмосферу, что связано с сокращением времени круговорота углерода в лесах. Существенный вклад в эти процессы вносит древесный опад (Zhao et al., 2022).

¹ Работа выполнена в рамках реализации ВИПГЗ “Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов на территории Российской Федерации, обеспечение создания системы учета данных о потоках климатически активных веществ и бюджете углерода в лесах и других наземных экологических системах” (рег. номер: 123030300031-6) и государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (рег. номер: 124012400285-7).

На Верхнеуссурийском стационаре (ВУС) Биологического-почвенного института (ныне — ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) исследования опада проводились с 1974 по 1991 г. в рамках международной биогеоценотической программы “Человек и биосфера” (МАБ) (Неронов, Лущекина, 2018). Наблюдения за сезонной динамикой опада осуществлялись в течение 4–10 лет на постоянных пробных площадях (пр. пл.), заложенных в пихтово-еловых, широколиственных ильмо-в-ясеневых, а также кедрово-широколиственных лесах (Музарок и др., 1977; Селиванова, 1982, 1984; Селиванова и др., 1987; Сапожников и др., 1993; Ильина, 1994). Пробные площади были размещены в типичных биогеоценозах, отражающих различные стадии восстановительных и возрастных смен. Часть из них представляла собой звенья высотно-экологических рядов.

Кедрово-широколиственные леса (КШЛ), где основным лесообразователем является *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc. (кедр корейский, сосна корейская), характеризуются исключительным биоразнообразием и высоким уровнем эндемизма флоры и фауны, выступая центрами сохранения редких и реликтовых видов растений и животных. Это уникальные экосистемы с многоярусной и сложной пространственной структурой, где сочетаются элементы таежной и широколиственной флоры. Кедр, “даже не являясь доминантом в лесных сообществах, ... представляет ключевое звено в экосистемах” (Огуреева и др., 2012). В биоме кедрово-широколиственных лесов наблюдения за опадом были наиболее продолжительными и охватывали наибольшее число фитоценозов. Это связано со сложностью изучения КШЛ, обусловленной многопородным составом древостоя,

изменяющимся в процессе прохождения различных возрастных и восстановительных стадий и смен как под влиянием естественных, так и антропогенных факторов — рубок, пожаров и иных катастрофических воздействий (Современное..., 2009; Иванов и др., 2022).

В настоящее время значительная часть КШЛ российского Дальнего Востока освоена и кедр в них утратил доминирующее положение либо играет второстепенную роль (Кудинов, 2004). Аналогичные леса, произрастающие в Северо-Восточном Китае и на Корейском полуострове, подверглись еще более сильной трансформации в результате хозяйственной деятельности, массовых вспышек насекомых-вредителей и заболеваний древесных пород. Комплексная оценка углеродного баланса сосновых лесов с учетом рисков, связанных с биотическими повреждениями, имеет большое значение для достижения глобального углеродного пика и целей углеродной нейтральности (Zhou et al., 2024).

Цель работы — оценить сезонную динамику и пространственное внутрибиогеоценотическое варьирование массы и фракционного состава древесного опада в малонарушенных кедрово-широколиственных лесах Южного Сихотэ-Алиня (Приморский край).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Природно-климатические условия района исследования. Район исследования расположен в центральной части Приморского края, в пределах 43–44° северной широты и 132–134° восточной долготы (рис. 1). Согласно физико-географическому

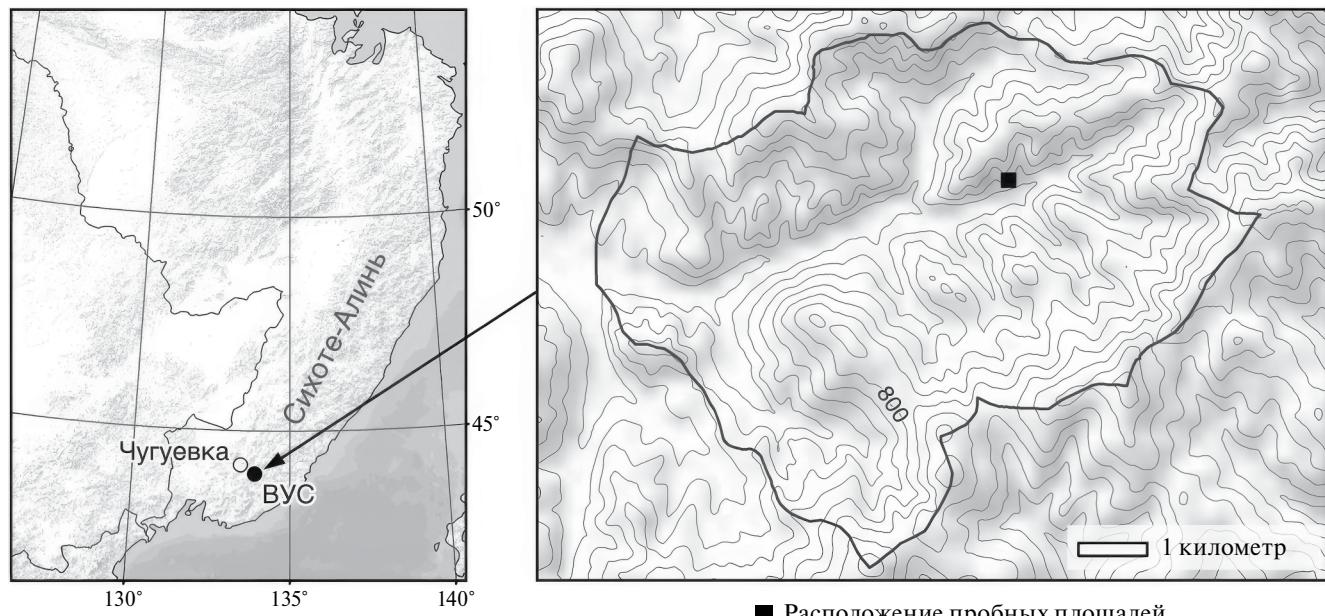


Рис. 1. Местоположение Верхнеуссурийского стационара и пробных площадей (Приморский край).

районированию (Гвоздецкий, Михайлов, 1987), он относится к Сихотэ-Алинской горной области Амуро-Приморской страны; большая часть территории входит в состав Западно-Сихотэ-Алинской провинции. Верхнеуссурийский стационар расположен в бассейне реки Правая Соколовка — верхней составляющей правого притока четвертого порядка реки Уссури. По природным характеристикам исследуемый участок типичен для среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня.

Рельеф территории горный, представлен низкими и среднегорными массивами со средней крутизной склонов около 20° , местами до $30-40^{\circ}$. Средняя высота водоразделов в бассейне р. Правая Соколовка составляет 500—700 м над ур. м., максимальная точка достигает 1160 м. Основной водораздел имеет плавные очертания и представлен вытянутыми волнистыми гребнями с отдельными возвышенностями и слабо выраженными седловинами.

Региональные и локальные особенности климата приводятся в работах А. С. Жильцова (1978) и Т. А. Комаровой с соавторами (2009). Климат на ВУС характеризуется как континентальный с муссонными чертами. Для района характерно теплое

лето из-за частого поступления влажного воздуха с юго-востока и очень холодная зима, обусловленная притоком охлажденных и сухих континентальных воздушных масс, формирующихся в области мощного азиатского антициклона.

Характеристика биогеоценоза. Исследования проведены в рамках проекта ВИПГЗ “Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пуль углерода и потоков парниковых газов на территории Российской Федерации”. Было заложено пять постоянных пробных площадей в верхней части бассейна р. Правая Соколовка на высоте 650 м, на средней части крутого ($25-30^{\circ}$) выпуклого склона юго-западной экспозиции. Биогеоценоз представлен разнокустарниковым кедровником с участием бересклета желтой и липы (далее именуемом БГЦ). Суммарная площадь пробных площадей составила 1.25 га, каждая — по 0.25 га. Древостой многопородный, отчетливого ярусного строения не имеет; в его составе отмечено 17 видов деревьев (табл. 1). Полнота древостоя — 0.5—0.6, средний возраст — около 200 лет.

Методика сбора опада. На БГЦ было размещено 50 опадоуловителей случайным образом

Таблица 1. Таксационная характеристика древостоя на пробных площадях Верхнеуссурийского стационара, данные на 1 га

№ пробной площади	Состав древесного яруса*	Количество, шт.		Площадь сечения, м ²	Запас, м ³		Средние	
		живых	сухих		живых	сухих	диаметр, см	высота, м
1—2023	5К 3Лп 1Км 1Пб ед. Еа, Тм, Вш, Рб	792	40	51.86	486.83	7.06	28.9	20.5
2—2023	5К 4Лп 1Км ед. Еа, Пб, Ос, Тр, Рб	528	16	47.47	449.09	13.04	33.8	22.1
3—2023	6К 2.5Лп 1.5Км ед. Д, Пб, Ил, Еа, Ос, Рб	536	58	53.26	519.92	2.28	35.6	23.0
4—2023	6Лп 1Бж 1Еа 1К 1Км, ед. Пб, Ил, Тр, Ям, Рб	580	36	51.69	464.15	25.74	33.7	19.3
5—2023	3К 3Лп 1Бж 1Пб 1Еа 1Км ед. Кж, Вш, Бх, Рб, Кз, Тр	852	48	47.55	447.14	23.95	26.7	20.5
Общий для БГЦ	4К 4Лп 1Км 1Еа +Пб, +Бж ед. Ил, Д, Тм, Кж, Вш, Тр, Рб, Бх, Ос, Кз, Ям	658	158	50.36	473.43	67.28	31.3	22.0
3—1974*	I 8К 1Еа 1Бж ед. Пб II 3Пб 2К 2Км 1Еа 1Лп 1Бж	252 418	—	24.18 10.79	256.6 80.0	7.6 10.5	35.4 16.8	21.7 13.8
15—1977*	I 6К 2Лп 1Бж 1Км+Пб ед Еа II 8Км 1Ил 1Лп +Бж, К, Пб ед. Ям	152 480	—	15.36 18.20	158.6 146.7	10.9 12.9	39.5 21.9	23.7 15.0
17—1977*	I 6Бж 2Лп 1К 1Еа II 5Пб 2Еа 1Лп 1К 1Км	190 110	—	26.95 3.34	335.2 26.3	33.8 26.3	41.7 19.0	26.1 14.5

Примечание. Расшифровка сокращений древесных пород: К — кедр корейский, сосна корейская (*Pinus koraiensis*); Еа — ель аянская (*Picea ajanensis* = *P. jezoensis*); Пб — пихта белокорая, почковешуйная (*Abies nephrolepis*); Лп — липа Таке (*Tilia taquetii*), Вш — вишня Максимовича, черемуха Максимовича (*Padus maximowiczii*); Кж — клен желтый, укурунду (*Acer ukurunduense*); Кз — клен зеленокорый (*A. tegmentosum*); Км — клен моно, мелколистный (*A. mono*); Ос — осина (*Populus tremula*); Тм — тополь Максимовича (*Populus maximowiczii*); Рб — рябина амурская, похуашаньская (*Sorbus pochuashanensis*); Тр — трескун амурский, сирень амурская (*Ligustrina amurensis*); Д — дуб монгольский (*Quercus mongolica*); Ил — ильм, вяз лопастный (*Ulmus laciniata*); Ям — ясень маньчжурский (*Fraxinus mandshurica*); Бж — бересклет ребристая, желтая (*Betula costata*); Бх — бархат амурский (*Phellodendron amurense*). Под * — данные приведены по Глаголеву и др. (1979); здесь и в табл. 3—5 прочерк означает отсутствие данных.

в межкроновых и подкроновых пространствах лесообразующих пород. Площадь каждого опадоуловителя составляла 0.5 м^2 ($0.71 \times 0.71 \text{ м}$). Опад собирался один год: в сентябре и октябре 2023 г. (осенний), мае (зимне-весенний) и августе 2024 г. (летний). Такой подход соответствует методике большинства исследований в аналогичных формациях Северо-Восточного Китая (Jia et al., 2018). В ранних работах на ВУС применялись опадоуловители площадью 1 м^2 ($1 \times 1 \text{ м}$) в количестве от 10 до 25 на одну пр. пл. (Селиванова, 1984).

В лабораторных условиях собранный опад разделяли на восемь основных фракций: хвою кедра, хвою пихты белокорой и ели аянской, листья липы Таке, листья клена моно, прочие листья (в том числе подлеска и поврежденные, полуразложившиеся фрагменты), генеративные органы (цветки, плоды, семена, стробилы, семенные чешуйки, шишки), ветви ($d \leq 1.5 \text{ см}$) и кору, прочее (мхи, лишайники, насекомые, моллюски, экскременты насекомых).

На некоторых площадках отбирались листья бересклета желтой, дуба монгольского, рябины, черемухи Максимовича, осины, тополя, трескуна, лещины маньчжурской и ильма горного. Масса опада и его фракций, как и фитомасса, определялись в пересчете на абсолютно сухое вещество.

Опад травяного покрова не учитывался, так как его вклад в общей массе опада в КШЛ ВУС оценивалась в пределах 0.1–1.3% (Сапожников и др., 1993).

Противоположным процессом по отношению к отмиранию органических компонентов растительности является накопление биомассы (фитомассы) (Дылис и др., 1964). Оценку надземной фитомассы древостоев КШЛ и ее отдельных фракций на ВУС выполнил В. Н. Дюкарев по данным модельных деревьев в соответствии с методиками МАБ (Сапожников и др., 1993; Дюкарев, 2004). На основании этих данных была составлена карта фитомассы лесов Приморского края, а также рассчитаны коэффициенты емкости фитомассы для различных фракций основных лесообразующих пород (Атлас..., 2005). Эти коэффициенты были использованы в оценке

фитомассы по модифицированной нами формуле экспресс-метода (Способ определения..., 2006): $R_{\text{ФХ}} = K_{\text{ФХ}} \times M_i$, где $R_{\text{ФХ}}$ — надземная фитомасса хвои, т га^{-1} ; $K_{\text{ФХ}}$ — коэффициент емкости фитомассы хвои, т м^3 ; M_i — запас конкретной породы, $\text{м}^3 \text{га}^{-1}$; $R_{\text{ФЛ}} = K_{\text{ФЛ}} \times M_i$, где $R_{\text{ФЛ}}$ — надземная фитомасса листьев, т га^{-1} ; $K_{\text{ФЛ}}$ — коэффициент емкости фитомассы листьев, т м^3 ; M_i — запас конкретной породы, $\text{м}^3 \text{га}^{-1}$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На постоянных пробных площадях БГЦ, различающихся по составу древостоя (табл. 1), средняя масса древесного опада за период с августа 2023 по август 2024 г. составила $4.74 \pm 0.13 \text{ т } \text{га}^{-1}$ (среднее \pm стандартная ошибка). Изменчивость между площадками была невысокой — 6.1% (табл. 2). В течение сезона 2023/2024 гг. для четырех площадок наблюдалось растянутое и нарастающее поступление опада: масса летнего опада ($87.0 \pm 8 \text{ г } \text{м}^{-2}$) превышала зимне-весеннюю ($76 \pm 5 \text{ г } \text{м}^{-2}$) и характеризовалась наибольшей изменчивостью (19.5%). Максимальное поступление опада на всех площадках наблюдалось осенью. Исключением стала пр. пл. 4—2023, где были отмечены два максимума — в зимне-весенний и осенний периоды, аналогично данным предыдущих исследований (Сапожников и др., 1993).

Опадение листьев и хвои происходило преимущественно в осенний период (рис. 2): около трети их массы — в сентябре, почти две трети — в октябре. В опаде были представлены листья и хвоя 15 древесных видов, 4 видов подлеска (*Acer barbinerve*, *Corylus mandshurica*, *Philadelphus tenuifolius*, *Lonicera chrysanthra*) и 2 вида лиан (*Actinidia kolomikta*, *Schisandra chinensis*).

Фракционный состав опада существенно варьировал между пробными площадками, отражая особенности состава древостоя (табл. 1, 2; рис. 3). На трех пр. пл. преобладала хвоя кедра ($124\text{--}162 \text{ г } \text{м}^{-2}$), составляя 25–33% годового опада. На пр. пл. 4—2023

Таблица 2. Сезонная динамика массы опада на пробных площадях, $\text{г } \text{м}^{-2}$ и % от массы годового опада

Номер пробной площади								Среднее по БГЦ		V, %	Среднее по ВУС*			
1—2023		2—2023		3—2023		4—2023		5—2023						
г м^{-2}	%	г м^{-2}	%	г м^{-2}	%	г м^{-2}	%	г м^{-2}	%		г м^{-2}	%		
Зима-весна														
82	16.9	53	11.6	80	17.1	81	18.3	85	16.2	76 ± 5	16.1	15.5	96	21.4
Лето														
97	20.1	100	22.0	87	18.5	54	12.4	98	18.7	87 ± 8	18.4	19.5	76	16.9
Осень														
304	63.0	302	66.4	302	64.4	305	69.3	342	65.1	311 ± 7	65.5	4.9	277	61.7
Всего за год, г $\text{м}^{-2}/\text{га}^{-1}$														
483/4.83	455/4.55	469/4.69	440/4.40	525/5.25	474±13/4.74±0.13	6.1								449/4.49

Примечание. *Данные рассчитаны по Селивановой (1984); Ильиной (1994); V — коэффициент вариации.

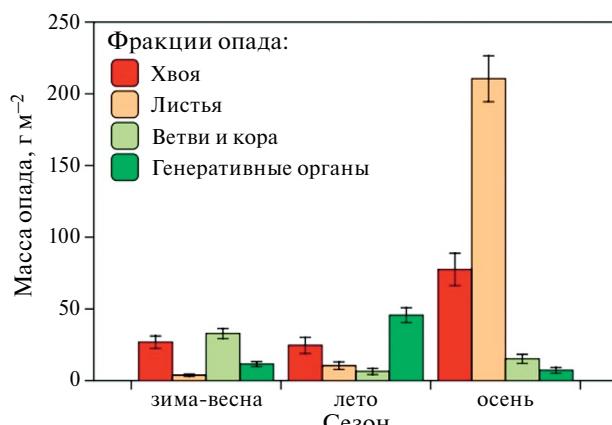


Рис. 2. Среднее поступление опада по сезонам на БГЦ.

с преобладанием лиственных пород масса кедровой хвои была минимальной — 21 г м^{-2} (4.8%).

Листья липы составляли от 22.2 до 30% массы опада (в среднем — $116.4 \pm 4.1 \text{ г м}^{-2}$), клена — $51.2 \pm 3.7 \text{ г м}^{-2}$ (9.3–14.4%). Листья бересклета желтой отмечены только на пр. пл. 4–2023 и 5–2023, процент их участия в годичной массе опада невелик. Хвоя или аянской и пихты белокорой преобладала на этих же площадках. Фракция “прочие листья”, масса которой составила $26.4 \pm 6.2 \text{ г м}^{-2}$ (3.1–9.5%), включала малочисленные листья, поврежденные или трудно-различимые фрагменты листьев древесных пород. Такие породы, как тополь, осина, ильм, дуб и прочие, представлены незначительно (табл. 3). Подлесок вносил в общий опад до 3% ($9.2 \pm 1.6 \text{ г м}^{-2}$). В опадоуловители попадали листья и семена, занесенные с прилегающей территории ветром, как, например, листья тополя на пр. пл. 4–2023.

Средняя масса генеративных органов, поступающих в опадоуловители в течение всего года на БГЦ, составила $64.2 \pm 4.3 \text{ г м}^{-2}$ (13.5% от годовой массы опада) (рис. 2; табл. 2, 3). В зимне-весенном опаде, масса которого в среднем равнялась $12 \pm 1.5 \text{ г м}^{-2}$, преобладали прошлогодние, часто недоразвитые семена клена моно и ильма, орешки липы, цветы кленов моно и бородатого. Основное опадение генеративных органов, состоящих из недоразвитых орешков липы, цветов и крылаток кленов, чешуйек мужских стробил кедра, шишечек ели аянской, семян ильма, а на пр. пл. 5–2023 — ягод черемухи Максимовича, пришлось на летний период; средняя масса этой фракции на пр. пл. составила $46 \pm 4.7 \text{ г м}^{-2}$. Осенью оказалось в опадоуловителях всего $7 \pm 0.9 \text{ г м}^{-2}$ генеративных органов, в основном это были крылатки кленов, желуди, орешки липы и чешуйки стробил.

Основная масса ветвей и коры оказалась в опадоуловителях в зимне-весенний период — $32.8 \pm 0.3 \text{ г м}^{-2}$. В целом за сезон 2023/2024 гг. масса этой фракции составила $54.5 \pm 0.5 \text{ г м}^{-2}$, или 11.5% от годовой массы опада (рис. 2, табл. 3).

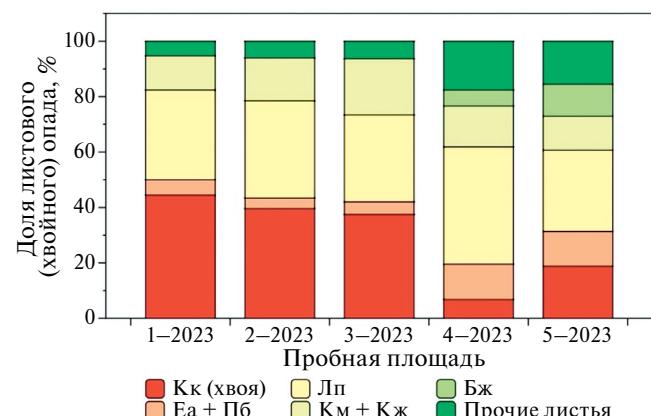


Рис. 3. Фракционный состав массы листьев (хвои) на пробных площадях БГЦ, % от годовой массы опада. Сокращения древесных пород приведены в табл. 1.

Доля фракции “прочее” в общей массе опада незначительна — $2.0 \pm 0.3 \text{ г м}^{-2}$, или 0.2–0.7% от годовой массы опада. В данной фракции преобладали мхи и лишайники, которые попали в опадоуловители в основном с корой старых деревьев. Конструкция опадоуловителей позволила получить первые данные о видовой структуре и биомассе “артроподного дождя” в кедрово-широколиственных лесах региона, однако для получения точных данных необходима модернизация методики, которая учитывала бы поступление кроновой микро- и мезофауны, а также продуктов их жизнедеятельности для оценки вклада этих животных в биологический круговорот веществ в лесных экосистемах и поддержание функционального единства почвенных пищевых сетей. Во всех опадоуловителях присутствовали представители следующих таксонов: Forficulidae, Coleoptera, Lepidoptera, Gastropoda, Hymenoptera, Diptera, Hemiptera и Aranei, сухая биомасса “артроподного дождя” в летние месяцы варьировала от 0.16 до 4.8 г м^{-2} . Показано, что в лесах умеренного пояса вклад “артроподного дождя” может составлять до 7% потока органики, поступающего из полога леса (Rozanova et al., 2022).

Для годичной массы почти всех фракций опада на БГЦ характерны высокие коэффициенты вариации, в отдельных случаях превышающие 50% (табл. 3). Низкая изменчивость отмечена лишь для листьев липы. Такие и хвойно-листового компонента, средняя — для генеративных органов, листьев клена моно и суммы всех листьев.

Фитомасса ветвей, хвои и листвы. Состав и структура фитомассы кедрово-широколиственных лесов на ВУС изменчива и зависит от доли участия в составе древостоя многочисленных древесных пород, которые определяют качественные и количественные характеристики лесного опада, подстилки и круговорота веществ (Сапожников и др., 1993). В табл. 4 приведена расчетная фитомасса листвы и хвои.

Таблица 3. Фракционный состав и масса годичного опада на БГЦ, в г м⁻² и % от массы опада

Фракция опада	Номер пробной площади										M±SE, г м ⁻²	V, %		
	1—2023		2—2023		3—2023		4—2023		5—2023					
	г м ⁻²	%	г м ⁻²	%	г м ⁻²	%	г м ⁻²	%	г м ⁻²	%				
Лп*	118	24.4	111	24.4	104	22.2	132	30	117	22.3	116.4±4.1	7.9		
Км+Кж	45	9.3	49	10.7	67	14.3	46	10.4	49	9.3	51.2±3.7	16.0		
Бж	—	—	—	—	—	—	18	4.2	46	8.8	32±9.6	42.6		
Тм	2	0.4	—	—	—	—	2	0.4	—	—	2.0	—		
Ос	—	—	5	1.1	1	0.2	—	—	—	—	3.0	—		
Иг	—	—	—	—	1	0.2	15	3.4	6	1.1	7.3±3.3	79.0		
Д	—	—	—	—	2	0.4	—	—	—	—	2.0	—		
Tr	—	—	—	—	—	—	3	0.7	—	—	3.0	—		
Рб	0.2	0.04	—	—	—	—	1	0.3	—	—	0.6	—		
Вш	—	—	—	—	—	—	—	—	6	1.1	6.0	—		
Подлесок	11	2.3	13	2.9	6	1.3	12	2.6	4	0.8	9.2±1.6	38.5		
Прочие листья	17	3.5	14	3.1	17	3.6	34	7.8	50	9.5	26.4±6.2	52.1		
Всего листьев	193	39.9	192	42.2	198	42.2	263	59.8	278	52.9	224.8±16.8	16.8		
Кк (хвоя)	162	33.5	125	27.5	124	26.4	21	4.8	75	14.3	101.5±21.9	48.2		
Ea+Пб	20	4.2	12	2.6	15	3.2	40	9	50	9.5	27.5±6.7	54.3		
Всего хвои	182	37.7	137	30.1	139	29.6	61	13.8	125	23.8	129±17.6	30.5		
Всего листьев и хвои	375	77.7	329	72.3	337	71.8	324	73.7	403	76.7	353.6±13.6	8.6		
Генеративные органы	68	14.1	80	17.6	64	13.6	56	12.7	53	10.1	64.2±4.3	14.9		
Ветви	38	7.9	44	9.7	65	13.9	58	13.2	68	12.9	54.5±5.3	21.6		
Прочее	2	0.4	2	0.4	3	0.7	2	0.4	1	0.2	2.0±0.3	31.6		

Примечание. *Расшифровка сокращений древесных пород приведена в табл. 1; M ± SE — среднее значение массы ± стандартная ошибка средней.

Таблица 4. Сопоставление фитомассы крон древостоев и фракций опада на пробных площадях БГЦ

Номер пробной площади	Фитомасса крон			Опад						% от фитомассы	
	т га ⁻¹			т га ⁻¹			т га ⁻¹				
	хвоя	листья	хвоя, листва	хвоя	листья	хвоя, листва	хвоя	листья	хвоя, листва		
3—1974*	—	—	7.3	—	—	2.8	—	—	—	38.4	
15—1977*	—	—	4.9	—	—	2.7	—	—	—	55.1	
17—1977*	—	—	5.0	—	—	2.5	—	—	—	50.0	
1—2023	5.7	2.1	7.8	1.8	1.9	3.7	32.1	90.2	47.4		
2—2023	4.6	2.2	6.8	1.4	1.9	3.3	29.8	86.5	48.5		
3—2023	6.5	2.0	8.5	1.4	2.0	3.4	21.4	100.5	40.0		
4—2023	2.1	3.7	5.8	0.6	2.6	3.2	28.8	70.0	55.2		
5—2023	4.7	2.3	7.0	1.2	2.8	4.0	26.5	119.8	57.1		
M±SE	4.7±0.7	2.5±0.3	7.2±0.4	1.3±0.2	2.2±0.2	3.5±0.1	27.7	93.4	49.6		

Примечание. *Данные приведены по Селивановой (1984).

Фитомасса живой хвои в два-три раза превышает массу листьев (исключение — пр. пл. 4—2023), в опаде листвы в 1—1.4 раза больше, чем хвои (а на пр. пл. 4 и 5—2023 превышение составляет более четырех и двух раз).

На пробных площадях БГЦ годичное опадение хвои в среднем составило 27.7% от массы живой хвои (табл. 4). Максимальный срок жизни хвои кедра корейского, которая преобладала в опаде на четырех пробных площадях, — 3—5 лет; у ели аянской и пихты белокорой максимальное количество хвои опадает на 5—6-й год жизни (Базунова и др., 1977). Листьев в опадоуловителях в среднем оказалось 93.4% от расчетной фитомассы; на пробных площадях их количество варьировало от 70 до 119.8%, что можно объяснить расположением опадоуловителей на крутом склоне и заносом листвы и хвои ветром с близких или более удаленных участков. Это согласуется с выводом Л. Т. Крупской и А. П. Сапожникова (Крупская, Сапожников, 1978), что в горных условиях значительная часть опада поступает извне из смежных биогеоценозов благодаря воздушным инверсиям. В осенний период, когда происходит смена летнего муссона на зимний, на стационаре увеличивается повторяемость ветров со скоростью 6—9 м сек⁻¹ (Комарова и др., 2009).

В среднем масса хвои и листьев в опаде составила ~50% от расчетной фитомассы. В предыдущих исследованиях доля хвойно-листовой фракции опада варьировала от 38.4 до 55.5% от фитомассы зеленых частей древостоя (Селиванова, 1984).

Многолетние наблюдения за поступлением опада в кедрово-широколиственных лесах Верхнеуссурийского стационара (1974—1991 гг.) показали, что годовая масса опада варьировала в пределах 3.87—4.63 т га⁻¹, демонстрируя относительную стабильность (Музарок и др., 1977; Селиванова, 1982, 1984; Сапожников и др., 1993; Ильина, 1994). При этом, несмотря на вариативность фракционного состава, общая масса опада в лесах сходного типа оставалась сопоставимой. Отмечено, что масса опада коррелирует с полнотой, возрастом и породным составом древостоя: она увеличивается при усложнении древесной композиции и может отклоняться от среднего значения на 19—21% в отдельные годы (Сапожников и др., 1993).

В лесах кедрово-широколиственной формации Чанбайшана годовая продукция опада близка к полученным на ВУС данным. В одном и том же смешанном лесу с *Pinus koraiensis* (возраст >200 лет), в котором наблюдения за опадом проводились с 1981 по 2018 г., в разные временные отрезки наблюдений были получены следующие средние данные: 4.90 т га⁻¹ (Liu et al., 2009); 3.92 т га⁻¹ (Yuan et al., 2010); 4.02 (3.15—5.17) т га⁻¹ (Li et al., 2010); 4.86 т га⁻¹ (Zhou et al., 2014); 4.57 т га⁻¹ (Wang et al., 2021).

Тридцатилетние исследования C. G. Wang et al. (2021) обнаружили, что ежегодный опад имел “S-образную” тенденцию к увеличению с 1981 по 2018 г. Различные оценки среднегодового опада в одном и том же насаждении указывают на важность долгосрочных исследований опада (Карпачевский, 1981; Wang et al., 2021; и др.), хотя в большинстве исследований период наблюдения за опадом составляет один год (Jia et al., 2018).

По мнению китайских исследователей, на формирование опада влияют такие характеристики древостоя, как высота деревьев, сумма площадей сечения, доля “окон”. Масса опада значительно снижается с увеличением высоты над уровнем моря (Zhou et al., 2014; и др.). На стабильность опада важное влияние оказывает биоразнообразие, которое постоянно повышается по мере сукцессии лесов (Sun et al., 2021), хотя даже в старовозрастных лесах образование опада не является стабильным (Wang et al., 2021). Четкую взаимосвязь между ростом лесов и количеством опада показали обобщения, сделанные J. Matala et al. (2008).

На Верхнеуссурийском стационаре, как и на Чанбайшане, основная масса опада выпадает осенью — 65.5%. Отдельные фракции опада показывают различную сезонную динамику: хвоя (60%) и листья (94%) опадали преимущественно в осенний период, генеративные органы — в летний (71%), ветви и кора — в зимний (60%) и осенний (28%) периоды. C. G. Wang et al. (2021) было отмечено, что как количество листьев (хвои), так и общее количество опада имели ярко выраженную сходную сезонную закономерность, причем самые высокие уровни наблюдались в период с сентября по октябрь. Аналогичные тенденции отмечали на ВУС за весь период исследований.

По сравнению со среднемноголетними данными, полученными на стационаре в предшествующий период, наши результаты показали увеличение листового компонента более чем на 15%, снижение хвои, генеративных органов и древесной фракции (ветвей и коры) в общей массе опада (табл. 5).

Снижение массы генеративных органов в сезон 2023/2024 гг. могло быть вызвано периодичностью плодоношения древесных пород, на которое указывала Т. П. Орехова (Леса..., 2010). По ее данным, урожай плодов и семян может варьировать по годам в десятки раз. Максимум опадения генеративных органов пришелся на лето и зимне-весенний период, тогда как в сходных формациях Северо-Восточного Китая отмечено бимодальное опадение этих органов с максимумом в июле и сентябре (Wang et al., 2021).

На опадение ветвей и коры большое влияние оказывает ветровая нагрузка и возрастные изменения, происходящие в БГЦ. Наиболее высокую вариабельность опада ветвей, а также шишек подметил Л. О. Карпачевский (1981).

Таблица 5. Среднемноголетний состав годичного опада в кедрово-широколиственных лесах Южного Сихотэ-Алиня и Чанбайшаня

Автор, номер пробной площади	Листья	Хвоя	Всего листьев и хвои	Ветви, кора	Генеративные органы
	% от годовой массы опада				
Верхнеуссурийский стационар, Приморский край					
Сапожников и др., 1993, 3—1974	13.4	47.6	61.0	14.8	22.9
Тот же, 15—1977	50.0	16.1	66.1	16.1	17.7
Тот же, 17—1977	42.0	12.9	54.9	24.2	19.6
Ильина, 1994, 31	30.3	44.8	75.1	9.4	15.5
Тот же, 32	26.5	42.9	69.4	10.0	20.6
Тот же, 59	24.6	42.8	67.3	15.6	17.0
БГЦ, 1—5—2023	47.3	27.2	74.5	11.5	13.5
Горный природный заповедник Чанбай, северо-восток Китая					
Li et al., 2010	58.0	19.0	77.0	13.0	10.0
Yuan et al., 2010	61.7	11.7	73.4	8.6	18.0
Wang et al., 2021	47.0	—	—	28.0	15.0

Влияние погодно-климатических условий на образование опада. На Верхнеуссурийском стационаре среднегодовая температура за период наблюдений с 1965 по 1990 г. составила -0.30°C , а среднее количество осадков за год — 707.6 мм; с 1990 по 2004 г. вышеупомянутые показатели увеличились до -1.29°C и 830.6 мм (Комарова и др., 2009). Анализ 40-летней динамики температуры воздуха и количества осадков показал повышение среднегодовой температуры в результате потепления в зимний и переходные периоды года и увеличение числа лет с недостаточным увлажнением (Кожевникова, 2009).

На погоду в Приморском крае с апреля 2023 по май 2024 г. большое влияние оказывал феномен Эль-Ниньо. Имеющиеся у нас данные о температуре воздуха и количестве осадков за 2023 и 2024 гг. характеризуют летний период как жаркий и влажный с обильными дождями (среднегодовые величины осадков превысили более чем в два раза).

Несмотря на то, что сезонные и годовые колебания биомассы опада давно известны, роль климатических факторов, влияющих на количество опада и сезонность его выпадения, недостаточно изучены. На ВУС в ходе предыдущих исследований был сделан вывод, что погодные условия могут оказывать наибольшее воздействие на поступление опада (Сапожников и др., 1993). В зависимости от погодных условий вегетационного периода амплитуда колебаний годовых масс опада может составлять 20—25%; в сухие годы она снижалась, а при обильных летних осадках увеличивалась (Селиванова, 1984).

По данным Ch. Liu et al. (2004), количество опада в широколиственных лесах увеличивалось быстрее с увеличением температуры и количества осадков, чем в хвойных лесах. Кроме того, температура имеет большее влияние на общее количество опада в широколиственных лесах, чем количество осадков. Иного мнения придерживаются X. Li et al. (2010), они

считают, что климатические колебания существенно не влияют на динамику общего количества опада, так как за последние 240 лет климат на Чанбайшане не претерпел явных изменений во времени. Значительное увеличение опада за последние 27 лет они связывают с внутренними изменениями древостоя, а не ежегодными колебаниями климата. Показано, что от годового количества осадков зависела только масса опавших листьев ясения, клена и репродуктивных структур (Li et al., 2010).

Тридцатилетние исследования C. G. Wang et al. (2021) обнаружили, что экстремальные температуры (минимальные и максимальные) и количество осадков являются основными факторами, влияющими на образование опада: минимальные температуры негативно влияют на количество листьев и общее количество опада, а максимальные температуры значительно снижают опад ветвей. По их мнению, различные климатические факторы, главным образом температура, осадки и ветер, привели к значительным колебаниям в сезонном и годовом количестве опада.

Таким образом, нет единой точки зрения о влиянии климата на массу поступающего ежегодно опада в лесах широколиственно-кедровой формации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследована сезонная динамика и фракционный состав древесного опада в малонарушенных кедрово-широколиственных лесах Южного Сихотэ-Алиня. Средняя годовая масса опада составила $4.74 \pm 0.13 \text{ т га}^{-1}$, что сопоставимо с ранее полученными данными на Верхнеуссурийском стационаре и результатами исследований в аналогичных лесных формациях Северо-Восточного Китая. Незначительное превышение многолетних значений может быть обусловлено экстремально теплыми и влажными летними сезонами 2023 и 2024 гг., а также внутренними

изменениями структуры биогеоценоза, характеризующегося высокой сомкнутостью и запасами древесной фитомассы.

Различные фракции опада демонстрируют специфическую сезонную динамику: хвоя и листья опадают преимущественно осенью, генеративные органы — летом, ветви и кора — в зимне-осенний период. По расчетам, ежегодно обновляется около 50% хвойно-листовой массы (в среднем 28% хвои и 93% листьев).

Существенные изменения, по сравнению с периодом 1974—1991 гг., связаны с увеличением доли листвы в опаде и снижением долей хвои, ветвей и генеративных органов. Пространственное распределение опада во многом определяется склоновым положением биогеоценоза и ветровыми переносами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас лесов Приморского края. Владивосток: ДВО РАН, 2005. 76 с.

Базунова Г.Г., Ворошилова Г.И., Калюжная С.П. Морфолого-анатомическая характеристика надземных органов хвойных Дальнего Востока // Стационарные исследования в лесах Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 59—72.

Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И. Физическая география СССР. Азиатская часть. М.: Высшая школа, 1987. 448 с.

Глаголев В.А., Григорьев В.И., Ефремов Д.Ф., Козак Е.М., Комарова Т.А., Розенберг В.А. Материалы к характеристике лесов Верхнеуссурийского стационара // Экология и продуктивность лесных биогеоценозов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 131—151.

Дылис Н.В., Цельниker Ю.Л., Карпов В.Г. Фитоценоз как компонент лесного биогеоценоза // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. С. 91—215.

Дюкарев В.Н. Биомасса крон и древесной зелени основных лесообразователей темнохвойных лесов Сихотэ-Алиня // Экосистемные исследования горных лесов Сихотэ-Алиня (Верхнеуссурийский стационар). Владивосток; Хабаровск: ДальНИИЛХ, 2004. С. 69—76.

Жильцов А.С. Климатические особенности территории Верхнеуссурийского стационара // Биогеоценотические исследования на Верхнеуссурийском стационаре. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 30—38.

Иванов А.В., Сало М.А., Бондарчук С.Н., Замолодчиков Д.Г., Могилева А.В., Кочкина Н.А. Воздействие ветровала на структуру и фитомассу древостоев кедровников и березняков Центрального Сихотэ-Алиня // Лесоведение. 2022. № 2. С. 132—143.

Иванова Е.А., Лукина Н.В. Варьирование массы и фракционного состава древесного опада в сосняках кустарничково-лишайниковых при аэротехногенном загрязнении // Лесоведение. 2017. № 5. С. 47—58.

Ильина Т.М. Формирование и разложение подстилки в разновозрастных кедровниках // Генезис и биология почв юга Дальнего Востока. К 70-летию со дня рождения Г.И. Иванова. Владивосток: ДВО РАН, 1994. С. 75—82.

Карпачевский Л.О. Лес и лесные почвы. М.: Лесная промышленность, 1981. 264 с.

Кожевникова Н.К. Динамика погодно-климатических характеристик и экологические функции малого лесного бассейна // Сибирский экологический журнал. № 5. 2009. С. 693—703.

Комарова Т.А., Ловелиус Н.В., Жильцов А.С. Индикация природных процессов в лесах среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток: Дальнаука, 2009. 200 с.

Крупская Л.Т., Сапожников А.П. К методике изучения динамики опада в аянских зеленомощных ельниках // Биоценотические исследования на Верхнеуссурийском стационаре. Владивосток: ДВНЦ, 1978. 171 с.

Кудинов А.И. Широколиственно-кедровые леса Южного Приморья и их динамика. Владивосток: Дальнаука, 2004. 369 с.

Лукина Н.В., Гераськина А.П., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Куприн А.В., Чернов Т.И., Чумаченко С.И., Шанин В.Н., Кузнецова А.И., Тебенькова Д.Н., Горнова М.В. Биоразнообразие и климаторегулирующие функции лесов: актуальные вопросы и перспективы исследований // Вопросы лесной науки. 2020. Т. 3. № 4. С. 1—90.

Манько Ю.И., Кудинов А.И., Гладкова Г.А., Жабыко Е.В., Бутовец Г.Н., Орехова Т.П. Леса заповедника "Уссурийский" (мониторинг динамики). Владивосток: Дальнаука, 2010. 224 с.

Музарок Г.Г., Селиванова Г.А., Тимофеева Т.В. К характеристике горно-лесных почв Верхне-Уссурийского стационара // Почвенно-лесоводственные исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 55—63.

Неронов В.М., Лущекина А.А. История и дальнейшие задачи развития программы ЮНЕСКО "Человек и биосфера" (МАБ) и сети биосферных резерваторов в России // Проблемы постсоветского пространства. 2018. Т. 5. № 4. С. 336—350.

Огуреева Г.Н., Дудов С.В., Каримова Т.Ю. Разнообразие и охрана кедрово-широколиственных лесов маньчжурской природной области // Лесоведение. 2012. № 2. С. 47—60.

Сапожников А.П., Селиванова Г.А., Ильина Т.М., Дюкарев В.Н., Бутовец Г.Н., Гладкова Г.А., Гавренков Г.И., Жильцов А.С. Почвообразование и особенности биологического круговорота веществ в горных лесах Южного Сихотэ-Алиня (на примере Верхнеуссурийского стационара). Хабаровск: ДальНИИЛХ, 1993. 269 с.

Селиванова Г.А. О роли опада в формировании гумуса почв // Биогеоценологические исследования в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 21—28.

- Селиванова Г.А.* Сезонная динамика опада и его фракционный состав в горно-лесных биогеоценозах Верхнеуссурийского стационара // Динамические процессы в лесах Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 119—129.
- Селиванова Г.А., Гладкова Г.А., Бутовец Г.Н., Ильина Т.М.* О биогеоценотических аспектах почвообразования на Дальнем Востоке // Почвенный покров Дальнего Востока, проблемы его эффективного использования, мелиорации и охраны. Владивосток, 1987. С. 10—22.
- Современное состояние лесов российского Дальнего Востока. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 2009. 469 с.
- Способ определения надземной фитомассы лесных насаждений: пат. 2272402 Рос. Федерации. № 2004108889/12, 25.03.2004; опубл. 27.03.2006. Бюл. 2006. № 9. 6 с.
- Jia B., Xu Z., Zhou G., Yin X.* Statistical characteristics of forest litterfall in China // Science China Life Sciences. 2018. V. 61. № 3. P. 358—360.
<https://doi.org/10.1007/s11427-016-9143-x>
- Li X., Hu Y., Han S., Liu Y., Zhang Y.* Litterfall and litter chemistry change over time in an old-growth temperate forest, Northeastern China // Annals of Forest Science. 2010. V. 67. P. 206—213.
<https://doi.org/10.1051/forest/2009099>
- Liu Ch., Westman C.J., Berg B., Kutsch W., Wang G.Z., Man R., Ilvesniemi H.* Variation in litterfall-climate relationships between coniferous and broadleaf forests // Eurasia Journal of Biogeography. 2004. V. 13. № 2. P. 105—114.
<https://doi.org/10.1111/j.1466-882X.2004.00072.x>
- Liu Y., Han S.J., Lin L.* Dynamic characteristics of litterfalls in four forest types of Changbai Mountains, China // Chinese Journal of Ecology. 2009. V. 28. № 1. P. 7—11.
- Matala J., Kellomäki S., Nuutinen T.* Litterfall in relation to volume growth of trees: Analysis based on literature // Scandinavian Journal of Forest Research. 2008. V. 23. № 3. P. 194—202.
<https://doi.org/10.1080/02827580802036176>
- Rozanova O.L., Tsurikov S.M., Krivosheina M.G., Tana-sevitch A.V., Fedorenko D.N., Leonov V.D., Timokhov A.V., Tiunov A.V., Semenina E.E.* The isotopic signature of the “arthropod rain” in a temperate forest // Scientific Reports. 2022. V. 12. № 321. P. 1—8.
<https://doi.org/10.1038/s41598-021-03893-6>
- Sun H.-Z., Wang X.-P., Zhang S.-B., Wu P., Yang L.* Abiotic and biotic modulators of litterfall production and its temporal stability during the succession of broad-leaf and Korean pine mixed forest // Chinese Journal of Plant Ecology. 2021. V. 45. № 6. P. 594—605.
<https://doi.org/10.17521/cjpe.2020.0372>
- Wang C.G., Zheng X.B., Wang A.Z., Dai G.H., Zhu B.K., Zhao Y.M., Dong S.J., Zu W.Z., Wang W., Zheng Y.G., Li J.G., Li M.-H.* Temperature and Precipitation Diversely Control Seasonal and Annual Dynamics of Litterfall in a Temperate Mixed Mature Forest, Revealed by Long-Term Data Analysis // Journal of Geophysical Research: Biogeosciences. 2021. V. 126. № 7. e2020JG006204.
<https://doi.org/10.1029/2020JG006204>
- Yuan Z., Li B., Bai X., Shi S., Ye J., Wang X., Hao Z.* Composition and seasonal dynamics of litterfalls in a broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Changbai Mountains, Northeast China // Chinese Journal of Applied Ecology. 2010. V. 21. № 9. P. 2171—2178.
- Zhao X., Tang X., Du J., Pei X., Chen G., Xu T.* A data-driven estimate of litterfall and forest carbon turnover and the drivers of their inter-annual variabilities in forest ecosystems across China // Science of the Total Environment. 2022. V. 821: 153341.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.153341>. Epub 2022 Jan 24. PMID: 35085631
- Zhou J., Du J., Bonifácio L., Yin W., Huang L., Ning J., Han D., Hu J., Song W., Zhao L.* Vulnerability of global pine Forestry's carbon sink to an invasive pathogen-vector system // Global Change Biology. 2024. V. 30. № 12. e17614.
<https://doi.org/10.1111/gcb.17614>
- Zhou Y., Su J., Janssens I.A., Zhou G., Xiao C.* Fine root and litterfall dynamics of three Korean pine (*Pinus koraiensis*) forests along an altitudinal gradient // Plant and Soil. 2014. V. 374. P. 19—32.
<https://doi.org/10.1007/s11104-013-1816-8>

Formation and Fractional Composition of Forest Litterfall in Broadleaved-Korean-Pine Forests of the Southern Sikhote-Alin

G. A. Gladkova^{1,*}, L. A. Sibirina¹, A. M. Omelko¹, A. A. Zhmerenetskiy¹, O. N. Ukhvatkina¹, A. V. Kuprin¹

¹ Federal Scientific Center of the East Asia terrestrial biodiversity, Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences,
 100-letiya Vladivostoka ave. 159, Vladivostok, 690022, Russia
 *E-mail: gladkova@biosoil.ru, kyprins@mail.ru

Studying the forest litterfall formation is a crucial stage in understanding the forest–soil system, as well as the characteristics of the global biogeochemical cycle in forest ecosystems. This study is aimed at assessing the seasonal dynamics and spatial intra-ecosystemic variations in mass and fraction composition of forest litterfall in undisturbed mixed broadleaved-Korean-pine forests of southern Sikhote-Alin (Primorsky

Krai). The litterfall includes leaves, needles, branches, generative organs and other fractions, and it was collected on five permanent sample plots representing mixed-shrub — Korean pine forest with linden and birch (*Betula costata* Trautv.) since August of 2023 to August of 2024. Each sample plot had 10 litterfall traps measuring 0.5 m². Average litterfall mass for this period was 4.74 ± 0.13 t ha⁻¹. During the period since 1974 to 1991 similar ecosystems received 3.87—4.63 t ha⁻¹ of litterfall annually. A slight increase in the litterfall quantity in recent times may be due to extremely warm and humid summer seasons in 2023 and 2024, as well as due to internal changes in the community's structure. Litterfall's fractions' composition varied significantly between the sample plots and reflected the stands' composition. The main fall of leaves and needles occurred in autumn (September-October). Summer litterfall consisted mostly of generative organs and the summer and spring litterfall of branches and bark. The most prominent difference between the 2023—2024 and 1974—1991 periods was an increase in the leaves proportion in the former, combined with a decrease in proportions of needles, branches and generative organs. The calculated phytomass of living components (needles, leaves and branches) was 4.7 ± 0.7 ; 2.5 ± 0.3 and 35.4 ± 0.9 t ha⁻¹, respectively. The average mass of needles and leaves caught into the litterfall traps was 28 and 93% of the living fractions respectively. Wind and the ecosystems' position on slopes also play a significant role in deciding the spatial distribution of forest litterfall on sample plots.

Keywords: ecosystem, *Pinus koraiensis*, broadleaved-Korean-pine forests, southern Sikhote-Alin, weather and climate conditions.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the innovative federal project "Development of remote and surface-based monitoring systems for carbon pool and greenhouse gases' fluxes in Russian Federation; ensuring the creation of a data recording system for the fluxes of climatically active substances and carbon budget in forests and other terrestrial ecosystems" (No. 123030300031-6) and the State contract from the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation.

REFERENCES

- Atlas lesov Primorskogo kraya (Atlas of forests of Primorsky krai), Vladivostok: DVO RAN, 2005, 76 p.
- Bazunova G.G., Voroshilova G.I., Kalyuzhnaya S.P., Morfologo-anatomicheskaya kharakteristika nadzemnykh organov khvoinykh Dal'nego Vostoka (Morphological and anatomical characteristics of aboveground organs of Far Eastern conifers), In: *Statsionarnye issledovaniya v lesakh Sikhote-Alinyya* (Stationary Studies in the Forests of Sikhote-Alin), Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1977, pp. 59—72.
- Dukarev V.N., Biomassa kron i drevesnoi zeleni osnovnykh lesootobrazovatelei temnokhvoynikh lesov Sikhote-Alinya (Biomass of crowns and tree greenery of main forest-forming species of dark coniferous forests of Sikhote-Alin). In: *Ekologicheskie issledovaniya gornykh lesov Sikhote-Alinya (Verkhneussuriyskii statsionar)* (Ecological studies of mountain forests of Sikhote-Alin (Verkhneussuriysky Station)), Vladivostok, Khabarovsk: Dal'NIILKh, 2004, pp. 69—76.
- Dylis N.V., Tsel'niker Yu.L., Karpov V.G., Fitotsenoza kak komponent lesnogo biogeotsenoza (Phytocenosis as a component of forest biogeocenosis). In: *Osnovy lesnoi biogeotsenologii* (Fundamentals of Forest Biogeocenology), Moscow: Nauka, 1964, pp. 91—215.
- Glagolev V.A., Grigor'ev V.I., Efremov D.F., Kozak E.M., Komarova, T.A., Rozenberg V.A., Materialy k kharakteristike lesov Verkhneussuriyskogo statsionara (Materials for the characteristics of forests of the Verkhneussuriysky Station). In: *Ekologiya i produktivnost' lesnykh biogeotsenozov*
- (Ecology and Productivity of Forest Biogeocenoses), Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1979, pp. 131—151.
- Gvozdetski N.A., Mikhaylov N.I., *Fizicheskaya geografiya SSSR, Aziat'skaya chas'* (Physical geography of the USSR. Asian Part), Moscow: Vysshaya shkola, 1987, 448 p.
- Il'ina T.M., Formirovanie i razlozhenie podstilk i raznovozrastnykh kedrovnikakh (Formation and decomposition of litter in uneven-aged Korean pine forests). In: *Genesis i biologiya pochv yuga Dal'nego Vostoka* (Genesis and biology of soils in the Southern Far East), Vladivostok: DVO RAN, 1994, pp. 75—82.
- Ivanov A.V., Salo M.A., Bondarchuk S.N., Zamolodchikov D.G., Mogileva A.V., Kochkarina N.A., Vozdeistvie vetrovala na strukturu i fitomassu drevotoeved kedrovnikov i bereznyakov Tsentral'nogo Sikhote-Alinya (Windfall's impact on structure and phytomass of the Siberian pine and birch forests of the Central Sikhote-Alin), *Lesovedenie*, 2022, No. 2, pp. 132—143.
- Ivanova E.A., Lukina N.V. Var'iowanie massy i fraktsionnogo sostava drevesnogo opada v sosnyakakh kustarnichkovo-lishaynikovykh pri aerotekhnogennom zagryaznenii (Variation of mass and fraction composition of tree litter in dwarf shrub-lichen pine forests under aerial technogenic pollution), *Lesovedenie*, 2017, No. 5, pp. 47—58.
- Jia B., Xu Z., Zhou G., Yin X., Statistical characteristics of forest litterfall in China, *Science China Life Sciences*, 2018, Vol. 61, No. 3, pp. 358—360.
<https://doi.org/10.1007/s11427-016-9143-x>
- Karpachevskii L.O., *Les i lesnye pochvy* (Forest and Forest Soils), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1981, 264 p.

- Komarova T.A., Lovelius N.V., Zhil'tsov A.S., *Indikatsiya prirodnykh protsessov v lesakh srednegornogo poyasa Yuzhnogo Sikhote-Alinya* (Indication of natural processes in forests of the middle mountain belt of Southern Sikhote-Alin), Vladivostok: Dal'nauka, 2009, 200 p.
- Kozhevnikova N.K., Dinamika pogodno-klimaticeskikh kharakteristik i ekologicheskie funktsii malogo lesnogo basseyna (Dynamics of weather and climatic characteristics and ecological functions of a small forest basin), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2009, No. 5, pp. 693–703.
- Krupnaya L.T., Sapozhnikov A.P., K metodike izucheniya dinamiki opada v ayanskikh zelenomoshnykh el'nikakh (On the methodology of studying litterfall dynamics in Ayan green moss spruce forests). In: *Biotsenoticheskie issledovaniya na Verkhneussuriyskom staystionare* (Biocenotic studies at the Verkhneussuriysky station), Vladivostok: DVNC, 1978, 171 p.
- Kudinov A.I., *Shirokolistvenno-kedrovye lesa Yuzhnogo Primor'ya i ikh dinamika* (Broadleaf-Korean pine forests of Southern Primorye and their dynamics), Vladivostok: Dal'nauka, 2004, 369 p.
- Li X., Hu Y., Han S., Liu Y., Zhang Y., Litterfall and litter chemistry change over time in an old-growth temperate forest, Northeastern China, *Annals of Forest Science*, 2010, Vol. 67, pp. 206–213.
<https://doi.org/10.1051/forest/2009099>
- Liu Ch., Westman C.J., Berg B., Kutsch W., Wang G.Z., Man R., Ilvesniemi H., Variation in litterfall-climate relationships between coniferous and broadleaf forests, *Eurasia Journal of Biogeography*, 2004, Vol. 13, No. 2, pp. 105–114.
<https://doi.org/10.1111/j.1466-882X.2004.00072.x>
- Liu Y., Han S.J., Lin L., Dynamic characteristics of litterfalls in four forest types of Changbai Mountains, China, *Chinese Journal of Ecology*, 2009, Vol. 28, No. 1, pp. 7–11.
- Lukina N.V., Geraskina A.P., Gornov A.V., Shevchenko N.E., Kupriyanov A.V., Chernov T.I., Chumachenko S.I., Shanin V.N., Kuznetsova A.I., Tebenkova D.N., Gornova M.V., Bioraznoobrazie i klimatoreguliruyushchie funktsii lesov: aktual'nye voprosy i perspektivy issledovanii (Biodiversity and climate regulating functions of forests: current issues and prospects for research), *Voprosy lesnoy nauki*, 2020, Vol. 3, No. 4, pp. 1–90.
- Man'ko Yu.I., Kudinov A.I., Gladkova G.A., Zhabko E.V., Butovets G.N., Orekhova T.P., *Lesa zapovednika "Ussuriyskii"* (monitoring dinamiki) (Forests of the "Ussuriysky" Nature Reserve (dynamics monitoring)), Vladivostok: Dal'nauka, 2010, 224 p.
- Matala J., Kellomäki S., Nuutinen T., Litterfall in relation to volume growth of trees: Analysis based on literature, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2008, Vol. 23, No. 3, pp. 194–202.
<https://doi.org/10.1080/02827580802036176>
- Muzarok G.G., Selivanova G.A., Timofeeva T.V., K kharakteristike gorno-lesnykh pochv Verkhne-Ussuriyskogo statsionara (On the characteristics of mountain forest soils of the Verkhne-Ussuriysky Station), In: *Pochvenno-lesovodstvennye issledovaniya na Dal'nem Vostoche* (Soil-forestry research in the Far East), Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1977, pp. 55–63.
- Neronov V.M., Lushchekina A.A., Istorya i dal'neishie zadachi razvitiya programmy YuNESKO "Chelovek i biosfera" (MAB) i seti biosfernykh rezervatorov v Rossii (History and further development tasks of the UNESCO "Man and the Biosphere" (MAB) program and the network of biosphere reserves in Russia), *Problemy postsovetskogo prostranstva*, 2018, Vol. 5, No. 4, pp. 336–350.
- Ogureeva G.N., Dudov S.V., Karimova T. Yu., Raznobrazie i okhrana kedrovo-shirokolistvennykh lesomanchzhurskoi prirodnoi oblasti (Ecosystem diversity and protection of Korean pine-broadleaved forest. broadleaved of the Manchurian natural area), *Lesovedenie*, 2012, No. 2, pp. 47–60.
- Rozanova O.L., Tsurikov S.M., Krivosheina M.G., Tanaevitch A.V., Fedorenko D.N., Leonov V.D., Timokhov A.V., Tiunov A.V., Semenina E.E., The isotopic signature of the "arthropod rain" in a temperate forest, *Scientific Reports*, 2022, Vol. 12, No. 321, pp. 1–8.
<https://doi.org/10.1038/s41598-021-03893-6>
- Sapozhnikov A.P., Selivanova G.A., Il'ina T.M., Dukarev V.N., Butovets G.N., Gladkova G.A., Gavrenkov G.I. & Zhil'tsov A.S., *Pochvoobrazovanie i osobennosti biologicheskogo krugovorota veshchestv v gornykh lesakh Yuzhnogo Sikhote-Alinya (na primere Verkhneussuriiskogo statcionara)* (Soil Formation and Features of Biological Cycle of Substances in Mountain Forests of Southern Sikhote-Alin (on the Example of Verkhneussuriysky Station)), Khabarovsk: Dal'NIILKh, 1993, 269 p.
- Selivanova G.A., Gladkova G.A., Butovets G.N., Il'ina, T.M., O biogeotsenoticheskikh aspektakh pochvoobrazovaniya na Dal'nem Vostoche (On biogeocenotic aspects of soil formation in the Far East), In: *Pochvennyi pokrov Dal'nego Vostoka, problemy ego effektivnogo ispol'zovaniya, melioratsii i okhrany* (Soil cover of the Far East, problems of its effective use, melioration and protection), Vladivostok, 1987, pp. 10–22.
- Selivanova G.A., Gladkova G.A., Butovets G.N., Il'ina, T.M., O roli opada v formirovaniyu gumusa pochv (On the role of litter in soil humus formation). In: *Biogeotsenologicheskie issledovaniya v lesakh Yuzhnogo Sikhote-Alinya* (Biogeocenological Studies in the Forests of Southern Sikhote-Alin), Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1982, pp. 21–28.
- Selivanova G.A., Sezonnaya dinamika opada i ego fraktionnyi sostav v gorno-lesnykh biogeotsenozakh Verkhneussuriiskogo statsionara (Seasonal dynamics of litterfall and its fractional composition in mountain forest biogeocenoses of the Verkhneussuriysky Station), In: *Dinamicheskie protsessy v lesakh Dal'nego Vostoka* (Dynamic processes in the forests of the Far East), Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1984, pp. 119–129.
- Sovremennoe sostoyanie lesov rossiiskogo Dal'nego Vostoka* (Current State of Forests of the Russian Far East), Khabarovsk: Dal'NIILKh, 2009, 469 p.
- Sposob opredeleniya nadzemnoi fitomassy lesnykh nasazhenii* (Method for determining aboveground phytomass of forest stands), Patent 2272402 of Russian Federation,

- No. 2004108889/12, 25.03.2004; published 27.03.2006, *Byulleten'*, 2006, No. 9, 6 p.
- Sun H.-Z., Wang X.-P., Zhang S.-B., Wu P., Yang L., Abiotic and biotic modulators of litterfall production and its temporal stability during the succession of broad-leaf and Korean pine mixed forest, *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, Vol. 45, No. 6, pp. 594–605.
<https://doi.org/10.17521/cjpe.2020.0372>
- Wang C.G., Zheng X.B., Wang A.Z., Dai G.H., Zhu B.K., Zhao Y.M., Dong S.J., Zu W.Z., Wang W., Zheng Y.G., Li J.G., Li M.-H., Temperature and Precipitation Diversely Control Seasonal and Annual Dynamics of Litterfall in a Temperate Mixed Mature Forest, Revealed by Long-Term Data Analysis, *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2021, Vol. 126, No. 7, e2020JG006204.
<https://doi.org/10.1029/2020JG006204>
- Yuan Z., Li B., Bai X., Shi S., Ye J., Wang X., Hao Z., Composition and seasonal dynamics of litterfalls in a broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Changbai Mountains, Northeast China, *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, Vol. 21, No. 9, pp. 2171–2178.
- Zhao X., Tang X., Du J., Pei X., Chen G., Xu T., A data-driven estimate of litterfall and forest carbon turnover and the drivers of their inter-annual variabilities in forest ecosystems across China, *Science of the Total Environment*, 2022, Vol. 821, 153341.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.153341>. Epub 2022 Jan 24. PMID: 35085631
- Zhil'tsov A.S., Klimaticheskie osobennosti territorii Verkhneussuriyskogo statsionara (Climatic features of the Verkhneussuriysky Station territory). In: *Biogeotsenoticheskie issledovaniya na Verkhneussuriyskom stacionare* (Biogeocenotic studies at the Verkhneussuriysky station), Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1978, pp. 30–38.
- Zhou J., Du J., Bonifácio L., Yin W., Huang L., Ning J., Han D., Hu J., Song W., Zhao L., Vulnerability of global pine Forestry's carbon sink to an invasive pathogen-vector system, *Global Change Biology*, 2024, Vol. 30, No. 12, e17614.
<https://doi.org/10.1111/gcb.17614>
- Zhou Y., Su J., Janssens I.A., Zhou G., Xiao C., Fine root and litterfall dynamics of three Korean pine (*Pinus koraiensis*) forests along an altitudinal gradient, *Plant and Soil*, 2014, Vol. 374, pp. 19–32.
<https://doi.org/10.1007/s11104-013-1816-8>