

РЕАКЦИЯ ЛЕСНОЙ ПОДСТИЛКИ И ЕЕ СВЯЗЬ С ПОЧВЕННОЙ БИОТОЙ ПРИ ТОКСИЧЕСКОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ*

© 2003 г. Е. Л. Воробейчик

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202. E-mail: ev@ipae.uran.ru
Поступила в редакцию 08.07.2002 г.*

Выбросы медеплавильного завода (тяжелые металлы и сернистый ангидрид) на Среднем Урале вызывают увеличение мощности лесной подстилки в 2.7–3.9 раза. Для нескольких вариантов биотопов, различающихся положением в рельефе (элювиальные, транзитные и аккумулятивные ландшафты), составом древостоя (березовые, березово-сосновые и березово-елово-пихтовые леса) и типом почвы (бурые горно-лесные, серые лесные и дерново-подзолистые почвы) построены нелинейные регрессионные зависимости “доза–эффект”, связывающие мощность подстилки с содержанием в ней Cu, Pb, Cd и Zn. Экологические различия существенно влияют на характер траекторий изменения мощности подстилки в градиенте загрязнения, тогда как начальные и конечные значения мощности мало различаются в разных вариантах биотопов. Уровень загрязнения, после превышения которого начинает увеличиваться мощность подстилки, закономерно возрастает от аккумулятивных ландшафтов к элювиальным. Предложена гипотеза, объясняющая низкую устойчивость аккумулятивных ландшафтов синергизмом действия загрязнения и неблагоприятных для сапротрофного комплекса почвенной биоты естественных экологических факторов.

Лесная подстилка, атмосферное загрязнение, критическая нагрузка, зависимости “доза–эффект”, тяжелые металлы, устойчивость, экологические факторы, дождевые черви, почвенные микромицеты, медеплавильные заводы, Средний Урал.

Изменение мощности лесной подстилки – одно из наиболее заметных проявлений нарушения биологического круговорота в лесных экосистемах, подверженных химическому загрязнению. Во многих работах отмечено 2–3-кратное увеличение мощности подстилки возле предприятий цветной металлургии, выбрасывающих тяжелые металлы и сернистый ангидрид [3, 4, 12, 13, 15, 23, 26, 27, 30, 31, 37, 39]. Такое увеличение – следствие снижения активности или элиминации организмов-деструкторов органики (в лесах таежной зоны это в первую очередь дождевые черви и почвенные микромицеты). Построены регрессионные уравнения, удовлетворительно описывающие зависимость между мощностью подстилки и содержанием в ней поллютантов [3, 23]. Мощность подстилки – удобный интегральный параметр активности сапротрофного комплекса почвенной биоты, который может быть эффективно использован в диагностике антропогенных нарушений лесных экосистем, при зонировании территории и определении величин критических токсических нагрузок.

Однако практически не затронут вопрос о роли экологических различий в реакции лесной

подстилки на загрязнение. В то же время без его детального изучения использовать рассматриваемый параметр в указанных выше целях некорректно. В данной работе построены зависимости типа “доза–эффект” (“содержание тяжелых металлов в подстилке – мощность подстилки”) для нескольких серий экосистем с различающимися экологическими условиями. Помимо прикладного аспекта (установление экологических нормативов), анализ таких зависимостей позволяет оценить устойчивость биоты к токсической нагрузке. В данном случае мы рассматриваем только одну составляющую устойчивости – способность системы сохранять неизменными свои свойства при внешнем воздействии. Количественной мерой устойчивости выступает критическая нагрузка – граница, отделяющая область естественных флуктуаций от изменений, обусловленных загрязнением. В нашей работе сравниваются критические нагрузки для разных вариантов биотопов, что позволяет обсуждать возможные механизмы модификации естественными экологическими факторами устойчивости почвенной биоты к загрязнению.

Район исследований. Работы выполнены в 1995, 1996 и 1998 гг. в районе действия Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), рас-

* Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (98-05-65055, 01-05-65258) и ИНТАС (93–1645).

положенного на окраине г. Ревды Свердловской обл. Завод функционирует с 1940 г. Основные ингредиенты выбросов – сернистый ангидрид (более 130 тыс. т в год) и полиметаллическая пыль с абсорбированными токсичными элементами, основные из которых – Cu, Cd, Pb, Zn, As. Действие тяжелых металлов в сочетании с дополнительным подкислением на фоне естественно кислых таежных почв имеет наиболее драматичные последствия для лесных экосистем: непосредственно вблизи СУМЗа сформирована обширная техногенная пустыня, практически лишенная древесной растительности, с крайне угнетенным травянистым ярусом и смытыми водно-ветровой эрозией верхними горизонтами почвы. По мере удаления от СУМЗа последовательно располагаются традиционно выделяемые зоны поражения (импактная, буферная и фоновая), конфигурация которых в определенной степени повторяет розу ветров. По содержанию поллютантов в почве региональный фон регистрируется в 25–30 км от СУМЗа. В данном районе проводились многолетние комплексные исследования реакции лесных экосистем на загрязнение. Имеется подробное описание закономерностей трансформации основных компонентов биоты [4, 7, 8, 12].

Район исследований расположен на западном макросклоне Уральского хребта, в его относительно низкогорной области, в подзоне южной тайги [14]. Рельеф местности холмистый, абсолютные высоты исследованных участков лежат в пределах 260–520 (в среднем 340–400) м над ур. моря. На территории размером примерно 50 × 50 км, в центре которой расположен СУМЗ, было выбрано 208 пробных площадей размером 25 × 25 м. Максимальное расстояние между ближайшими площадями в большинстве случаев не превышало 3 км. Пробные площади различаются не только уровнем загрязнения, но и положением в рельефе, характером почвенного и растительного покрова, удаленностью от населенных пунктов. Подбирали пробные площади с учетом следующих критериев: отсутствия, помимо химического загрязнения, сильных локальных антропогенных нарушений и свежих (менее 5 лет) пожаров; удаленности от ближайших автомобильных дорог на расстоянии не менее 100 м; возраст доминирующей древесной породы – не менее 60 лет; участие березы в древостое – не менее 20% (последнее связано с тем, что одновременно решалась другая задача – картирование состояния эпифитных лишайников, для чего было необходимо использовать один вид дерева).

Для характеристики регионального фона загрязнения дополнительно заложено 13 площадей в условно “чистом” районе (Биологическая станция Уральского университета, пос. Ключи Сысертского р-на Свердловской обл.; 100 км к юго-востоку от района СУМЗа).

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Полевые измерения. Мощность лесной подстилки измеряли линейкой с точностью 0.5 см в 15–20 прикопках на пробную площадь; размещение прикопок в пределах этой площади случайное, исключая пристволовые участки возле крупных деревьев радиусом до 1 м и лесные поляны (как показано [5], такого объема выборки достаточно для получения репрезентативных оценок мощности). Границу подстилки с минеральными почвенными горизонтами устанавливали по структуре (наличию растительных остатков), пористости и цвету. По геоморфологическим особенностям каждая пробная площадь отнесена к одной из трех групп по положению в рельефе (элювиальные биотопы, соответствующие верхней трети склона, транзитные – середине склона и аккумулятивные – нижней его трети). На каждой пробной площади сделан почвенный разрез с морфологическим описанием генетических горизонтов (что позволило диагностировать тип почвы), выполнено геоботаническое описание травяно-кустарничкового яруса с определением обилия видов по шкале Друде, с помощью рамки Биттерлиха измерена абсолютная полнота древостоя по видам деревьев (на 10 круговых площадках). В дальнейших расчетах обилие видов травяно-кустарничкового яруса пересчитано в проективное покрытие. На основе сопоставления долей видов в общей абсолютной полноте древостоя каждая пробная площадь отнесена к одной из четырех групп по составу древостоя. Были приняты следующие критерии для деления: березовые леса – доля березы (*Betula pendula* Roth. и *B. pubescens* Ehrh.) более 70%; сосновые – доля сосны (*Pinus sylvestris* L.) более 70%; березово-сосновые – доля березы более 30%, доля сосны более 30%; березово-елово-пихтовые – доля березы более 20%, сумма долей ели (*Picea abies* Karst. и *P. obovata* Ldb.) и пихты (*Abies sibirica* Ldb.) более 30%.

Химический анализ. На каждой пробной площади отбирали по три сборных образца подстилки, каждый образец составлен из пяти индивидуальных (схема “конверта” со стороной 1 м), в пределах пробной площади точки отбора располагали случайно. Образцы подстилки были измельчены на механической мельнице и просеяны через сито с ячейей 2 мм. Концентрации четырех тяжелых металлов (Cu, Cd, Pb, Zn) измерены на атомно-абсорбционном спектрофотометре ААС-3 фирмы “Карл Цейс” в вытяжке 5%-й азотной кислотой (отношение субстрата к экстрагенту равно 1 : 10, время экстракции – сутки). Известно, что данный экстрагент достаточно жесткий: при фоновых концентрациях он извлекает до 50%, а в условиях загрязнения – около 90% валового содержания металлов.

Математическая обработка. В качестве показателя дозы токсической нагрузки использован индекс загрязнения:

$$K_i = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n C_{ji}/C_{jf}, \quad (1)$$

где K_i – индекс загрязнения i -й площадки, C_{ji} – концентрация j -го элемента на i -й площадке, C_{jf} – концентрация j -го элемента, принятая за региональный фон, n – число измеренных элементов. Индекс показывает, во сколько раз превышен фоновый уровень загрязнения в среднем по всем металлам. В дальнейших расчетах весь массив индексов был нормирован к минимальному значению. Таким образом, при фоновом загрязнении индекс равен единице, что в нашем случае соответствует 23.6 мкг г⁻¹ Cu, 1.1 Cd, 17.4 Pb, 147.8 Zn. Максимально индекс достигает 132.1 усл. ед. Для выделения зон загрязнения индексы были переведены в натуральные логарифмы и весь диапазон значений разбит на пять градаций (зоны фонового, слабого, умеренного, сильного и очень сильного загрязнения). При этом равномерная по логарифмированным величинам шкала соответствует экспоненциальной по исходным.

Для характеристики освещенности и увлажненности биотопов использованы экологические шкалы Элленберга [25]. Каждый вид травяно-кустарничкового яруса охарактеризован принадлежностью к определенной экологической морфе. Интегральный индекс освещенности или увлажненности рассчитан по формуле:

$$I_i = \sum_{j=1}^k p_{ji} E_j, \quad (2)$$

где I_i – индекс напряженности фактора на i -й площадке; k – число экологических морф; p_{ji} – доля j -й экологической морфы (без учета индифферентных видов) в общем обилии травяно-кустарничкового яруса на i -й площадке; E_j – балл (1–9) j -й морфы по шкале Элленберга.

Регрессионные зависимости между индексом загрязнения подстилки (или натуральным логарифмом индекса) и мощностью подстилки (зависимости типа “доза–эффект”) аппроксимированы логистическим уравнением

$$y = \frac{A - a_0}{1 + e^{\alpha + \beta x}} + a_0, \quad (3)$$

где y – мощность подстилки; x – индекс загрязнения; α , β , a_0 , A – коэффициенты уравнения, определенные численным оцениванием в программе Statistica for Windows 5.5. Анализ дозовых зависимостей включал расчет абсцисс трех критических точек (U , M , D – перегиба функции), которые на-

ходятся аналитически через значения коэффициентов логистического уравнения:

$$X_U = \frac{-\alpha + \ln(2 - \sqrt{3})}{\beta}, \quad X_M = -\frac{\alpha}{\beta}, \quad (4)$$

$$X_D = \frac{-\alpha + \ln(2 + \sqrt{3})}{\beta}.$$

При уменьшении параметра с ростом нагрузки верхняя точка (U) соответствует “началу” его быстрых изменений, нижняя (D) – “концу”; если параметр возрастает с увеличением нагрузки, то наоборот. Средняя точка (M) характеризует изменение параметра наполовину от фонового уровня. Плавность перехода кривой с верхнего на нижнее плато оценена с помощью индекса крутизны ступени (Z):

$$Z = 100|X_U - X_D|/(K_{\max} - K_{\min}), \quad (5)$$

где K_{\max} и K_{\min} – максимальное и минимальное значение индекса загрязнения в пределах рассматриваемого градиента.

Результаты исследований. Многолетнее атмосферное загрязнение сформировало мощный градиент токсической нагрузки: содержание тяжелых металлов вблизи завода превышает фоновый уровень на один–два порядка величины, а максимально – более чем в 400 раз (табл. 1). При таком широком размахе концентраций не вызывают удивления очень высокие значения коэффициентов корреляции между концентрациями отдельных металлов. Они равны 0.95 в паре Cu–Pb, 0.94 в паре Zn–Cd, 0.63–0.81 – в остальных сочетаниях (во всех случаях $P \ll 0.00001$, $N = 221$). Наличие столь тесных положительных корреляций определяет корректность использования индекса загрязнения, свертывающего многомерную информацию о загрязнении территории в одну мерную величину.

Мощность подстилки во всех рассмотренных вариантах биотопов увеличивается с ростом загрязнения (табл. 2, крайние зоны загрязнения объединены). Зоны фонового – слабого загрязнения и сильного – очень сильного загрязнения различаются в 2.7–3.9 раза, что во всех случаях достоверно по F -критерию Фишера (табл. 3). Только в двух вариантах $P < 0.01$, в большинстве остальных $P \ll 0.00001$. По сравнению с этим различия между разными вариантами биотопов в пределах конкретной зоны значительно менее существенны: чаще всего они составляют всего 1.1–1.2 раза и максимально достигают 1.5 раза (при исключении из рассмотрения сосновых лесов из-за очень малого объема выборки).

Во всех зонах нагрузки прослеживается тенденция увеличения мощности при переходе от березовых лесов к березово-сосновым и далее к березово-елово-пихтовым. Различия достоверны

Таблица 1. Концентрации, мкг г⁻¹, кислоторастворимых форм тяжелых металлов в лесной подстилке по зонам загрязнения

Металл	Параметр	Зона загрязнения				
		фонового (N = 19*)	слабого (N = 101)	умеренного (N = 50)	сильного (N = 38)	очень сильного (N = 13)
Cu	X ± s	42.01 ± 3.66	152.88 ± 5.67	453.74 ± 25.17	1965.12 ± 117.06	5535.25 ± 534.15
	min-max	23.57-73.60	51.77-288.06	169.89-897.76	984.46-3487.81	3241.35-9584.90
Cd	X ± s	2.18 ± 0.19	5.34 ± 0.13	10.46 ± 0.41	17.81 ± 0.84	31.03 ± 4.93
	min-max	1.12-3.56	2.75-8.36	5.79-17.40	5.57-28.34	10.77-64.32
Pb	X ± s	34.10 ± 2.96	94.73 ± 2.84	220.55 ± 9.21	621.09 ± 30.05	1310.96 ± 126.53
	min-max	17.38-54.33	40.90-168.30	127.35-392.62	306.76-1128.64	577.48-2072.81
Zn	X ± s	303.59 ± 20.35	552.10 ± 12.34	809.60 ± 31.01	1133.30 ± 59.22	1735.73 ± 231.09
	min-max	147.82-455.52	284.83-849.61	414.93-1312.02	308.77-1839.83	770.94-3122.44

* Дополнительно включены 13 площадей из условно "чистого" района.

Примечание. N – число пробных площадей в пределах зоны; X – среднее арифметическое для зоны; s – ошибка среднего; min-max – минимальное и максимальное значение средних в пределах зоны.

Таблица 2. Мощность лесной подстилки в разных вариантах биотопов в трех зонах загрязнения, см

Критерий формирования выборки	Вариант биотопа	Зона загрязнения								
		фонового и слабого			умеренного			сильного и очень сильного		
		N	X ± s	min-max	N	X ± s	min-max	N	X ± s	min-max
Состав древостоя	Березовый	36	1.04 ± 0.07	0.50-2.30	20	1.99 ± 0.17	0.75-3.98	29	3.66 ± 0.12	2.44-5.09
	Березово-сосновый	57	1.32 ± 0.07	0.50-2.55	19	2.10 ± 0.17	0.60-3.83	13	3.79 ± 0.20	2.93-5.23
	Березово-елово-пихтовый	10	1.41 ± 0.23	0.58-2.80	4	2.51 ± 0.79	1.15-4.81	6	4.53 ± 0.38	3.15-5.60
	Сосновый	3	1.73 ± 0.45	1.00-2.55	4	2.50 ± 0.54	1.85-4.10	1	4.63	-
Тип почвы	Бурая горно-лесная	78	1.24 ± 0.06	0.50-2.80	40	1.98 ± 0.12	0.60-4.10	32	3.80 ± 0.12	2.93-5.60
	Серая лесная	11	1.10 ± 0.11	0.50-1.55	1	4.81	-	5	4.25 ± 0.50	2.44-5.55
	Дерново-подзолистая	17	1.35 ± 0.17	0.50-2.58	6	2.61 ± 0.29	1.80-3.83	12	3.70 ± 0.23	2.70-5.09
Положение биотопа в рельефе	Элювиальное	26	1.34 ± 0.11	0.50-2.55	11	1.66 ± 0.22	0.60-2.56	12	3.60 ± 0.15	2.93-4.53
	Транзитное	64	1.20 ± 0.06	0.50-2.80	28	2.21 ± 0.15	1.15-4.10	24	4.06 ± 0.16	2.70-5.60
	Аккумулятивное	16	1.29 ± 0.15	0.50-2.58	8	2.45 ± 0.38	1.56-4.81	13	3.57 ± 0.22	2.44-5.09

Примечание. Обозначения, как в табл.1.

только для двух зон: фонового – слабого загрязнения ($F_{2, 100} = 4.21, P = 0.018$) и сильного – очень сильного загрязнения ($F_{2, 45} = 3.63, P = 0.035$). Парные сравнения по *t*-критерию Стьюдента вскрывают структуру этих различий: березово-сосновые и березово-елово-пихтовые леса достоверно не различаются ($t = 0.48, P = 0.631$ для зоны фонового – слабого загрязнения, $t = 1.88, P = 0.078$ для зоны сильного – очень сильного), тогда как отличие чисто березовых лесов от березово-елово-

пихтовых достоверно ($t = 2.16, P = 0.036$ для зоны фонового – слабого загрязнения; $t = 2.70, P = 0.011$ для зоны сильного – очень сильного загрязнения).

Для выборок, сформированных по критериям положения в рельефе или типа почвы, не обнаруживается достоверных различий между вариантами в пределах конкретной зоны. В зоне умеренного загрязнения можно отметить тенденцию увеличения мощности в направлении от элювиальных ландшафтов к аккумулятивным. Однако

из-за большого разброса значений различия недостоверны на принятом ($P < 0.05$) уровне значимости ($F_{2,44} = 2.53, P = 0.091$).

Для всех возможных вариантов биотопов, выделенных по одному или двум критериям, когда это позволял объем выборки, были построены дозовые зависимости (табл. 3, рис. 1). Во всех случаях зависимости близки к “классической” S-образной кривой и хорошо аппроксимируются логистическим уравнением: доля объясняемой дисперсии составляет 70–90% (только в одном случае менее 50%). О тесной связи между мощностью подстилки и содержанием поллютантов свидетельствуют очень высокие значения других индексов корреляции. Так, коэффициент линейной корреляции лежит в пределах 0.67–0.90 (во всех случаях $P \ll 0.00001$), корреляционное отношение – 0.69–0.96 (рассчитано на основе результатов дисперсионного анализа по трем–пяти градациям загрязнения). Переход мощности подстилки с нижнего на верхний уровень (что соответствует переходу от фонового состояния в импактное) достаточно резкий: в большинстве случаев он занимает 5–15% общей длины градиента нагрузки. Только в трех случаях он составляет более 20%. Экстремально высокие и низкие значения показателя крутизны ступени в первую очередь связаны с недостаточным числом данных в средней части градиента загрязнения.

Поскольку мощность подстилки увеличивается с ростом загрязнения, основное внимание при анализе дозовых зависимостей необходимо уделять нижней критической точке, абсциссу которой можно считать величиной критической нагрузки и соответственно мерой устойчивости. Характер экотопа существенно влияет на величину критической нагрузки: различия между вариантами максимально составляют 7.3 раза. При сравнении биотопов, различающихся положением в рельефе, прослеживается четкая закономерность: величина критической нагрузки увеличивается в ряду аккумулятивных – транзитных – элювиальных ландшафтов. Разница между критическими нагрузками для транзитных ландшафтов по сравнению с аккумулятивными и элювиальных по сравнению с транзитными составляет почти 2 раза. Дополнительную информацию о значительности обнаруженных различий дает сопоставление абсцисс других критических точек. Мощность подстилки в транзитных ландшафтах начинает изменяться при таких уровнях нагрузки, которые в аккумулятивных ландшафтах уже наполовину изменили фоновый уровень. Когда же в аккумулятивных ландшафтах изменения завершены и мощность подстилки стабилизировалась на верхнем плато, в элювиальных ландшафтах регистрируется только ее начальное увеличение.

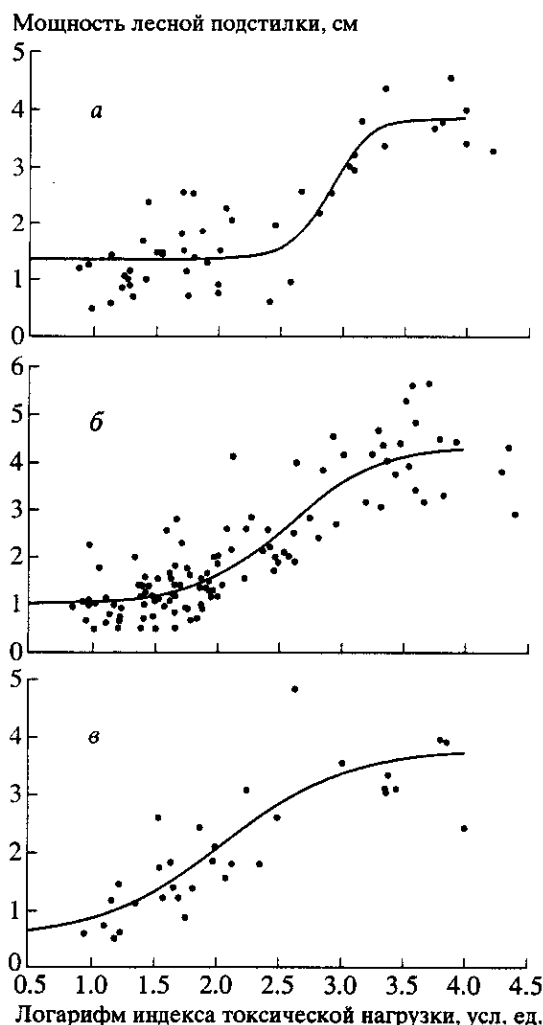


Рис. 1. Зависимости “доза–эффект” для мощности лесной подстилки в элементах рельефа: а – элювиальных, б – транзитных, в – аккумулятивных.

Эта же закономерность (с почти такими же абсолютными различиями) сохраняется, когда выборка сформирована по двум критериям и в нее включены биотопы только с определенным типом почвы (бурые горно-лесные) или составом древостоя (березовые или березово-сосновые леса). С другой стороны, критические нагрузки для серий биотопов, различающихся только типом почвы или составом древостоя, примерно одинаковы. Следовательно, независимо от состава древостоя и типа почвы самыми неустойчивыми оказываются аккумулятивные ландшафты, самыми устойчивыми – элювиальные, а транзитные занимают промежуточное положение.

Для анализа возможных причин обнаруженных различий представляет интерес сравнение разных вариантов биотопов в пределах той части градиента загрязнения, где наблюдается переход мощности подстилки от нижнего к верхнему пла-

Таблица 3. Результаты анализа зависимостей типа "доза-эффект" для изменения мощности подстилки с увеличением загрязнения в разных вариантах биотопов

Критерий формирования выборки	Вариант выборки	Индекс корреляции			Результат дисперсионного анализа				Абсциссы критических точек, усл. ед.			Z, %
		R ₁	R ₂	R ₃	df _{Effect}	df _{Error}	F	P	верхней	средней	нижней	
Положение в рельефе	Элювиальное	0.86	0.80	0.88	4	44	30.04	<0.00001	22.53	18.27	14.83	5.87
	Транзитное	0.87	0.74	0.88	4	111	86.91	<0.00001	21.69	13.23	8.07	10.38
	Аккумулятивное	0.81	0.67	0.85	4	32	15.26	<0.00001	15.05	7.89	4.14	8.32
Тип почвы	Бурые	0.85	0.81	0.87	4	145	96.32	<0.00001	30.44	15.40	7.79	17.27
	Серые лесные	0.96	0.67	0.93	4	12	36.61	<0.00001	9.28	8.27	7.38	1.45
	Дерново-подзолистые	0.84	0.69	0.85	3	31	24.14	<0.00001	16.56	10.34	6.45	7.71
Тип почвы и положение в рельефе	Бурые/элювиальное	0.87	0.81	0.89	4	40	30.78	<0.00001	22.48	18.11	14.60	6.01
	Бурые/гранитное	0.87	0.86	0.88	4	81	61.24	<0.00001	39.24	17.86	8.13	23.72
	Бурые/аккумулятивное	0.86	0.84	0.90	2	16	21.81	<0.00003	20.82	7.13	2.44	14.01
Состав древостоя	Березовый	0.89	0.72	0.92	4	80	79.42	<0.00001	21.07	13.02	8.05	9.92
	Березово-сосновый	0.82	0.86	0.87	3	85	58.78	<0.00001	51.88	21.85	9.20	32.55
	Березово-елово-пихтовый	0.83	0.77	0.91	3	16	11.86	<0.00024	10.01	8.31	6.90	2.37
Состав древесостоя и положение в рельефе	Березовый/элювиальное	0.94	0.83	0.95	4	19	33.69	<0.00001	20.52	16.36	13.05	5.70
	Березовый/гранитное	0.90	0.72	0.90	4	34	34.66	<0.00001	19.13	11.00	6.32	9.77
	Березовый/аккумулятивное	0.89	0.73	0.89	4	17	15.42	0.00002	24.01	11.39	5.40	14.19
Отсутствует	Березово-сосновый/элювиальное	0.69	0.70	0.70	3	17	5.02	0.01132	51.95	30.52	17.94	25.94
	Березово-сосновый/гранитное	0.89	0.90	0.92	3	53	66.93	<0.00001	20.95	13.86	9.17	8.98
	Березово-сосновый/аккумулятивное	0.81	0.77	0.94	2	8	7.45	0.01489	8.56	5.19	3.15	4.13
	Вся выборка	0.84	0.68	0.86	4	197	122.33	<0.00001	22.19	12.79	7.37	11.30

Примечание. Индексы корреляции: R₁ – корреляционное отношение; R₂ – коэффициент линейной корреляции Пирсона; R₃ – коэффициент детерминации (корень квадратный из доли дисперсии, объясняемой логистическим уравнением). Результаты дисперсионного анализа: df_{Effect} – число степеней свободы для фактора; df_{Error} – число степеней свободы для ошибки; F – критерий Фишера; P – вероятность того, что различия между средними случайные; Z – коэффициент крутизны ступени.

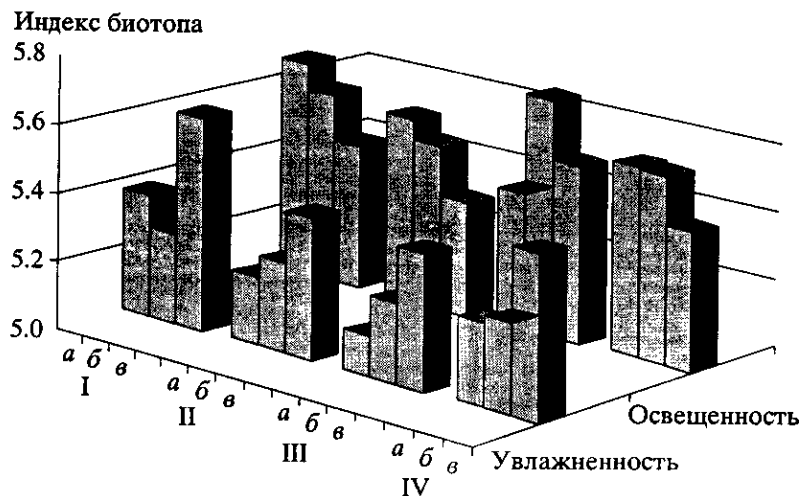


Рис. 2. Средние индексы освещенности и увлажненности биотопов в элювиальных (а), транзитных (б) и аккумулятивных (в) элементах рельефа на первом (I), втором (II) и третьем (III) участках переходной части градиента, а также для переходной части градиента в целом (IV).

то (соответствует интервалу нагрузки от зоны фонового загрязнения до примерно середины зоны умеренного загрязнения). Разделим эту часть градиента (обозначим ее как "переходную") на несколько последовательно расположенных участков. С этой целью примем абсциссы нижних критических точек для аккумулятивных, транзитных и элювиальных ландшафтов в качестве реперных значений (табл. 3). Тогда первый участок рассматриваемой переходной части градиента соответствует интервалу индекса нагрузки 1–4.14 (абсцисса нижней точки для аккумулятивных ландшафтов), второй – 4.15–8.07 (для транзитных ландшафтов), третий – 8.08–14.83 (для элювиальных ландшафтов).

Абсолютная полнота древостоя в пределах переходной части градиента колеблется от 13.5 до 82.5 м² га⁻¹ (в среднем 31.8–49.7) и не обнаруживает достоверных различий по критерию Краскела–Уоллиса между биотопами, различающимися положением в рельефе (в целом для переходной части градиента $P = 0.574$, для разных участков $P = 0.131–0.998$). К такому же заключению можно прийти, рассматривая только определенную группу по составу древостоя: для березовых лесов различия абсолютной полноты между биотопами, различающимися положением в рельефе, недостоверны с $P = 0.959$ (для разных участков $P = 0.158–0.745$), для березово-сосновых $P = 0.383$ (для разных участков $P = 0.080–0.781$).

Общее обилие травяно-кустарничкового яруса (сумма проективных покрытий всех видов на пробной площади) также достоверно не различается по критерию Краскела–Уоллиса в пределах переходной части градиента между элювиальными, транзитными и аккумулятивными ландшаф-

тами (в целом $P = 0.191$, а для разных участков $P = 0.219–0.899$). Различия данного показателя между зонами фонового – слабого и умеренного загрязнения хотя и достоверны ($P = 0.022$), но очень незначительны (всего в 1.1 раза). По сравнению с фоновой территорией обилие травяно-кустарничкового яруса существенно (в 1.9 раза) снижено только в зоне сильного и очень сильного загрязнения ($P \ll 0.0001$).

В пределах переходной части градиента нагрузки биотопы, различающиеся положением в рельефе, имеют разную напряженность рассмотренных экологических факторов (рис. 2). В целом для всей переходной части градиента различия достоверны по критерию Краскела–Уоллиса как для индекса освещенности ($P = 0.014$), так и для индекса увлажненности ($P = 0.004$). Хотя абсолютные различия индексов невелики, можно заключить, что биотопы нижних частей склонов сильнее увлажнены и затенены по сравнению с участками, расположенными выше по склону.

Обсуждение результатов исследований. Зарегистрированное в нашей работе 3–4-кратное увеличение мощности лесной подстилки под действием выбросов медеплавильного завода в целом совпадает с масштабами торможения деструкции органики, отмеченными возле аналогичных источников химического загрязнения в других районах [13, 23, 26, 30, 31, 37, 39]. Также имеется хорошее совпадение с нашими данными, полученными на этой же территории, но 5–6 годами ранее и для другого набора пробных площадей [3]. В рассматриваемом районе зарегистрировано губительное действие химического загрязнения на почвенную биоту, вызывающее элиминацию дождевых червей и других крупных почвенных сапрофагов, а также снижение скоро-

сти микробиального разложения целлюлозы [2, 4, 6, 7, 12]. Отмечено снижение обилия ксилотрофных базидиомицетов – основной группы разрушителей древесных остатков [1]. Это дает основание полагать, что основная причина увеличения мощности – подстилки – подавление активности как первичных деструкторов органики, так и ее основных минерализаторов. Вот почему рост мощности подстилки в ответ на увеличение токсической нагрузки по крайней мере в нашем случае правомерно интерпретировать как индикатор устойчивости сапротрофного комплекса почвенной биоты.

Форма дозовых зависимостей аналогична ранее полученным как для мощности подстилки [3], так и для других компонентов лесных экосистем [4, 7, 8]. Ярко выраженная нелинейность в реакции рассматриваемого параметра свидетельствует о существовании двух относительно стабильных уровней – нижнего (соответствующего высокой скорости разложения подстилки на фоновой территории) и верхнего (связанного с почти полным блокированием деструкционных процессов в импактной зоне). Переход между уровнями – относительно резкий. Интересен и важен вывод о том, что экотопические различия не влияют на форму дозовых кривых, а только меняют их количественные параметры (абсциссы критических точек). В методическом плане важно также, что достаточно контрастные варианты биотопов очень мало или вовсе не различаются по начальным (фоновым) и конечным (импактным) значениям мощности подстилки.

По аналогии с реакцией высшей растительности на загрязнение, как отмечено, например, в работах [9, 10], можно было бы ожидать противоположное обнаруженному соотношение разных вариантов биотопов по величине критической нагрузки – большую устойчивость почвенной биоты в аккумулятивных ландшафтах по сравнению с элювиальными. Тем более что теоретически в почвах аккумулятивных ландшафтов выше вероятность развития восстановительных процессов, смещающих химическое равновесие почвенного раствора от хорошо растворимых сульфатов металлов в сторону плохо растворимых сульфидов. Соответственно при одном и том же валовом содержании металлов в аккумулятивных биотопах можно было бы ожидать меньше токсичных форм.

Основной вопрос, на котором мы остановимся далее, в чем причина меньшей устойчивости почвенной биоты в аккумулятивных ландшафтах. Как известно, мощность подстилки в конкретном биотопе – это результирующая трех разнонаправленных процессов: поступления опада, латерального переноса подстилки и разложения органического вещества. В определенных условиях

ведущим фактором может становиться любой из них, поэтому, обсуждая причины обнаруженных экотопических различий в реакции подстилки на загрязнение, можно выдвинуть три следующие гипотезы.

1. Биотопы различаются по поступлению опада (при слабом загрязнении в аккумулятивных ландшафтах оно выше) и опережающее увеличение мощности подстилки связано не с подавлением активности деструкторов, а с более интенсивным опадом.

2. Действие загрязнения уже в зоне слабой нагрузки столь неблагоприятно для подростка, подлеска и травяно-кустарничкового яруса, что вызывает их существенное угнетение, которое приводит к интенсификации ветрового и водного переноса подстилки; соответственно на участках, расположенных ниже по склону, происходит накопление подстилки за счет чисто механического переноса с более верхних частей склонов.

3. Имеет место синергизм действия токсической нагрузки и естественных экологических факторов, неблагоприятных для организмов-деструкторов. Другими словами, при одном и том же уровне нагрузки изменения регистрируются в первую очередь в тех биотопах, где складываются пессимальные для почвенной биоты условия (избыточное или недостаточное увлажнение, пониженная температура, повышенная кислотность и т.д.).

К сожалению, мы не располагаем результатами прямых измерений величин поступления опада на пробных площадях, интенсивности латерального переноса подстилки, обилия и активности почвенной биоты, напряженности микроклиматических факторов, поэтому обсуждение выдвинутых гипотез будет в значительной степени умозрительным.

Известно, что поступление листового опада прямо связано с продуктивностью древостоя; регистрируются тесные корреляции между абсолютной полнотой и поступлением опада [20]. В нашем случае не наблюдается закономерных изменений абсолютной полноты древостоя в пределах переходной части градиента нагрузки, что может косвенно свидетельствовать об отсутствии различий в поступлении опада между элювиальными, транзитными и аккумулятивными ландшафтами.

Относительно второй гипотезы заметим, что горизонтальный перенос может играть существенную роль во внутри- и межэкосистемном перераспределении запасов подстилки [11]. Хотя пространственное распределение листового опада обычно четко совпадает с проекциями крон деревьев [29], дальнейший перенос подстилки приводит к более равномерному распределению ее запасов под пологом леса. О значительности та-

кого переноса свидетельствует, например, отсутствие разницы в запасах подстилки между окнами в древостое и пологом леса [18]. Особенно значителен перенос в условиях холмистого рельефа, когда могут образовываться мощные скопления подстилки в различных “ловушках” (микроразножжения, пни, поваленные стволы и др.) [34]. Подстилку также эффективно могут задерживать густые заросли кустарников с жесткими стеблями [24]. В нашем случае не наблюдается существенных различий в обилии травяно-кустарничкового яруса между элювиальными, транзитными и аккумулятивными ландшафтами, что косвенно свидетельствует об отсутствии действия загрязнения (по крайней мере в интервале от слабого до умеренного) на способность подпологовой растительности удерживать подстилку. Кроме того, отсутствие различий в мощности подстилки между рассматриваемыми вариантами ландшафтов в зоне фонового – слабого загрязнения говорит о том, что если перенос подстилки вниз по склону и имеет место, то он не регистрируется таким грубым показателем, как ее мощность. Интенсивный перенос подстилки, приводящий к резко выраженной пятнистости в ее распределении, может сказываться, вероятно, только на участках с очень сильным загрязнением [21].

Наиболее обоснованной нам представляется гипотеза синергизма действия загрязнения и неблагоприятных абиотических факторов. Общепринято, что скорость разложения органического вещества определяется тремя группами факторов: физико-химическими особенностями среды, где протекает разложение (температура, влажность, кислотность, окислительно-восстановительный потенциал), качеством опада (содержание биогенов и вторичных метаболитов) и активностью организмов-деструкторов [38]. В каждой конкретной ситуации деструкция может лимитироваться либо одним из факторов, либо их взаимодействием. Загрязнение промышленными поллютантами прямо или опосредованно влияет на все три группы, что в конечном итоге и приводит к накоплению неразлагающегося органического вещества.

Ключевой посылкой в наших рассуждениях, как и при рассмотрении второй гипотезы, является тот факт, что в отсутствие загрязнения аккумулятивные, транзитные и элювиальные ландшафты не различаются по мощности подстилки. Следовательно, не связанные с загрязнением экологические факторы сами по себе не могут объяснить различия в устойчивости почвенной биоты.

Биотопы, расположенные в верхних, средних и нижних частях склонов образуют комплексный средовой градиент, в пределах которого меняются многие экологические факторы. Теоретически часть из них может достигать значений, при кото-

рых ингибируется деструкция органического вещества. Показано, что зависимость скорости разложения листового опада от влажности имеет колоколообразную форму с максимумом в области 40–60% от полной влагоемкости субстрата; влажность подстилки, близкая к полной влагоемкости вызывает заметное торможение деструкции [22]. Обнаружено, что скорость разложения остатков древесины меньше в нижних частях склонов по сравнению с верхними и средними [33]. В горных тропических лесах наблюдается закономерное снижение скорости деструкции листового опада и соответственно увеличение накопления органического вещества в почве в градиенте выпадения осадков [36]. Заметим, что мы рассматриваем случаи периодически переувлажняемых ландшафтов, тогда как в условиях постоянно переувлажненных почв анаэробные условия сами по себе незначительно ингибируют микробиальное разложение целлюлозы [32].

Наши биоиндикационные данные косвенно подтверждают вполне ожидаемую закономерность: в аккумулятивных ландшафтах ниже освещенность и, следовательно, ниже температура почвы; выше увлажненность и значит выше вероятность образования анаэробных зон и низких значений окислительно-восстановительного потенциала. Таким образом, аккумулятивные ландшафты в отсутствие загрязнения можно рассматривать как субоптимальные или даже “предпессимальные” для разложения органики. Гипотеза синергизма заключается в том, что действие дополнительного пессимального фактора, каким выступает химическое загрязнение, в первую очередь проявляется именно в аккумулятивных ландшафтах, где почвенная биота функционирует “на пределе” толерантности к естественным экологическим факторам.

Известно, что влияние химического загрязнения на почвенную биоту может существенно модифицироваться (усиливаться или уменьшаться) различными экологическими факторами [16, 17]. В отношении увлажненности нам известны данные только лабораторных экспериментов, которые немногочисленны и противоречивы. К тому же, надо учитывать, что повышенная влажность может влиять на токсичность не прямо, а опосредованно, например через изменения окислительно-восстановительного потенциала. Показано, что увеличение влажности почвы может как повышать, так и понижать токсичность разных пестицидов для почвообитающих личинок двукрылых [28], энхитреид [35] и дождевых червей [19]. Несмотря на отрывочность сведений, в контексте обсуждаемого вопроса важна принципиальная возможность модификации токсического действия поллютантов естественными факторами.

Заключение. Данная работа лежит в русле решения одной из основных задач экологической токсикологии – установления степени и раскрытия механизмов модификации токсического действия поллютантов абиотическими и биотическими факторами среды. Обычно она решается в лабораторных экспериментах, в которых легко изменять и поддерживать на заданном уровне значения исследуемых переменных. Решение данной задачи в условиях природных экосистем значительно сложнее как из-за принципиальной невозможности вычленения в чистом виде какого-либо одного фактора, так и из-за значительной пространственно-временной вариабельности протекания различных процессов. Хотя для оценки интенсивности деструкции в лесной экосистеме мы использовали очень грубый и подверженный сильным мешающим влияниям показатель – мощность подстилки, нам удалось на материале природных экосистем оценить влияние не связанных с загрязнением факторов на характер траекторий реакции почвенной биоты на токсическую нагрузку.

Критические нагрузки и соответственно устойчивость почвенной биоты существенно зависят от экотопических условий: в аккумулятивных ландшафтах мощность подстилки начинает увеличиваться при существенно меньшем уровне загрязнения по сравнению с транзитными и элювиальными. Среди нескольких гипотез, которые могут объяснить этот феномен, наиболее правдоподобной мы считаем гипотезу синергизма действия поллютантов и неблагоприятного для почвенной биоты сочетания естественных факторов (избыточное увлажнение, формирующее в почве анаэробные условия), что чаще имеет место в аккумулятивных ландшафтах по сравнению с элювиальными и транзитными.

Практическое значение полученных результатов заключается в том, что они подтвердили неоднократно высказанное требование [7] дифференциации экологических нормативов в зависимости от экотопических условий. Если бы мы не учитывали различий между биотопами и рассматривали нашу выборку как однородную, заключение о величине критических нагрузок почти в 2 раза отличалось бы от значения, определенного для наименее устойчивого варианта биотопов – аккумулятивных ландшафтов.

Автор признателен Э.Х. Ахуновой за измерение содержания тяжелых металлов, С.Ю. Кайгородовой за измерение мощности подстилки и описание почвенных разрезов на 35 пробных площадях, М.Р. Трубиной, И.Л. Гольдберг и А.Г. Паукову за выполнение геоботанических описаний, И.Н. Михайловой за организацию экспедиционных работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Брындина Е.В. Действие выбросов медеплавильного завода на сообщества ксилотрофных базидиомицетов южной тайги // Сиб. эколог. журн. 2000. № 6. С. 679–684.
2. Воробейчик Е.Л. Изменение интенсивности деструкции целлюлозы под воздействием техногенной нагрузки // Экология. 1991. № 6. С. 73–76.
3. Воробейчик Е.Л. Изменение мощности лесной подстилки в условиях химического загрязнения // Экология. 1995. № 4. С. 278–284.
4. Воробейчик Е.Л. Реакция почвенной биоты лесных экосистем Среднего Урала на выбросы медеплавильных комбинатов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Екатеринбург, 1995. 24 с.
5. Воробейчик Е.Л. К методике измерения мощности лесной подстилки для целей диагностики техногенных нарушений экосистем // Экология. 1997. № 4. С. 265–269.
6. Воробейчик Е.Л. Население дождевых червей (*Lumbricidae*) лесов Среднего Урала в условиях загрязнения выбросами медеплавильных комбинатов // Экология. 1998. № 2. С. 102–108.
7. Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
8. Воробейчик Е.Л., Хантемирова Е.В. Реакция лесных фитоценозов на техногенное загрязнение: зависимость доза–эффект // Экология. 1994. № 3. С. 31–43.
9. Давыдова М.В. Воздействие заводских дымов на травяные сосняки Южного Урала // Биол. науки. 1982. № 11. С. 71–74.
10. Дончева А.Л. Ландшафт в зоне воздействия промышленности. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 96 с.
11. Дылис В.Н. Межбиогеоценозные связи, их механизмы и изучение // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973. С. 71–79.
12. Кайгородова С.Ю., Воробейчик Е.Л. Изменение некоторых свойств серых лесных почв под действием выбросов медеплавильного комбината // Экология. 1996. № 3. С. 187–193.
13. Никонов В.В., Лукина Н.В. Техногенная трансформация запаса подстилки в еловых биогеоценозах Крайнего Севера // Дegradaция и восстановление лесных почв. М., 1991. С. 174–184.
14. Прокаев В.И. Физико-географическое районирование Свердловской области. Свердловск. 1976. 137 с.
15. Степанов А.М., Кабиров Р.Р., Черненко Т.В., Садыков О.Ф., Ханисламова Г.М., Некрасова Л.С., Бутусов О.В., Бальцевич Л.А. Комплексная экологическая оценка техногенного воздействия на экосистемы южной тайги. М.: ЦЕПЛ. 1992. 246 с.
16. Babich H., Stotzky G. Effect of cadmium on the biota: influence of environmental factors // Adv. Applied Microbiology. 1978. V. 23. P. 55–117.
17. Babich H., Stotzky G. Environmental factors that influence the toxicity of heavy metal and gaseous pollutants

- to microorganisms // *Critical Rev. Microbiol.* 1980. V. 8. № 2. P. 99–145.
18. *Bauchus J. C* and N mineralization in an acid forest soil along a gap-stand gradient // *Soil Biol. Biochem.* 1996. V. 28. № 7. P. 923–932.
 19. *Bauer C., Römbke J.* Factors influencing the toxicity of two pesticides on three Lumbricid species in laboratory tests // *Soil Biol. Biochem.* 1997. V. 29. № 3/4. P. 705–708.
 20. *Bray J.R., Gorham E.* Litter production in forests of the world // *Adv. Ecol. Res.* 1964. V. 2. P. 101–157.
 21. *Chernenkova T.V., Kuperman R.G.* Changes in the spruce forest communities along a heavy metal deposition gradient on Kola peninsula // *Water, Air, and Soil Pollution.* 1999. V. 111. P. 187–200.
 22. *Corter J.* Field decomposition of leaf litters: relationships between decomposition rates and soil moisture, soil temperature and earthworm activity // *Soil Biol. Biochem.* 1998. V. 30. № 6. P. 783–793.
 23. *Coughtrey P.J., Jones C.H., Martin M.H., Shales S.W.* Litter accumulation in woodlands contaminated by Pb, Zn, Cd and Cu // *Oecologia (Berl.)*. 1979. V. 39. № 1. P. 51–60.
 24. *Dighton J., Morale Bonilla A.S., Jiménez-Núñez R.A., Martínez N.* Determinant of leaf litter patchiness in mixed species New Jersey pine barrens forest and its possible influence on soil and soil biota // *Biol. Fertil. Soils.* 2000. V. 31. P. 288–293.
 25. *Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulißen D.* Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa / *Scripta Geobotanica*. B. 18. Göttingen, 1991. 248 s.
 26. *Freedman B., Hutchinson T.C.* Smelter pollution near Sudbury, Ontario, Canada, and effects of forest litter decomposition // *Effects of acid precipitation on terrestrial ecosystems*. N.Y.; L., 1980. P. 395–434.
 27. *Grodzinski W., Greszta J., Laskowski R., Maryanski M., Rozen A.* Effect of the chemical composition of industrial dust on forest floor organic matter accumulation // *Water, Air, and Soil Pollution.* 1990. V. 53. P. 169–178.
 28. *Harris C.R.* Influence of soil moisture on the toxicity of insecticides in a mineral soil to insects // *J. Econ. Entomol.* 1964. V. 57. P. 946–950.
 29. *Hirabuki Y.* Heterogeneous dispersal of tree litterfall corresponding with patchy canopy structure in a temperate mixed forest // *Vegetatio.* 1991. V. 94. № 1. P. 69–79.
 30. *Jackson D.R., Watson A.P.* Disruption of nutrient pools and transport of heavy metals in a forested watershed near a lead smelter // *J. Environ. Qual.* 1977. V. 6. № 4. P. 331–338.
 31. *Jordan M.J., Lechavalier M.P.* Effect of zinc smelter emissions on forest soil microflora // *Can. J. Microbiol.* 1975. V. 21. № 11. P. 1855–1865.
 32. *Mendelsohn I.A., Sorrell B.K., Brix H., Schierup H.H., Lorenzen B., Maltby E.* Controls on soil cellulose decomposition along a salinity gradient in a *Phragmites australis* wetland in Denmark // *Aquatic Botany.* 1999. V. 64. P. 381–398.
 33. *O'Lear H.A., Seastedt T.R., Briggs J.M., Blair J.M., Ramundo R.A.* Fire and topographic effects on decomposition rates and N dynamics of buried wood in tallgrass prairie // *Soil Biol. Biochem.* 1996. V. 28. № 3. P. 323–329.
 34. *Orndorff K.A., Lang G.E.* Leaf litter redistribution in a West Virginia hardwood forest // *J. Ecol.* 1981. V. 69. P. 225–235.
 35. *Puurtinen H.M., Martikainen E.T.A.* Effect of soil moisture on pesticide toxicity to an enchytraeid worm, *Enchytraeus* sp. // *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 1997. V. 33. P. 34–41.
 36. *Schuur E.A.G.* The effect of water on decomposition dynamics in mesic to wet Hawaiian montane forests // *Ecosystems.* 2001. V. 4. P. 259–273.
 37. *Strojan C.L.* Forest leaf litter decomposition in the vicinity of a zinc smelter // *Oecologia (Berl.)*. 1978. V. 32. № 2. P. 203–212.
 38. *Swift M.J., Heal O.W., Anderson J.M.* *Decomposition in terrestrial ecosystem*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1979. 372 p.
 39. *Tyler G.* The impact of heavy metal pollution on forests: a case study of Gusum, Sweden // *Ambio.* 1984. V. 13. № 1. P. 18–24.

Response of Forest Litter and Its Relationship with Soil Biota under Toxic Pollution

E. L. Vorobeichik

A response of forest litter to emissions (sulfur dioxide and heavy metals) of a copper smelter was studied in the Middle Urals. The litter thickness increased by 2.7–3.9 times nearby the pollution source as compared with the background conditions. Relationships between the litter thickness and the Cu, Pb, Cd, and Zn contents in the litters of birch, birch-pine, and birch-spruce-fir forests were estimated for the biotopes differing in topographic position (upper, middle, and lower parts of slopes) and in soil types (mountain brown forest, gray forest, and soddy-podzolic soils). The pattern of changes in the litter thickness is different to a greater degree in the ecotopes studied, whereas the initial and final thickness of the litters in different forests is similar. The critical load (i.e. minimal pollution level that causes increasing the forest litter thickness) becomes greater when moving from the lower parts of slopes to the upper ones. The low resistance of the saprotrophic soil biota in the lower parts of slopes appears to be explained by the synergic effect of pollution and unfavorable environmental factors (for instance, excessive moisture responsible for anaerobic conditions in soil).