

УДК 574.4:504.054+631.46

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЦЕЛЛЮЛОЗОЛИТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ПОЧВЕННОЙ МИКРОФЛОРЫ В УСЛОВИЯХ АТМОСФЕРНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

© 2007 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 29.03.2007 г.

Исследована сезонная динамика (с мая по сентябрь) пространственного варьирования целлюлозолитической активности почвенной микрофлоры в ельниках-пихтарниках южной тайги, подверженных выбросам медеплавильного завода на Среднем Урале. На загрязненных территориях существенно снижена средняя скорость деструкции чистой целлюлозы и резко увеличено ее пространственное варьирование. Пространственный паттерн целлюлозолитической активности стабилен в течение вегетационного сезона, а интегральные параметры частотных распределений меняются во времени в разных зонах загрязнения однонаправленно.

Ключевые слова: деструкция целлюлозы, почвенные микроорганизмы, микромицеты, пространственная структура, динамика, промышленное загрязнение, тяжелые металлы, лесные экосистемы, южная тайга, Средний Урал.

Разложение мертвого органического вещества – ключевой процесс, обеспечивающий возврат биогенов в почву и определяющий продуктивность и устойчивость наземных экосистем. К настоящему моменту о деструкции органики накоплено много информации – определены ее основные агенты, стадии, характерные скорости, особенности протекания в разных биомах и типах экосистем (Viology..., 1974; Swift et al., 1979). Однако ряд моментов остается мало исследованным, в частности плохо изучены закономерности горизонтального распределения функциональной активности почвенных сапротрофов; в почвенной биологии основное внимание уделяли анализу вертикальной составляющей пространственной структуры (Звягинцев и др., 2005). Интерес к данному вопросу далеко не случаен. Если ранее пространственную вариабельность свойств природных объектов рассматривали исключительно как досадное обстоятельство, мешающее получению корректных статистических оценок искомых параметров, то в последнее время точка зрения существенно изменилась: сейчас все больше исследователей склоняется к тому, что пространственная структура – это важнейшее свойство экологических систем, требующее пристального изучения (Goovaerts, 1998, 1999; Heuvelink, Webster, 2001; Ettema, Wardle, 2002).

Во многих работах (Strojan, 1978; Coughtrey et al., 1979; Freedman, Hutchinson, 1980; Baath, 1989; Berg et al., 1991; Giller et al., 1998; McEnroe, Helmis-

aari, 2001; Chew et al., 2001; Воробейчик и др., 1994; Воробейчик, 2002а, б, 2003) показано торможение деструкции органического вещества в наземных экосистемах, подверженных загрязнению тяжелыми металлами и соединениями серы, что в первую очередь связывают со снижением активности почвенной биоты. Однако почти нет информации об изменении в условиях загрязнения пространственного распределения активности организмов-деструкторов, хотя этот аспект важен как для понимания закономерностей их функционирования в пессимальных условиях, так и для решения методических вопросов (Гонгалский и др., 2003; Irmiler, 1998).

Ранее был обнаружен феномен “очаговой” пространственной структуры целлюлозолитической активности в условиях промышленного загрязнения (Воробейчик, 2002а), который заключается в том, что на территории с экстремально высоким содержанием поллютантов при почти полном блокировании деструкции органики сохраняются “очаги” с очень высокой целлюлозолитической активностью, характерной для ненарушенных местообитаний. Сходным образом изменяется пространственная структура в градиенте высотной поясности при переходе от тайги к горной тундре (Воробейчик, 2002б). Обнаруженный феномен заставляет по-иному взглянуть на торможение деструкции при действии пессимальных факторов, которое нельзя рассматривать как пространственно-однородный процесс. Данная работа по-

священа изучению того, насколько стабильно во времени пространственное распределение целлюлозолитической активности.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ

Работы проведены возле Среднеуральского медеплавильного завода, расположенного на окраине г. Ревды Свердловской обл. (южная тайга). Основные ингредиенты выбросов – SO_2 и полиметаллическая пыль, в которой преобладают Cu, Pb, Cd, Zn, As. Многолетнее (с 1940 г.) загрязнение среды тяжелыми металлами в сочетании с поступлением кислотных агентов привело в конечном счете к почти полной деградации лесных экосистем возле источника выбросов. Характер техногенной нагрузки и трансформации экосистем района исследований подробно описан ранее (Воробейчик и др., 1994; Воробейчик, 2003).

Пробные площади были заложены в трех зонах нагрузки – импактной (1 км к западу от завода), буферной (4 км) и фоновой (30 км), в нижних частях склонов, в ельниках-пихтарниках на дерново-подзолистых почвах. В буферной зоне по сравнению с фоновой активизированы процессы распада древостоя (снижен запас, увеличена доля сухостоя), меньше проективное покрытие и богатство травяно-кустарничкового (с 31 до 23 видов) и мохового (с 24 до 10 видов) ярусов, существенно тормозится разложение подстилки, мощность которой возрастает в 2–3 раза (с 2–3 см в фоновой зоне до 5–7 см в буферной). В импактной зоне древостой фрагментарный, состоит из ослабленных или усыхающих деревьев, богатство травяно-кустарничкового яруса уменьшено до 1–7 видов (хвощ лесной и луговой, щучка дернистая, полевица, мятлик луговой, иван-чай, кровохлебка, мать-и-мачеха), значительное развитие получает одновидовой моховой покров из *Pohlia nutans* – пионерного вида, обычно заселяющего механически нарушенные участки (проективное покрытие достигает 70%), подстилка почти не разлагается, в понижениях и возле стволов деревьев встречаются ее скопления мощностью до 10–15 см.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Целлюлозолитическую активность почвенной биоты оценивали по скорости деструкции чистой целлюлозы, которую измеряли по убыли за фиксированный период времени абсолютно-сухой массы (% в день) экспонируемых в природных условиях стандартных образцов (лабораторная фильтровальная бумага). Бумагу помещали в пакеты размером 5 × 10 см из капроновой сетки с ячейей 0.5 мм; исходная масса образца составляла 0.79 ± 0.06 г. Пакеты закладывали внутрь лесной подстилки (если подстилка была очень тонкой, то на границе подстилки и гумусово-аккумулятивно-

го горизонта), с минимальным нарушением напочвенного покрова.

В каждой зоне токсической нагрузки было заложено по три пробные площади, которые отстояли друг от друга на 70–170 м. Пакеты с целлюлозой размещали на них в линию по 50 шт. через 50 см. В каждой точке линии образец целлюлозы экспонировали 23–25 дней; после завершения экспозиции его изымали и сразу строго в это же место помещали новый образец на следующий период. В общей сложности выполнено 2250 измерений скорости деструкции за пять периодов экспозиции: I – с 26 мая; II – с 18 июня; III – с 15 июля; IV – с 7 августа; V – с 1 и до 26 сентября 2003 г. Для характеристики динамики погодных условий использованы данные метеостанции г. Ревды (по 8 измерениям в сутки).

В этих же зонах были отобраны образцы лесной подстилки на 75 пробных площадях размером 10 × 10 м (по 25 площадей на зону, по 6 индивидуальных образцов на площадь, всего 450 образцов); в пределах зоны пробные площади размещали относительно равномерно на участке размером около 500 × 500 м. Подстилку отбирали в одноразовые пластиковые пакеты, высушивали до воздушно-сухого состояния, удаляли включения (крупные ветки, шишки, остатки коры) и измельчали на механической мельнице; рН водный измерен ионометрически (соотношение подстилки и воды равно 1 : 25). Экстрагирование подвижных форм металлов проводили 5%-ной HNO_3 , обменных – 0.05 М CaCl_2 (отношение субстрат : экстрагент равно 1 : 10, время экстракции – 24 ч, фильтрация через бумажный фильтр). Концентрации металлов измерены на атомно-абсорбционном спектрометре AAS 6 Vario фирмы “Analytik Jena” (Германия).

При анализе частотных распределений и расчете коэффициентов ранговой корреляции Спирмена учетной единицей считали значение в конкретной точке в конкретный период экспозиции, при дисперсионном анализе – усредненное значение для пробной площади. Помимо традиционных показателей варьирования, для оценки близости между наблюдаемым пространственным распределением и теоретическим максимально неравномерным рассчитывали коэффициент гомогенности (Воробейчик, 2002а):

$$K = [D/\{(X_m - X)(X - X_0) + fD_m + (1 - f)D_0\}]^{\frac{1}{2}}, \quad f = (X - X_0)/(X_m - X_0),$$

где D и X – дисперсия и среднее выборки, $X_m(D_m)$ и $X_0(D_0)$ – оценки среднего (дисперсии) по подвыборкам больших и малых значений соответственно. Индекс меняется от нуля, когда нет пространственного варьирования, до единицы, когда выборка состоит только из значений двух типов –

Таблица 1. Кислотность и содержание тяжелых металлов в лесной подстилке в разных зонах нагрузки

Параметр	Зона нагрузки		
	фоновая	буферная	импактная
pH водный	5.41 ± 0.06	4.76 ± 0.04	4.53 ± 0.05
Подвижные формы, мг/кг:			
Cu	48.88 ± 2.46	1948.45 ± 106.19	3109.56 ± 158.33
Cd	2.99 ± 0.10	14.35 ± 1.12	12.30 ± 0.99
Pb	86.67 ± 2.29	964.35 ± 43.97	1485.26 ± 44.49
Zn	242.37 ± 9.13	590.74 ± 41.66	539.53 ± 44.59
Обменные формы, мг/кг:			
Cu	3.42 ± 0.17	31.20 ± 3.30	100.83 ± 9.92
Cd	0.57 ± 0.04	5.55 ± 0.36	5.80 ± 0.38
Pb	0.47 ± 0.04	5.46 ± 0.50	11.95 ± 1.08
Zn	27.64 ± 2.05	164.97 ± 12.79	215.65 ± 13.67

Примечание. Приведены средние значения ± ошибка среднего; учетная единица – площадка (среднее значение по 6 индивидуальным образцам), в каждой зоне 25 площадок.

Таблица 2. Погодные условия в разные периоды экспозиции

Период	Температура воздуха в пределах суток, °C			Сумма осадков, мм
	средняя	минимальная	максимальная	
I	11.5 ± 0.6 (4.2–16.6)	5.6 ± 0.7 (0–12.2)	17.2 ± 0.7 (6.7–22.7)	111.8
II	18.2 ± 0.7 (9.2–22.3)	12.5 ± 0.6 (6–16.1)	23.7 ± 0.7 (11.2–28.4)	65.0
III	18.4 ± 0.6 (12.8–24.5)	11.9 ± 0.6 (5.8–16.3)	24.8 ± 0.8 (17.6–31.7)	16.2
IV	18.7 ± 0.6 (13.5–24)	13.5 ± 0.5 (8.1–18.3)	24.7 ± 0.8 (16.1–32.3)	117.8
V	10.4 ± 1.0 (1.6–24.1)	6.5 ± 1.0 (–1.5...+17.9)	15.6 ± 1.4 (5.4–31.3)	31.4

Примечание. Приведены средние значение ± ошибка среднего, в скобках – минимальные и максимальные значения для периода.

“высоких” и “низких”, а ее дисперсия достигает в этом случае своего максимально возможного уровня. Величины $X_m(D_m)$ и $X_0(D_0)$ рассчитаны для каждой пробной площади и каждого периода экспозиции по 5 наибольшим и наименьшим значениям соответственно. Общая согласованность пространственного распределения для всех периодов экспозиции оценена для каждой пробной площади с помощью коэффициента конкордации Кендалла-Смита (функция от коэффициентов ранговой корреляции Спирмена по всем сочетаниям).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Рассматриваемые зоны токсической нагрузки сильно различаются как по содержанию тяжелых металлов, так и по кислотности лесной подстилки (табл. 1). Разница между фоновым и импактным участками достигает почти единицы pH. Содержание подвижных форм металлов в импактной зоне возрастает по сравнению с фоновой от 2 (Zn)

до 60 (Cu) раз, обменных – от 8–10 (Cd и Zn) до 25–30 (Pb и Cu) раз. На фоновой территории обменные формы металлов составляют небольшую долю от подвижных: 0.5% – для Pb, 7% – для Cu, 11% – для Zn и 19% – для Cd. На загрязненных участках увеличивается доля обменных форм: в импактной зоне она составляет 0.8% для Pb, 3% – для Cu, 40% – для Zn и 47% – для Cd; в буферной – 0.6%, 2%, 28% и 39% соответственно.

Погодные условия в течение вегетационного сезона различались (табл. 2): I и V периоды экспозиции были относительно холодными, а II, III и IV – теплыми, причем среди них минимальное количество осадков было характерно для II, а максимальное – для IV периодов. Наиболее контрастным по температурным условиям был V период, в конце которого температура воздуха опускалась ниже 0°C. Наибольшие различия между периодами зарегистрированы для минимальной температуры воздуха.

Частотные распределения целлюлозолитической активности существенно различаются меж-

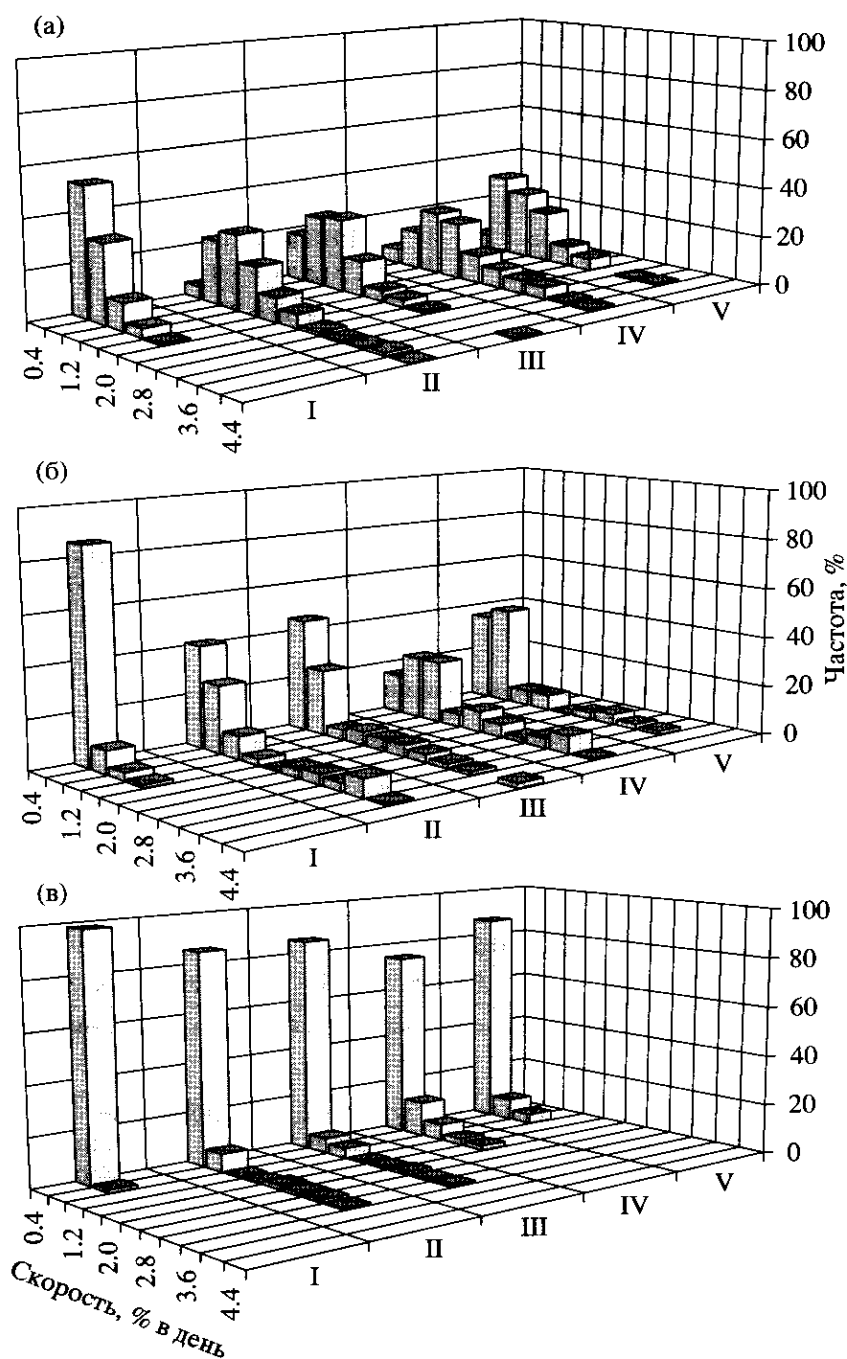


Рис. 1. Частотные распределения скорости деструкции целлюлозы (верхняя граница интервала) в фоновой (а), буферной (б) и импактной (в) зонах нагрузки (I – V – последовательные периоды экспозиции).

ду зонами нагрузки, в меньшей степени – между периодами экспозиции (рис. 1). При переходе от фоновой зоны к импактной, а в пределах зоны – от теплых периодов к холодным наблюдается закономерное смещение центров распределений в сторону меньших значений. В импактной зоне частотные распределения наиболее асимметричны и островершинны (табл. 3). Разница по средней скорости между фоновой и импактной зонами в

одноименные периоды составляет от 4.3 до 16.0 раза, по максимуму скорости – от 1.2 до 3.3 раза. В пределах зоны разница между отдельными периодами наиболее выражена в импактной зоне (10 раз – для средней скорости и 4.9 раза – для максимальной), наименее – в фоновой (3.0 и 2.2 раза), буферная зона занимает промежуточное положение (2.9 и 5.3 раза).

Таблица 3. Параметры эмпирических частотных распределений скорости деструкции в разных зонах нагрузки, % в день

Зона	Период	Минимум	Средняя	Максимум	Дециль- ный размах	Коэффициент			
						вариации, %	гомоген- ности	асиммет- рии	эксцесса
Фоновая	I	0.00	0.47	1.85	0.93	76.60	0.58	1.13	1.14**
	II	0.07	1.18	3.70	1.55	55.44	0.55	1.33	2.66**
	III	0.00	0.90	4.07	1.39	66.53	0.54	1.46	4.74**
	IV	0.24	1.40	3.86	1.90	52.60	0.56	0.85	0.52
	V	0.23	1.05	3.46	1.32	52.21	0.56	1.13	2.17**
Буферная	I	0.00	0.23	1.38	0.50	109.83	0.53	2.25	5.91**
	II	0.00	0.93	3.66	2.74	111.50	0.66	1.51	0.84*
	III	0.00	0.79	4.09	2.15	120.24	0.65	1.73	2.41**
	IV	0.00	1.23	3.70	2.75	78.76	0.59	1.14	0.33
	V	0.00	0.76	3.50	1.90	101.44	0.57	1.95	3.06**
Импактная	I	0.00	0.03	0.61	0.07	256.69	0.48	4.52	23.39**
	II	0.00	0.24	3.00	0.61	219.60	0.71	3.48	12.29**
	III	0.00	0.21	2.86	0.59	228.75	0.76	3.52	13.50**
	IV	0.00	0.30	1.76	0.86	125.15	0.65	1.93	3.59**
	V	0.00	0.17	1.03	0.47	125.45	0.62	2.04	3.76**

Примечание. Значимость отличий от нуля коэффициентов эксцесса: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$; коэффициенты асимметрии во всех случаях значимо отличаются от нуля с $p < 0.01$. Для коэффициента гомогенности приведены усредненные значения по трем площадкам.

Нулевые значения скорости в буферной и импактной зонах зарегистрированы во все периоды, в фоновой – только в I и III. Для одноименных периодов максимумы скорости во всех случаях выше в фоновой и буферной зонах по сравнению с импактной, однако в импактной зоне в теплые периоды (II и III) они выше максимумов в фоновой и буферной зонах в один из холодных периодов (I). Максимумы скорости превышают средние значения в фоновой зоне в 2.8–4.5 раза, в буферной – в 3.0–6.0 раза, в импактной – в 5.8–20.3 раза. Децильный размах, характеризующий диапазон варьирования при исключении “хвостов” распределения, во все одноименные периоды, кроме I, выше в буферной зоне по сравнению с фоновой и в фоновой – по сравнению с импактной. При этом нет перекрытия значений между импактной зоной и остальными, которое наблюдается для максимумов. Если в качестве границы высокой скорости принять 10%-ный процентиль частотного распределения в фоновой зоне для конкретного периода, то в импактной зоне такая высокая скорость регистрируется в 7.3, 12.0, 22.7, 15.3 и 12.0% точек в I, II, III, IV и V периоды соответственно; для буферной зоны доля таких точек составляет 67.3, 48.7, 68.7, 76.0 и 59.3% соответственно.

Максимальные значения коэффициента вариации зарегистрированы в импактной зоне, минимальные – в фоновой, а буферная зона занимает

промежуточное положение; разница между импактной и фоновой зонами в одноименные периоды составляет 2.3 – 4.0 раза. Во все одноименные периоды, кроме I, коэффициент гомогенности выше в импактной зоне по сравнению с буферной и в буферной – по сравнению с фоновой.

По результатам двухфакторного дисперсионного анализа все рассмотренные интегральные параметры частотных распределений значимо различаются между зонами нагрузки (табл. 4). Для большинства параметров значимо влияние также периода экспозиции (кроме коэффициентов асимметрии, эксцесса и гомогенности). Основной вклад в общую дисперсию параметров вносит различие между зонами нагрузки (доля объясняемой дисперсии составляет 24–75%), тогда как период экспозиции объясняет только 7–34% общей дисперсии (меньше всего для коэффициента вариации). Взаимодействие факторов “зона нагрузки × период экспозиции” для всех рассмотренных параметров незначимо, т.е. они меняются в течение вегетационного сезона однонаправленно во всех зонах нагрузки.

Для оценки стабильности во времени пространственного распределения целлюлозолитической активности рассмотрены связи между скоростями в разные периоды экспозиции. Во всех зонах нагрузки зарегистрирована тесная положи-

Таблица 4. Результаты двухфакторных дисперсионных анализов различий параметров частотных распределений скорости деструкции целлюлозы между зонами нагрузки и периодами экспозиции

Параметр	Источник варьирования					
	Зона нагрузки		Период экспозиции		Зона × период	
	$F_{2; 30}$	p	$F_{4; 30}$	p	$F_{8; 30}$	p
Среднее арифметическое*	72.26 (0.60)	<0.00001	19.67 (0.26)	<0.00001	1.18	0.34465
Нижний дециль**	89.45 (0.71)	<0.00001	12.16 (0.15)	0.00001	1.51	0.19602
Верхний дециль*	32.85 (0.45)	<0.00001	13.97 (0.30)	<0.00001	1.52	0.19157
Лимитный размах*	9.74 (0.24)	0.00055	8.31 (0.34)	0.00012	0.73	0.66793
Децильный размах*	23.51 (0.38)	<0.00001	11.64 (0.30)	0.00001	1.78	0.12166
Коэффициент вариации*	61.67 (0.75)	<0.00001	4.18 (0.07)	0.00829	0.46	0.87301
Коэффициент асимметрии	19.96 (0.55)	<0.00001	0.96	0.44507	1.06	0.41622
Коэффициент эксцесса	11.92 (0.35)	0.00016	1.02	0.41219	2.02	0.07806
Коэффициент гомогенности	34.01 (0.65)	<0.00001	2.15	0.09888	1.13	0.37491

Примечание. $F_{n; k}$ – критерий Фишера, n – число степеней свободы для фактора, k – число степеней для ошибки, p – уровень значимости, в скобках – доля дисперсии, объясняемая значимым фактором (рассчитана по Снедекору). Преобразование переменных для нормализации дисперсии: * – логарифмирование, ** – извлечение квадратного корня.

тельная корреляция между целлюлозолитической активностью в последовательные периоды экспозиции (для примера на рис. 2 показана связь для двух контрастных периодов – IV и V). Силу связи оценивали, анализируя абсолютные значения коэффициентов ранговой корреляции Спирмена (рис. 3). Для каждой пробной площади можно рассчитать 10 коэффициентов корреляции по всем несимметричным сочетаниям, соответственно для зоны нагрузки – 30. Сила связи максимальна в импактной зоне (среднее значение для всех коэффициентов корреляции равно 0.599, для сопряженных периодов, т.е. I и II, II и III, III и IV, IV и V, – 0.698), меньше – в буферной (0.516 и 0.616) и минимальна – в фоновой (0.300 и 0.359). Закономерно меняется между зонами нагрузки доля коэффициентов, которые значимо отличаются от нуля (при $p < 0.05$): в импактной зоне их 29 из 30, в буферной – 27, а в фоновой – только 15. Коэффициент конкордации в импактной зоне равен для отдельных пробных площадей 0.64, 0.66 и 0.74, в буферной – 0.51, 0.60 и 0.72, в фоновой – 0.27, 0.41 и 0.64 (во всех случаях, кроме самого минимального, коэффициент значимо отличается от нуля по критерию хи-квадрат с $p \leq 0.001$ при $n = 50$ и $k = 5$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Многочисленные различия между зонами нагрузки выражены как по содержанию подвижных, так и обменных форм тяжелых металлов. Последние рассматривают как наиболее токсичную фракцию металлов для почвенных микроорганизмов (Kunito et al., 1999). Хотя минимально действующие концентрации, при которых регистриру-

ют ингибирование функционирования почвенных микроорганизмов, по данным разных авторов для конкретного элемента (Baath, 1989; Giller et al., 1998), могут различаться на два-три порядка величины, отмеченные в импактной зоне уровни во всех случаях их превышают. Все это говорит в пользу того, что именно химическое загрязнение выступает ведущим фактором, вызывающим наблюдаемое торможение деструкционных процессов.

Основную роль в деструкции целлюлозы в таежных лесах играют почвенные микромицеты, максимальное обилие которых сосредоточено в лесной подстилке. Поэтому ее рассматривают как наиболее биологически активный горизонт почвы (Звягинцев и др., 2005). Соответственно использованный нами способ закладки образцов (внутри подстилки) позволяет оценить максимально возможные скорости деструкции целлюлозы; кроме того, он лучше имитирует микроклиматические условия разложения подстилки по сравнению с часто практикуемым размещением образцов на ее поверхности. Прямое сопоставление абсолютных значений скоростей с данными других авторов затруднено различиями в конкретных условиях натуральных экспериментов (начальная масса образца, длительность экспозиции, глубина закладки и т.д.). Тем не менее для длительности экспозиции менее года наши оценки средней скорости в фоновой зоне (0.47–1.40% в день) близки к величинам, приводимым другими авторами. Так, в разных вариантах слаборазрушенных биотопов Силезии (Bienkowski, 1990a) скорость была равна 0.45–1.70% в день (56 дней экспозиции), в дубравах и буковых горных лесах Кавказа (Fischer et al., 2006) – 0.51–0.57 (98–129

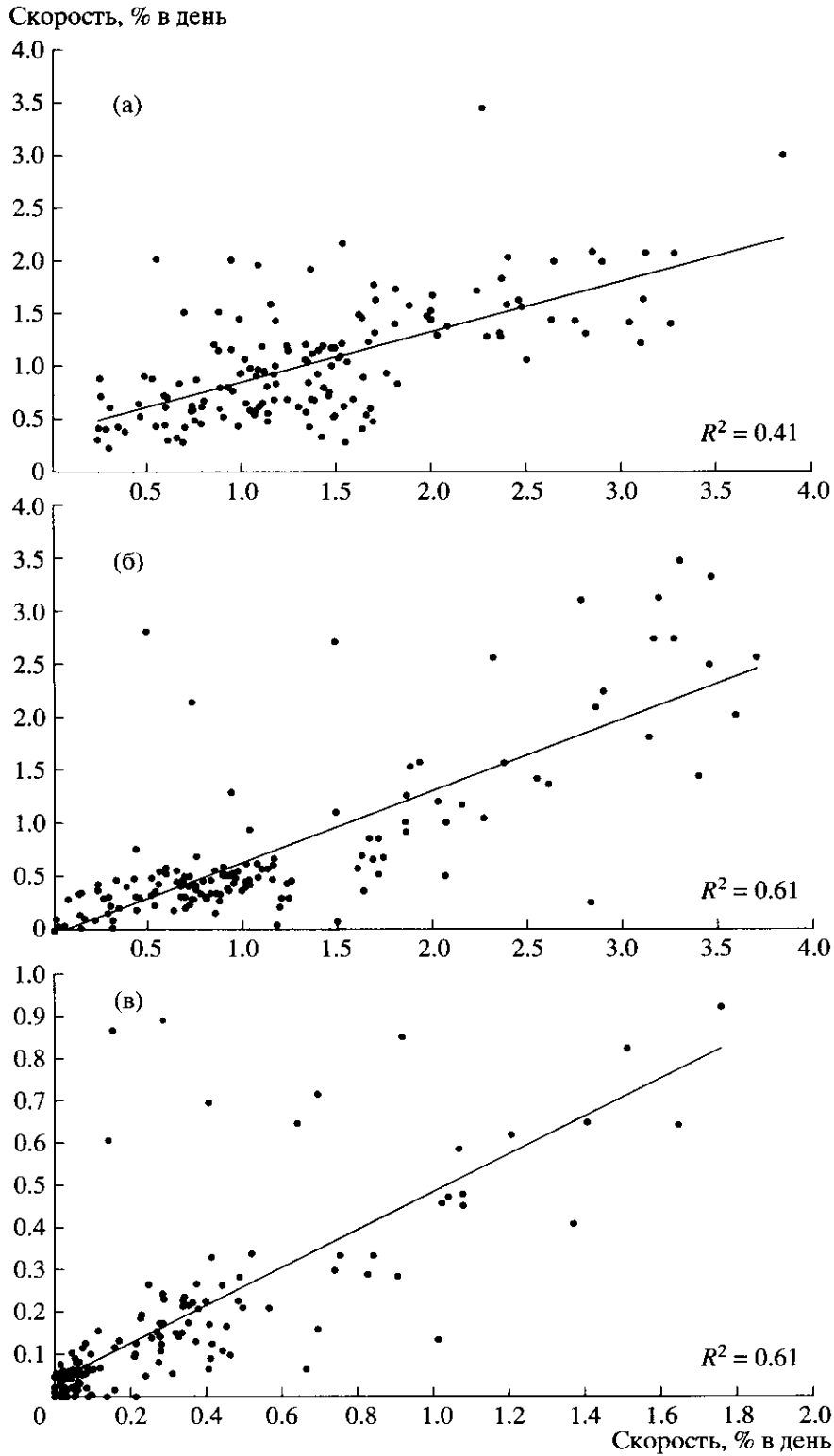


Рис. 2. Зависимость между скоростью деструкции целлюлозы в сопряженные периоды экспозиции в фоновой (а), буферной (б) и импактной (в) зонах нагрузки.
Ось X – IV период, ось Y – V период; R^2 – доля объясняемой дисперсии уравнением линейной регрессии.

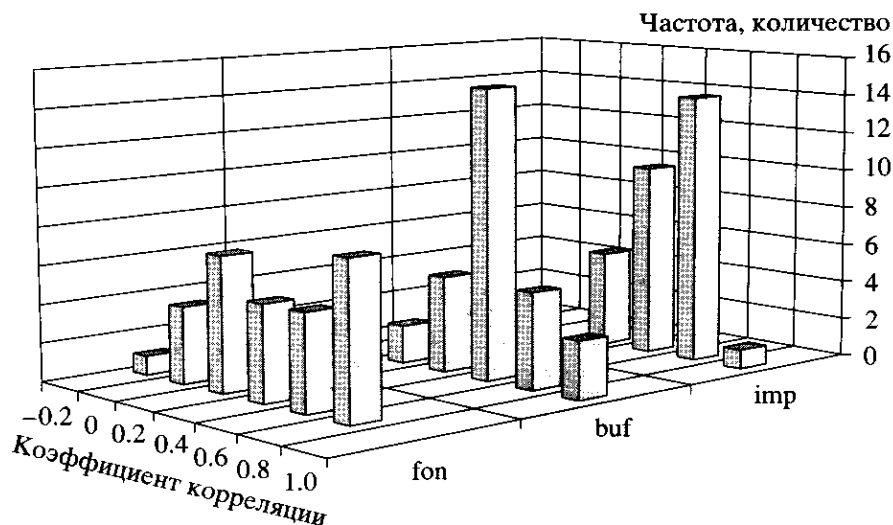


Рис. 3. Частотные распределения значений коэффициентов ранговой корреляции Спирмена (верхняя граница интервала) между разными периодами экспозиции в фоновой (fon), буферной (buf) и импактной (imp) зонах нагрузки.

дней экспозиции), в буковых и смешанных лесах низкогорий Карпат (Drewnik, 2006) – 0.50–1.39 (70 дней экспозиции). В то же время оценки скорости при традиционной длительности экспозиции в один год при пересчете на один день дают более низкие значения, например для хвойных лесов Финляндии получены величины от 0.03 до 0.24% в день (Kurka et al., 2000). Причина этого хорошо известна – при длительной экспозиции и небольшой массе исходного субстрата происходит его почти полное исчерпание и соответственно систематическое занижение скорости. Так, максимально зарегистрированная нами скорость (4.07% в день) соответствует практически полному (93.6%) разложению целлюлозы за 23 дня экспозиции; при средней скорости 1.00% в день (среднее значение по всем периодам для фоновой зоны) в предположении линейной модели полная деструкция субстрата произойдет через 100 дней, при справедливости наиболее консервативной экспоненциальной модели 95%-ное разложение будет наблюдаться через 264 дня, что в любом случае меньше одного года.

Средние значения скорости деструкции в импактной зоне (0.03–0.30% в день) соответствуют величинам, которые регистрируются в пессимальных условиях естественного происхождения, например в каменистой тундре Шпицбергена – 0.04–0.09% в день (Bienkowski, 19906), пустынях и степях Прикаспийской низменности – 0.20–0.35 (Fischer et al., 2006), высокогорьях Карпат – 0.31–0.62 (Drewnik, 2006).

Общепринято, что разложение органического вещества в природных условиях детерминировано тремя причинами: качеством субстрата, физико-химическими условиями местообитания (темпе-

ратура, влажность, кислотность и др.) и активностью почвенной биоты (Swift et al., 1979). Использование стандартизованного однородного материала (чистая целлюлоза) позволило нам исключить влияние первой из них; следовательно, различия между точками по скорости деструкции определяются оставшимися двумя. В данной работе мы подтвердили обнаруженный ранее феномен резкой дифференциации пространства в пессимальных местообитаниях на два типа микробиотопов – с высокими и низкими скоростями деструкции целлюлозы. При этом разница между этими вариантами в импактной зоне очень контрастна – соотношение между максимальными и средними значениями достигает 20 раз. Пики высокой целлюлозолитической активности не единичны – от 7 до 23% точек в импактной зоне имеют такую же высокую скорость, которая характерна для фоновой территории. Закономерное следствие дифференциации пространства – увеличение относительных параметров варьирования: коэффициентов вариации и гомогенности. Высокая скорость деструкции в отдельных локусах свидетельствует об устойчивости, по крайней мере некоторых видов микромицетов, к повышенным уровням загрязнения; такая устойчивость, обеспечиваемая многочисленными механизмами защиты от токсического действия тяжелых металлов (Gadd, 1993), была неоднократно описана для разных ситуаций (Baath, 1989; Giller et al., 1998; Марфенина, 2005).

Увеличение пространственного варьирования целлюлозолитической активности может быть связано как с неравномерностью распределения почвенных микромицетов или их интерференцией с другими группами почвенной биоты, напри-

мер с микоризообразующими грибами (Koide, Wu, 2003), так и с пространственным варьированием физико-химических параметров подстилки. Методическая схема данной работы не позволяет нам строго разделить эти основные причины. На уровне гипотезы можно предположить следующее. Известно, что почвенные микромицеты формируют колонии в благоприятных для их развития локусах, а при их отсутствии активно преодолевают пессимальные участки с помощью мицелиальных тяжей (Звягинцев и др., 2005; Марфенина, 2005). Каждый из экспонируемых образцов целлюлозы, если он расположен вне участков с экстремальными физико-химическими условиями, – это потенциальный благоприятный локус для микромицетов, при “обнаружении” которого происходит его активная колонизация и дальнейшая почти полная утилизация. При химическом загрязнении элиминируются чувствительные виды микромицетов, снижается количество активного мицелия, изменяется жизненный цикл, в частности замедляется скорость роста мицелия, могут происходить его лизис до наступления спорообразования, снижение уровня прорастания спор, остановка развития ростковых трубок (Марфенина, 2005). Соответственно падает общий колонизационный потенциал микромицетов, и основная часть образцов остается незаселенной. Поэтому пространственное распределение скоростей деструкции после завершения экспозиции – это в первую очередь отражение процесса колонизации, а в итоге – сочетание успешно заселенных и незаселенных микромицетами образцов целлюлозы.

Обычно практикуемая схема экспериментов по измерению скорости деструкции растительных остатков – одновременная закладка в одной точке нескольких образцов с последующим их изъятием через определенные промежутки времени – не позволяет оценить собственно временную динамику активности почвенной биоты, поскольку на разных стадиях разложения органического вещества “работают” разные группы деструкторов (Biology..., 1974; Swift et al., 1979). Сезонную составляющую динамики разложения растительных остатков косвенно можно оценить с помощью достаточно сложной и редко практикуемой процедуры (Herlitzius, 1983), когда традиционную схему дополняют симметричной – образцы добавляются через определенные промежутки времени и одновременно изымают в конце периода экспозиции. Применение этого подхода выявило наличие сезонной составляющей в динамике деструкции растительных остатков (Herlitzius, 1983; Berg et al., 1998; Gunadi et al., 1998).

Использование чистой целлюлозы дает возможность напрямую анализировать временную динамику деструкции. Однако аналогичную нашей схему эксперимента – последовательная за-

кладка нескольких образцов на непродолжительный период в одной и той же точке в течение вегетационного сезона (года) – практикуют очень редко, хотя в одной из первых работ (Golley, 1960), где было предложено использовать чистую целлюлозу в качестве тест-субстрата для измерения скорости деструкции, была применена именно она. Полученные нами результаты свидетельствуют о выраженной сезонной динамике деструкции в фоновой зоне, где наблюдаются трехкратные различия между периодами. Другие авторы также выявили существенную разницу в скорости деструкции целлюлозы как между разными сезонами года (French, 1988; Fischer et al., 2006), так и в пределах вегетационного сезона (Golley, 1960; Witkamp, van der Drift, 1961; Brown, Howson, 1988); в условиях умеренного климата максимум скорости обычно приходится на конец лета – начало осени. При химическом загрязнении контрастность сезонной динамики увеличивается – в импактной зоне наблюдаются 10-кратные различия. Это может быть связано как со снижением видового богатства микромицетов и соответственно усилением жесткости реагирования их сообществ на флуктуации температуры и влажности, так и с возможным увеличением контрастности микроклиматических условий в импактной зоне.

В противоположность изменению средних значений скорости динамика ее пространственного варьирования более сглажена: для коэффициента вариации отмечены не более чем двукратные различия между периодами. Важно, что соотношение зон загрязнения по степеням варьирования неизменно в течение всего вегетационного сезона. Тесные положительные корреляции целлюлозолитической активности между разными периодами экспозиции свидетельствуют о том, что если в какой-либо период в конкретной точке была зарегистрирована высокая скорость деструкции, то с большой вероятностью высокая скорость в этой точке имела место и в другие периоды. Это можно интерпретировать так, что и общий пространственный паттерн целлюлозолитической активности, и локализация точек с высокой скоростью деструкции сохраняются относительно постоянными во времени, по крайней мере в течение всего вегетационного сезона. В условиях загрязнения более выражена по сравнению с фоновой территорией. Возможно, это связано с теми же механизмами, что приводят к дифференциации пространства на локусы с высокими и низкими скоростями: с одной стороны, сформированные колонии устойчивых видов микромицетов поддерживают себя в течение длительного времени, с другой – сниженный колонизационный потенциал не позволяет им захватывать новые участки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе продолжен анализ обнаруженного ранее феномена резкого увеличения пространственного варьирования целлюлозолитической активности почвенной микрофлоры при пессимизации условий обитания. При промышленном загрязнении на большей части пространства деструкционные процессы практически полностью блокированы, но в ряде локусов целлюлозолитическая активность сохраняется такой же высокой, как и на фоновой территории. Основной вывод нашей работы заключается в том, что пространственная локализация “очагов” высокой активности постоянна в течение всего вегетационного сезона. Также относительно стабилен во времени и общий пространственный паттерн целлюлозолитической активности. Наиболее четко такая стабильность выражена на территории с максимальным уровнем загрязнения. В разных зонах токсического градиента динамика во времени интегральных параметров пространственного варьирования (коэффициенты вариации и др.) однонаправленна. Последний вывод важен в методическом отношении, поскольку делает корректным сравнение зон, обследованных в разные периоды вегетационного сезона.

Вопрос о механизмах формирования пространственной структуры и ее модификации под действием загрязнения мы не рассматривали, так как он требует отдельного изучения. Фактически мы анализировали конечные результаты функционирования целлюлозолитического микробного сообщества, инициированного внесением в лесную подстилку образцов чистой целлюлозы. Возможно, рассмотрение таксономической структуры этого сообщества, его динамики и модификации под действием загрязнения, а также жизненных циклов входящих в него видов прольет свет как на причины дифференциации пространства по скорости деструкции, так и стабильности во времени ее пространственного распределения.

Автор признателен П.Г. Пищулину за участие в полевых работах и камеральную обработку образцов целлюлозы, М.П. Золотареву – за отбор образцов подстилки для химических анализов, Э.Х. Ахуновой – за измерение концентраций тяжелых металлов. Выражаю благодарность В.А. Мухину за подробное обсуждение затронутых в статье вопросов. Метеоданные предоставлены Всероссийским НИИ гидрометеорологической информации (г. Обнинск).

Работа завершена при поддержке РФФИ (проект 05-05-64703), Программы развития ведущих научных школ (НШ-5286.2006.4) и Фонда содействия отечественной науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воробейчик Е.Л.* Изменение пространственной структуры деструкционного процесса в условиях атмосферного загрязнения лесных экосистем // Изв. РАН. Сер. биол. 2002а. № 3. С. 368–379.
- Воробейчик Е.Л.* Изменение пространственной структуры деструкционного процесса в высотном и токсическом градиентах: природно-техногенные аналогии // Экологические проблемы горных территорий: Матлы конф. Екатеринбург, 2002б. С. 224–232.
- Воробейчик Е.Л.* Реакция лесной подстилки и ее связь с почвенной биотой при токсическом загрязнении // Лесоведение. 2003. № 2. С. 32–42.
- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г.* Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
- Гонгальский К.Б., Покаржевский А.Д., Савин Ф.А., Филимонова Ж.В.* Пространственное распределение животных и изменчивость трофической активности, измеренной при помощи bait-lamina test, в дерново-подзолистой почве под ельником // Экология. 2003. № 6. С. 434–444.
- Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М.* Биология почв. М.: Изд-во МГУ, 2005. 445 с.
- Марфенина О.Е.* Антропогенная экология почвенных грибов. М.: Медицина для всех, 2005. 196 с.
- Baath E.* Effects of heavy metals in soil on microbial processes and populations (a review) // Water, Air, and Soil Pollut. 1989. V. 47. № 3-4. P. 335–379.
- Berg B., Ekbohm G., Soderstrom B., Staaf H.* Reduction of decomposition rate of Scots pine needle litter due to heavy-metal pollution // Water, Air, and Soil Pollut. 1991. V. 59. P. 165–177.
- Berg M. P., Kniese J. P., Zoomer R., Verhoef H. A.* Long-term decomposition of successive organic strata in a nitrogen saturated Scots pine forest soil // Forest Ecol. Management. 1998. V. 107. № 1–3. P. 159–172.
- Bienkowski P.* Cellulose decomposition as bioenergetic indicator of soil degradation // Pol. Ecol. Stud. 1990a. V. 16. № 3-4. P. 235–244.
- Bienkowski P.* The rate of cellulose decomposition in soils of Spitsbergen tundra // Pol. Polar Res. 1990b. V. 11. № 1-2. P. 39–45.
- Biology of plant litter decomposition.* Dickinson C.H., Pugh G.J.F. Eds. London – New York, 1974. V. 1, 2. 775 p.
- Brown A.H.F., Howson G.* Changes in tensile strength loss of cotton strips with season and soil depth under 4 tree species // Cotton strip assay: an index of decomposition in soils. Grange-over-Sands, 1988. P. 86–89.
- Chew I., Obbard J.P., Stanforth R.R.* Microbial cellulose decomposition in soils from a rifle range contaminated with heavy metals // Environ. Pollut. 2001. V. 111. № 3. P. 367–375.
- 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. P. 51–60.
- Drewnik M.* The effect of environmental conditions on the decomposition rate of cellulose in mountain soils // Geoderma. 2006. V. 132. № 1-2. P. 116–130.
- Ettema C.H., Wardle D.A.* Spatial soil ecology // Trends Ecol. Evolut. 2002. V. 17. № 4. P. 177–183.

- Fischer Z., Niewinna M., Yasulbutaeva I.* Intensity of organic matter decomposition in various landscapes of Caucasus (Daghestan) // *Pol. J. Ecology*. 2006. V. 54. № 1. P. 105–116.
- Freedman B., Hutchinson T.C.* Effects of smelter pollutants on forest leaf litter decomposition near a nickel-copper smelter at Sudbury, Ontario // *Can. J. Botany*. 1980. V. 58. № 15. P. 1722–1736.
- French D.D.* Seasonal pattern in cotton strip decomposition in soils // *Cotton strip assay: an index of decomposition in soils*. Grange-over-Sands, 1988. P. 46–49.
- Gadd G.M.* Interactions of fungi with toxic metals // *New Phytol.* 1993. V. 124. P. 25–60.
- Giller K.E., Witter E., McGrath S.P.* Toxicity of heavy metals to microorganisms and microbial processes in agricultural soils: a review // *Soil Biol. Biochem.* 1998. V. 30. P. 1389–1414.
- Golley F.B.* An index to the rate of cellulose decomposition in the soil // *Ecology*. 1960. V. 42. № 3. P. 551–552.
- Goovaerts P.* Geostatistical tools for characterizing the spatial variability of microbiological and physico-chemical soil properties // *Biol. Fert. Soils*. 1998. V. 27. № 4. P. 315–334.
- Goovaerts P.* Geostatistics in soil science: state-of-the-art and perspectives // *Geoderma*. 1999. V. 89. № 1-2. P. 1–45.
- Gunadi B., Verhoef H.A., Bedaux J.J.M.* Seasonal dynamics of decomposition of coniferous leaf litter in a forest plantation (*Pinus merkusii*) in central java, indonesia // *Soil Biol. Biochem.* 1998. V. 30. № 7. P. 845–852.
- Herlitzius H.* Biological decomposition efficiency in different woodland soils // *Oecologia (Berl.)*. 1983. V. 57. P. 78–97.
- Heuvelink G.B.M., Webster R.* Modelling soil variation: past, present, and future // *Geoderma*. 2001. V. 100. № 3-4. P. 269–301.
- Irmeler U.* Spatial heterogeneity of biotic activity in the soil of a beech wood and consequences for the application of the bait-lamina test // *Pedobiologia*. 1998. Bd 42. S. 102–108.
- Koide R.T., Wu T.* Ectomycorrhizas and retarded decomposition in a *Pinus resinosa* plantation // *New Phytol.* 2003. V. 158. № 2. P. 401–407.
- Kunito T., Saeki K., Oyaizu H., Matsumoto S.* Influences of copper forms on the toxicity to microorganisms in soils // *Ecotoxicol. Environ. Safety*. 1999. V. 44. № 2. P. 174–181.
- Kurka A. M., Starr M., Heikinheimo M., Salkinoja-Salonen M.* Decomposition of cellulose strips in relation to climate, litterfall nitrogen, phosphorus and C/N ratio in natural boreal forests // *Plant and Soil*. 2000. V. 219. № 1-2. P. 91–101.
- McEnroe N.A., Helmisaari H.S.* Decomposition of coniferous forest litter along a heavy metal pollution gradient, south-west Finland // *Environ. Pollut.* 2001. V. 113. № 1. P. 11–18.
- Strojan C.L.* Forest leaf litter decomposition in the vicinity of a zinc smelter // *Oecologia (Berl.)*. 1978. V. 32. P. 203–212.
- Swift M.J., Heal O.W., Anderson J.M.* Decomposition in terrestrial ecosystem. Oxford: Blackwell Scientific Publication, 1979. 372 p.
- Witkamp M., van der Drift J.* Breakdown of forest litter in relation to environmental factors // *Plant and Soil*. 1961. V. 15. № 4. P. 295–311.