Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования «Российский государственный профессионально-
педагогический университет»

На правах рукописи

Гордеева Валентина Андреевна

ФИТОМАССА И ТЕМПЫ ЕЕ РАЗЛОЖЕНИЯ В ТРАВЯНЫХ СООБЩЕСТВАХ В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПОЧВЫ

03.02.08 – экология (биология)

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Жуйкова Татьяна Валерьевна

Нижний Новгород – 2017

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 5

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ 14

1.1 Биологическая продуктивность и методы ее изучения 14

1.1.1 Понятие биологической продуктивности 14

1.1.2 Методы изучения биологической продукции 16

1.1.3 Запасы и структура фитомассы в различных сообществах 18

1.1.4 Влияние экологических факторов на первичную продуктивность растительных сообществ 24

1.2 Разложение растительных остатков и факторы, его определяющие..... 32

1.2.1 Зависимость скорости деструкции от абиотических и биотических факторов 33

1.2.2 Зависимость скорости деструкции от структуры разлагающегося растительного материала 34

1.2.3 Зависимость скорости деструкции от видового и химического состава растительных остатков..... 37

1.3 Роль почвенной микробиоты в процессе деструкции растительных остатков..... 41

1.4 Почвенные микробоценозы техногенно нарушенных территорий 45

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА УЧАСТКОВ ИССЛЕДОВАНИЯ 53

2.1 Физико-географическая характеристика Свердловской области 53

2.2 Физико-географическая характеристика Притагильской зоны 54

2.3 Экологическая характеристика Притагильской зоны..... 55

2.4 Характеристика пробных площадей 60

2.4.1 Географическое положение исследуемых участков 60

2.4.2 Характеристика техногенной нагрузки на исследуемых участках 61

2.4.3 Характеристика ландшафтов и агрохимического состава почв 63

2.4.4 Синтаксономическая характеристика исследуемых фитоценозов 70

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ 75

3.1 Методы определения агрохимических показателей почвы 75

3.2 Определение содержания тяжелых металлов в почве 76

3.3 Определение надземной и подземной фитомассы травянистых растений.. 77

3.4 Определение скорости разложения растительных остатков 78

3.5 Микробиологические исследования 80

3.6 Статистический анализ результатов 83

ГЛАВА 4. ФИТОМАССА СООБЩЕСТВ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ФОНОВОЙ И ТЕХНОГЕННО НАРУШЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ И ФАКТОРЫ, ЕЕ ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ 85

4.1 Характеристика надземной и подземной фитомассы исследуемых сообществ 86

4.2 Зависимость фитомассы сообществ травянистых растений, произрастающих в градиенте химического загрязнения почв тяжелыми металлами, от погодных факторов 92

4.3 Соотношение величины надземной фитомассы и видового богатства и насыщенности в исследуемых сообществах 98

4.4 Структура доминирования сообществ по надземной фитомассе 102

4.5 Участие агроботанических групп в фитомассе исследуемых сообществ травянистых растений 107

4.5.1 Видовой состав доминантов отдельных агроботанических групп 107

4.5.2 Влияние экологических факторов на фитомассу агроботанических групп 108

ГЛАВА 5. РАЗЛОЖЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ В ТРАВЯНЫХ СООБЩЕСТВАХ ФОНОВЫХ И ТЕХНОГЕННО НАРУШЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ 118

5.1 Потенциальная скорость разложения растительных остатков на почве с разным уровнем химического загрязнения 119

5.2 Актуальная скорость разложения растительных остатков на фоновых и техногенно нарушенных территориях 121

5.2.1 Средние темпы разложения растительных остатков 121

5.2.2 Темпы разложения растительных остатков бобовых, злаков и разнотравья в природных условиях 125

5.2.3 Анализ суточной скорости разложения растительных остатков агроботанических групп на агроземах и техноземах 135

5.2.4 Участие надземной фитомассы в биогенном обмене 139

ГЛАВА 6. ХАРАКТЕРИСТИКА МИКРОБОЦЕНОЗОВ ФОНОВЫХ И ТЕХНОГЕННО НАРУШЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ И УЧАСТИЕ ПОЧВЕННОЙ МИКРОБИОТЫ В ПРОЦЕССАХ РАЗЛОЖЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ 145

6.1 Реакция почвенной микробиоты на химическое загрязнение 146

6.2 Характеристика интегральных показателей функциональной структуры сообщества почвенных микроорганизмов 161

6.3 Участие деструкционного микробиологического комплекса в разложении растительных остатков 163

ВЫВОДЫ 171

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 173

ПРИЛОЖЕНИЕ 221

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Высокая концентрация промышленных предприятий на территории индустриально развитых районов Среднего Урала − основная причина загрязнения атмосферного воздуха, а также почвенного и растительного покрова тяжелыми металлами, полициклическими ароматическими углеводородами и другими высокотоксичными экополлютантами. Антропогенное воздействие коренным образом изменяет сложившееся стабильное состояние природных экосистем вплоть до уничтожения почвенного покрова и растительности. Это в полной мере относится к деградации земель в районах развития предприятий металлургической и горнодобывающей промышленности (Черненькова, 1986; Черненькова, Степанов, Гордеева, 1989; Воробейчик, Хантемирова, 1994; Хантемирова, 1997; Воробейчик, 2003; Реакция почвенной мезофауны на выбросы … , 2007; Оценка биоразнообразия лесов в зоне влияния … , 2009; Пуртова, Костенков, Верхолат, 2013; Линник, Хорошавин, Пологрудова, 2013; Особенности почв и травянистых растительных сообществ в условиях техногенеза … , 2015; McClenahen, 1978; Rosenberg, Hutnik, Davis, 1979; Freedman, Hutchincon, 1980; Folkson, 1984; Tyler, 1984; Sienkiewicz, 1986; De Vries, Bakker, 1998; Likens, 1989; Sienhiegwieg, 1989; Species diversity of plant communities … , 2015).

На Среднем Урале (таежная географическая зона, подзона южной тайги), в районе г. Нижний Тагил (60° в. д., 58° с. ш.), одним из источников интенсивного воздействия аэрогенных выбросов, в составе которых тонкодисперсные пылевые частицы с содержанием ионов Cu^{2+}, Ni^{2+},Pb^{2+}, Cd^{2+}, Zn^{2+}, Cr^{3+}, As^{+}, Hg^{+}, SO_2^{2-}, NO_2^{-}, CO_2^{2-}, фенол и дигидросульфид (О состоянии и об охране окружающей природной среды … , 2012), является Нижнетагильский металлургический комбинат (ОАО «Евраз НТМК», предприятие «Евраз Груп»), функционирующий с 1938 г. (Особенности почв и травянистых растительных сообществ в условиях техногенеза на Среднем Урале … , 2015). Длительное, в течение нескольких де-

сятков лет, техногенное загрязнение почв тяжелыми металлами и соединениями серы вокруг этого источника эмиссии приводит к изменению растительных сообществ и оказывает значительное влияние на обязательный компонент наземных биогеоценозов – почвенный микробиологический комплекс (Почвенный микробиоценоз как показатель … , 2014). В связи с этим особый интерес представляет исследование продуктивности фитоценозов техногенно нарушенных территорий как компонента природных ресурсов Притагильской зоны Среднего Урала.

Большая часть работ, проведенных в районах действия источников аэрогенных выбросов, посвящена изучению надземной фитомассы лесных экосистем, (Никонов, Лукина, 1991; Воробейчик, Хантемирова, 1994; Воробейчик, 1995, 2003; Трубина, Махнев, 1997; Косых, Черненькова, 2002; Мазная, Лянгузова, 2006; Исаева, 2007; Миронычева-Токарева, Паршина, 2008; Калашникова, 2014). В меньшей степени изучена продуктивность сообществ травянистых растений (Горчаковский, Коробейникова, 1975; Коробейникова, 1990; Хантемирова, 1997; Горчаковский, 1999; Жуйкова, Безель, Мордвина, 2006; Жуйкова, 2009; Жуйкова, Жуйкова, Мелинг, 2010; Гордеева, Жуйкова, 2014).

Продуктивность сообществ складывается из двух одновременно протекающих, но противоположно направленных процессов: первичный синтез живого вещества и его разрушение, ведущее к пополнению в почве запасов гумуса и элементов минерального питания (Продуктивность луговых сообществ … , 1978; Жуйкова, 2008). Продукция и разложение органического вещества являются базовыми процессами в экосистемах (A global synthesis reveals biodiversity loss … , 2012).

По отдельности обе стороны продукционно-деструкционного процесса хорошо изучены (Базилевич, Семенюк, 1983; Рациональное использование…, 1989; Харитонов, 1991; Харитонов, Бойков, 1999; Воробейчик, 1991, 1995, 1998; Гришкан, 1995; Андреяшкина, Пешкова, 2001; Курачев, Батурина, 2005, Андреяшкина, 2014 и др.). Комплексные же исследования, отражающие одновременное изучение синтеза органического вещества и темпов его разложения, малочисленны

(Горчаковский, Коробейникова, 1975; Эколого-лесоводственная характеристика … , 1985; Андреяшкина, 1997; Андреяшкина, Пешкова, 2003).

Синтез и разрушение органического вещества находятся под контролирующим влиянием факторов природного и антропогенного характера. В экотоксикологических исследованиях зачастую не учитывается действие природных абиотических факторов. Между тем процесс разложения органического вещества и его последующая минерализация тесно связаны с почвенной биотой, активность которой определяют погодные условия, соотношение основных биогенных элементов (C, N, P), физико-химические свойства почвы и ряд других параметров почвенной среды (Свирскене, 2003; Благодатская, Пампура, Богомолова, 2003; Минкина, 2005; Русанов, Анилова, 2009; Семенова, Ильбулова, Суюндуков, 2011 и др.).

Реакция почвенной микробиоты на химическое загрязнение среды может иметь разнонаправленный характер. Избыток химических элементов и прежде всего тяжелых металлов и серы может ослаблять экофизические показатели и подавлять микробиологическую активность (Благодатская, Пампура, Богомолова, 2003), приводить к элиминации наиболее чувствительных видов микроорганизмов. Вследствие этого замедляется скорость разложения растительных остатков (Гузев, Левин, 2001; Евдокимова, Зенкова, 2003; Сорокина, Павлова, Киселев, 2008; Степанов, Цветкова, Паников, 2012; Щелчкова, Стручкова, 2008; A comparative study … , 2001 и др.), нарушаются круговороты веществ в экосистемах, в том числе важнейших циклов азота и углерода (Минкина, 2005; Fliessbach, Martens, Reber, 1994). Наряду с этим на техногенных субстратах активность почвенных микроорганизмов может повышаться в результате гибели чувствительных и развития устойчивых к тяжелым металлам форм (Семенова, Ильбулова, Суюндуков, 2011). По прошествии определенного периода времени количественные показатели численности микробиоты в загрязненных почвах становятся достаточно стабильными (Благодатская, Пампура, Богомолова, 2003; Почвенный микробоценоз как показатель … , 2014; Insam, Hutchinson, Reber, 1996). Отметим, что исследования, касающиеся изучения состояния организмов-биодеструкторов, их роли

в процессах разложения органического вещества и прямой связи этих параметров с уровнями загрязнения почв, немногочисленны.

Цель работы – изучить фитомассу и темпы ее разложения в травяных сообществах, формирующихся на залежах и отвалах в градиенте химического загрязнения почв тяжелыми металлами.

В соответствии с целью работы были поставлены следующие **задачи:**

1) оценить фитомассу травяных фитоценозов, произрастающих в градиенте химического загрязнения почв тяжелыми металлами, и выявить факторы, ее определяющие;

2) оценить темпы разложения растительных остатков в сообществах травянистых растений и выявить факторы, влияющие на данный показатель;

3) проанализировать влияние техногенного загрязнения почв на сбалансированность обменных процессов, выраженную через разность между синтезированной и разложившейся фитомассой в травяных сообществах;

4) изучить численность основных эколого-трофических и физиологических групп почвенных микроорганизмов и охарактеризовать функциональную структуру микробиоценозов фоновых и техногенно нарушенных территорий;

5) оценить участие деструкционного микробиологического комплекса в разложении растительных остатков в травяных фитоценозах.

Научная новизна. Впервые изучены продукционно-деструкционные процессы, включающие оценку фитомассы и темпов ее разложение в сообществах травянистых растений фоновых и техногенно нарушенных территорий Среднего Урала, с учетом комплекса влияющих на эти процессы факторов. Это позволило выявить различия сообществ агроземов и техноземов по величине фитомассы и чувствительности к погодным факторам, а также определить ведущие погодные факторы, оказывающие существееное влияние на фитомассу техноземов.

Установлено влияние структуры и химического состава разлагающегося растительного материала, срока его экспонирования, физико-химических особенностей почв, в том числе и их загрязнения тяжелыми металлами на скорость

разложения растительных остатков в травяных сообществах Притагильской зоны Среднего Урала.

Показано, что сбалансированность биогенного обмена фитомассы в большей степени зависит от физико-химических свойств почв: на техноземах она выше, чем на агроземах. Сочетанное действие высокого загрязнения и молодости сообществ приводит к наибольшему дисбалансу между синтезированной и разложившейся надземной фитомассой.

Впервые в условиях промышленной территории Притагильской зоны Среднего Урала изучена численность основных эколого-трофических и физиологических групп почвенных микроорганизмов при различных уровнях загрязнения почвы тяжелыми металлами. Изучена роль почвенных деструкторов в процессах разложения растительных остатков в травяных сообществах фоновой и техногенно нарушенных территорий.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные результаты вносят существенный вклад в развитие представлений о механизмах функционирования сообществ травянистых растений техногенно загрязненных тяжелыми металлами территорий.

Результаты, полученные в работе, могут быть использованы для оценки устойчивости экосистем к пессимальным воздействиям различной природы, в том числе техногенной, а также позволяют проследить реакцию растительных сообществ, сформировавшихся в условиях различного загрязнения тяжелыми металлами, на действие погодных факторов. Полученные данные представляют интерес с точки зрения биогеохимической экологии в рамках изучения деформации биогенного обмена, включающего синтез и разложение органического вещества в деградированных в результате антропогенного загрязнения среды биогеоценозах. Результаты исследования могут быть использованы при оценке токсического воздействия металлургических предприятий на экосистемы при разработке рекомендаций для эколого-фитоценотического и микробиологического мониторинга и прогнозирования последствий техногенного загрязнения среды тяжелыми ме-

таллами для сообществ травянистых растений, почвенной биоты и человека на территории Свердловской области.

Полученные при выполнении диссертационного исследования результаты могут быть рекомендованы к использованию Министерством природных ресурсов Свердловской области для контроля за состоянием природных сообществ, при разработке регламентов и организации системы экологического мониторинга антропогенно нарушенных территорий, при выборе модельных объектов и показателей состояния биоты природных сообществ.

Результаты диссертационного исследования используются при чтении учебных курсов «Общая экология», «Экологическая токсикология», «Региональная экология», «Микробиология» в ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет» (филиал в г. Нижний Тагил).

Положения, выносимые на защиту:

1. Химическое загрязнение не нарушает общей закономерности, проявляющейся в зависимости фитомассы от сукцессионного возраста травяных сообществ и особенностей почв агроземов и техноземов, но приводит к повышению чувствительности фитоценозов по показателю фитомассы к погодным факторам, в наибольшей мере проявляющейся при сочетанном действии высокого уровня химического загрязнения и молодости сообществ. Надземная и подземная фитомасса сообществ техноземов зависит от суммы осадков за периоды октябрь – ноябрь предыдущего года, январь – май текущего года и гидротермического коэффициента Селянинова за сентябрь.

2. Темпы разложения надземной фитомассы в травяных фитоценозах агроземов ниже, чем техноземов, и определяются на начальных этапах в большей степени структурой и химическим составом разлагающихся растительных остатков, на конечных – свойствами почв, определяющими их принадлежность к группе агроземы и техноземы, уровнем их загрязнения тяжелыми металлами и численностью аэробных и анаэробных целлюлозолитиков, входящих в состав деструкционного звена.

3. Интенсивность биогенного обмена, оцененная по разности между количеством синтезированной и разложившейся за год надземной фитомассы, на техноземах выше, чем на агроземах, что определяется более высокой надземной фитомассой, но низкой скоростью ее разложения на агроземах по сравнению с техноземами.

Степень достоверности и апробация результатов. Пятилетние исследования фитомассы сообществ травянистых растений, выполненные в пределах постоянных пробных площадей; длительный (24 мес.) полевой эксперимент по изучению темпов разложения растительных образцов, проведенный на этих же территориях; анализ значительного почвенно-микробиологического материала, который собран с использованием апробированных принципов и методик; комплексный подход к исследуемой проблеме функционирования сообществ травянистых растений и почвенных микробоценозов техногенно нарушенных территорий; применение математико-статистических методов (методов описательной статистики, корреляционного, регрессионного, дисперсионного, дискриминантного, кластерного) для анализа эмпирического материала и интерпретации полученных результатов обеспечивают достоверность изложенных в диссертационной работе положений и выводов.

Материалы диссертационного исследования были представлены на международных, всероссийских и региональных научно-практических конференциях: «Антропогенная трансформация природной среды» (Пермь, 2010), «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2010), «Почвы Сибири: прошлое, настоящее, будущее» (Новосибирск, 2010), «Биологический мониторинг природно-техногенных систем» (Киров, 2010, 2011), «Экология: от южных гор до северных морей» (Екатеринбург, 2010), «Экология: сквозь время и расстояние» (Екатеринбург, 2011), «Экология: традиции и инновации» (Екатеринбург, 2012), «Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики» (Кострома, 2011), «Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий» (Екатеринбург, 2012), «Биологические системы: устойчивость, механизмы и принципы функционирования» (Нижний Тагил

2010, 2012, 2017), «Тобольск научный – 2014» (Тобольск, 2014), «Биогеохимия техногенеза и современные проблемы геохимической экологии» (Барнаул, 2015).

Работа выполнена в рамках проектов Минобрнауки РФ (гос. задание № 1.1.08, госконтракты № 5.5329.2011, № 16.518.11.7069), Правительства Свердловской области и РФФИ (проект № 13-04-96056-р_урал_а), Программы Президиума УрО РАН (проект № 12-И-4-2051).

Личный вклад автора. Автор принимал непосредственное участие в постановке задач исследования, выполнении всех его этапов. В течение 5 лет изучал фитомассу травяных сообществ, в этих же фитоценозах проводил полевые эксперименты по изучению актуальной скорости разложения растительных остатков и изучение почвенного микробиологического комплекса, включая деструкционное звено. Ею выполнена камеральная обработка и статистический анализ полевого и экспериментального материала, обсуждение и теоретическое осмысление полученных результатов. Все выносимые на защиту результаты и положения получены лично автором или при его непосредственном участии.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 28 работ, в том числе 6 в журналах из перечня, рекомендованного ВАК РФ, в том числе 6 – в изданиях, включенных в базы Scopus и/или Web of Science

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, списка литературы. Работа изложена на 228 страницах, основной текст диссертации содержит 30 таблиц и 29 рисунков. Список литературы включает 391 источник, в том числе 108 – на иностранных языках.

Благодарности. Выражаю глубокую благодарность и признательность научному руководителю д-ру биол. наук, доценту Татьяне Валерьевне Жуйковой за помощь на всех этапах работы, совместное обсуждение и обобщение материала, ценные замечания и советы, а также за терпение и понимание. Искренне благодарю д-ра биол. наук, проф. В. С. Безеля за помощь и советы в обсуждении, интерпретации и изложении результатов. Я признательна сотрудникам лаборатории алканотрофных микроорганизмов Института экологии и генетики микроорганизмов (г. Пермь) в лице заведующей д-ра биол. наук, акад. РАН И. Б. Ившиной,

канд. биол. наук Л. В. Костиной, канд. биол. наук Т. Н. Каменских за организацию и методическую помощь в проведении микробиологических исследований и советы при обсуждении результатов. Благодарю коллектив кафедры естественных наук и физико-математического образования Нижнетагильского государственного социально-педагогического института (ф) ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет» (г. Нижний Тагил), в частности, канд. биол. наук Э. В. Мелинг за помощь при обсуждении результатов, а также д-ра биол. наук, проф. кафедры ботаники ФГБОУ ВО «Башкирский государственный университет» (г. Уфа) А. Р. Ишбирдина за помощь в составлении синтаксономических характеристик. Глубоко признательна сотрудникам лаборатории экотосикологии популяций и сообществ Института экологии растений и животных (г. Екатеринбург) – канд. биол. наук, ст. науч. сотр. С. Ю. Кайгородовой – за помощь в организации и проведении почвенных исследований, канд. с-х наук, ст. научн. сотр. И. Е. Бергману за помощь при анализе данных по зависимости фитомассы от погодных условий, Э. Х. Ахуновой – за химический анализ почвы, мл. науч. сотр. П. Г. Пищулину – за ценные методические рекомендации при организации и постановке экспериментов, связанных с изучением актуальной и потенциальной скоростей разложения растительных остатков.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Биологическая продуктивность и методы ее изучения

1.1.1 Понятие биологической продуктивности

Неотъемлемым звеном биологического круговорота углерода, который связан с процессами синтеза органических и органоминеральных соединений, их трансформацией и распадом до более простых веществ, является создание чистой первичной продукции (Титлянова, 1977).

Первичная продукция сообщества (брутто-продукция) – это скорость образования биомассы первичными продуцентами (растениями) в пересчете на единицу площади. Выражается в единицах энергии (например, в джоулях на 1 $м^2$ за 1 сут.) или сухого органического вещества (например, в килограммах на 1 га за 1 год). Часть синтезированной продуцентами энергии теряется для сообщества в виде потерь на дыхание (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989). В тропических лесах и зрелых древесных сообществах умеренного пояса она составляет от 40 до 70 % валовой продукции (Чернова, Былова, 2004).

Оставшаяся часть создаваемой органической массы характеризует *чистую первичную продукцию* (ЧПП или нетто-продукцию) – количество органического вещества, сохранившегося после использования части его на дыхание. ЧПП – это интегральная величина прироста растений за определенный промежуток времени (например, месяц, год) и на определенной площади (Работнов, 1995; Былова, Чернова, 2004; Суховольский, Иванова, 2013; Chapin, Eviner, 2003). Она зависит как от условий среды, в которой существуют растения (температуры, влажности, характеристик почвы и др.), так и от их видовых особенностей и типа взаимодействий между ними. Показатели ЧПП важны для понимания механизмов продукционных процессов и мониторинга состояния растительных ценозов, а также для прогноза продукционной динамики в стабильных и изменяющихся условиях природной среды (Суховольский, Иванова, 2013).

Вторичная продукция – это скорость образования биомассы гетеротрофами (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989). Отношение первичной продукции к биомассе

растений определяет масштабы выедания растительной массы, которые возможны в сообществе без подрыва его продуктивности (Былова, Чернова, 2004).

В многочисленных работах понятие «продукция» сводится к скорости создания органического вещества (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989; Миркин, Розенберг, Наумова, 1989; Работнов, 1995; Миркин, Наумова, 1999; Чернова, Былова, 2004). В этом случае речь идет о продуктивности фотосинтеза – величине интегральной, производной от размера ассимиляционного аппарата, интенсивности его фотосинтеза и продолжительности фотосинтеза в конкретных условиях среды (Алексеенко, 1969). Разность между продуктивностью фотосинтеза и тратой органического вещества растениями в процессе жизнедеятельности называется продуктивностью растений.

Основная структурная единица, определяющая количественный показатель продуктивности, – фитомасса – общее количество живого органического вещества растений, накопленное к данному моменту в надземной и подземной сфере фитоценоза суши (участка леса, луга и т. п.) или водного пространства (Биопродукционный процесс … , 2001).

В надземную фитомассу входят однолетние (листья, ассимилирующие побеги, цветки, плоды) и многолетние (стволы, ветви деревьев, одеревеневшие побеги полукустарников и лиан, долголетние листья и хвоя) органы, в подземную – однолетние и многолетние корни, корневища, клубни, луковицы. В формировании фитомассы также участвуют слоевища и ризоиды низших растений. Надземная и подземная фитомассы характеризуют ее структуру, которая имеет свои особенности, специфичные для разных типов растительных сообществ и зависящие от их зонального положения (широтного, поясного и пр.). Производительность и динамика продукционного процесса в каждом биогеоценозе зависит, прежде всего, от биологии растений, входящих в фитоценоз (Базилевич, 1993).

Для количественной характеристики фитомассы чаще всего применяют весовые (масса абсолютно сухого органического вещества или заключенного в нем углерода), линейные (особенно для корней) или поверхностные (для листьев или хвои) меры.

1.1.2 Методы изучения биологической продукции

Учет реальной (или близкой к реальной) продуктивности травянистой растительности и закономерности ее создания представляют значительную сложность. В большей степени это касается луговых сообществ с преобладанием корневищных и корневищно-дерновинных растений. Сообщества такого типа нередко характеризуются большой плотностью травостоя. Так, в европейской части Российской Федерации на лугах лесостепной зоны насчитывается по 3–4 тыс. побегов на 1 м^2; в крупноразнотравно-злаковых травостоях лесной зоны – до 5.0–7.5 тыс. растений; пойменные луга, белоусники и другие ассоциации мелкотравных северных лугов развивают на 1 км^2 до 10–12 тыс.; в красноовсяничниках и белоусниках Карпат встречаются до 15 тыс. побегов на 1 м^2 (Продуктивность луговых сообществ … , 1978).

Наиболее сложным оказывается определение общего прироста в подземной сфере при изучении продуктивности луговых сообществ. Подземная часть лугового фитоценоза состоит не из обособленных корневых систем, а из тесно переплетенных подземных органов растительных особей и их побегов, что составляет как бы «горизонт живого дерна». Верхний слой такого дерна сложен из большого количества неразложившихся надземных остатков – стеблей, листьев, листовых влагалищ – и обильно пронизан подземными органами. Нижний слой (до глубины 20 см) насыщен живыми и мертвыми корнями и подземными побегами (Продуктивность луговых сообществ …, 1978). Практически невозможно получить конкретные величины, характеризующие годичный прирост корневой массы, и изучить динамику соотношения массы живых и мертвых корней, а также корней и подземных побегов. За величину годичного прироста в подземной сфере условно принято считать 1/3 от количества всех подземных частей (Родин, Ремезов, Базилевич, 1968). Отсутствие знаний видовой специфики корнеобразования и неумение отделить живую подземную массу от мертвой ведут к ошибкам при определении соотношения надземной и подземной частей растений (Продуктивность луговых сообществ … , 1978; Базилевич, 1993).

В качестве параметров продуктивности может быть использован годичный прирост фитомассы – грамм сухого вещества на единицу площади (Дроздов, 1969) или плотность продукции – количество растений на 10 м^2 (Косых, Миронычева-Токарева, Паршина, 2008).

Геоботанические методы используют для исследования продуктивности растительного покрова. Для изучения состава, структуры и продуктивности крупнодерновинно-злаковых сообществ Л. М. Морозова (1990) предлагает закладывать на трансектах площадки (25 × 25 см) в 30-кратной, в полынно-типчаковых и однолетниковых – в 20-кратной повторностях. В этом случае травостой срезают на уровне почвы, подстилку тщательно собирают. Фитомассу разбирают на биомассу и ветошь. Биомассу разделяют на злаки, осоки, разнотравье и полынок. Укосы взвешивают в воздушно-сухом состоянии.

Для определения подземной фитомассы в почве выдалбливают ямки с ровными краями (25 × 25 × 25 см) в 5-кратной повторности. Всю почву с корнями тщательно собирают в бумажные мешки. Корни, свешивающиеся из стенок ямки, подрезают ножницами (Морозова, 1990).

Метод монолитов (Шалыт, 1960) применяют для определения подземной фитомассы: на определенных участках выкапывают почвенные монолиты 25 × 25 × 30 см, в пределах которых надземную и подземную фитомассу разбирают по видам.

Метод укосов (Александрова, 1958) используют для изучения надземной фитомассы. В сообществах травянистых растений с полуметрового квадрата в 2–3-кратной повторности делают укосы надземных частей растений. Отдельно собирают живые и отмершие части растений. Недостаток данного метода заключается в том, что укосы, снятые в период максимального развития травостоя в растительной ассоциации, могут давать меньшую массу по сравнению с полной продуктивностью травяного покрова экотопа. Не все растения, входящие в состав этих укосов, одновременно образуют максимальное количество растительной массы. В период снятия максимального укоса некоторые виды находятся уже в стадии угасания своего развития (Сочава, Липатова, Горшкова, 1962);

у других максимум развития приходится на более позднее время; третьи к этому времени уже закончили вегетацию (эфемеры, эфемероиды). У некоторых видов максимальное продуцирование вегетативной массы приходится на осень.

Метод моделей (Сочава, Липатова, Горшкова, 1962): в луговом сообществе закладывают участок площадью 10 м². Модель выбирают в том месте, где рельеф, почвы, условия увлажнения и другие экологические факторы наиболее типичны для данной ассоциации. Растения взвешивают по видам. В пределах каждого вида учитывают число особей, которые представлены в модели и не попадались на учетных квадратах (Сочава, Липатова, Горшкова, 1962). Недостатки метода: средний вес побега для отдельных видов растений устанавливают на основании взвешивания разного числа побегов. Кроме того, в любой растительной ассоциации встречаются единично представленные виды, имеющие неравномерное распределение. Такие виды могут встречаться на учетных квадратах, но отсутствовать на модельном участке (Сочава, Липатова, Горшкова, 1962).

Метод вегетационного индекса (NDVI) (Proxy global … , 2008; Greenness in semi-arid … , 2012). В основе метода лежит использование фонда цифровых данных дистанционного зондирования земли низкого и среднего пространственного разрешения, который далее применяют для исследования динамики продуктивности наземных экосистем. Данный показатель рассматривают как основной интегральный показатель, отражающий межгодовую многолетнюю динамику надземной зеленой фитомассы, надежно сопоставимый с ежегодной биологической продуктивностью растительных сообществ. Его преимущество – независимость от различий в продолжительности вегетацинного периода и длительности фенотипических фаз надземной растительности (Дронин, Тельнова, Калуцкова, 2014).

Таким образом, в зависимости от задач для изучения первичной продуктивности растительного покрова используют различные методы.

1.1.3 Запасы и структура фитомассы в различных сообществах

Мировое распределение первичной продукции крайне неравномерно. Самый большой абсолютный прирост растительной массы достигает в среднем

25 г/м^2 в сутки в очень благоприятных условиях, например, в эстуариях рек и в лиманах аридных районов, при высокой обеспеченности растений водой, светом и минеральным питанием. На больших площадях продуктивность автотрофов не превышает 0.1 г/м^2. Такие показатели дают пустыни, где жизнь лимитируется недостатком воды, полярные пустыни, где не хватает тепла, и обширные внутренние пространства океанов с крайним дефицитом питательных веществ для водорослей. Общая годовая продукция сухого органического вещества на Земле составляет 150–200 млрд т. Более трети его образуется в океанах, около двух третей – на суше (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989; Чернова, Былова, 2004).

На территории России первичная продукция в зонах достаточного увлажнения увеличивается с севера на юг, с возрастанием притока тепла и продолжительности вегетационного сезона. Годовой прирост растительности изменяется от 20 ц/га на побережье и островах Северного Ледовитого океана до 200 ц/га на Черноморском побережье Кавказа. В среднеазиатских пустынях продуктивность падает до 20 ц/га (Чернова, Былова, 2004).

Среди природных экосистем умеренного пояса наиболее продуктивны травяные биогеоценозы (Продуктивность луговых сообществ … , 1978). Основная доля органического вещества в таких биогеоценозах создается в подземной сфере (Гашева, 1974; Козлова, 1976; Горчаковский, Коробейникова, 1975). Аналогичная картина характерна для пустыни: доля корней в фитомассе составляет 70–80 %. В сообществах таежной зоны, наоборот, доля корней в фитомассе – 20–25 %.

Надземная фитомасса разнотравно-мелкозлаковых (*Agrostis capillaris* L. , *Anthoxanthum odoratum* L., *Festuca rubra* L.) сообществ Вологодской и Архангельской областей составляет 1.5–2.0 т/га сухого вещества (Козлова, 1976). Фитомассу более 2 т/га дают разнотравно-тонкополевицевые и разнотравно-злаковые ценозы. Среди заболачивающихся и заболоченных лугов фитомасса находится в пределах: 1.5 т/га (суходольные), 2.5–4.0 т/га (пойменные и низинные) и 7.7 т/га (дернистощучники) (Козлова, 1976).

В лесных биомах планеты продукция увеличивается при продвижении от бореальных областей к тропикам. Продуктивность лесов зависит от ряда ведущих

факторов: структурных особенностей насаждений, роли и взаимосвязи отдельных компонентов, характера и особенностей обмена веществ в лесных ценозах. В пихтово-еловых фитоценозах продуктивность трявяно-кустарничкового яруса составляет от 28 до 160 г/м^2. В осиново-березовых древостоях продуктивность травостоя достигает 110 г/м^2. Доля бобовых в этой массе – 2–3 %, злаков и разнотравья примерно одинакова – по 40 %. В молодых березняках продуктивность травостоя нередко превышает 40 г/м^2, большая часть которого (50 %) составляет разнотравье. Масса злаков и бобовых мала и практически полностью разлагается. В ольховниках масса травянистой растительности достигает 200 г/м^2, 96 % которой приходится на разнотравье (Эколого-лесоводственная характеристика … , 1985). В еловых насаждениях масса прироста растений напочвенного покрова составляет 0.3–0.9 т/га/год органического вещества, в мелколиственных – 0.1–1.24 т/га/год (Бобкова, Тужилкина, 2001; Кошурникова, Верховец, 2011). В елово-пихтовых насаждениях, расположенных к западу от СУМЗ (Среднеуральский медеплавильный завод, Свердловская обл.), надземная фитомасса возрастает по мере удаления от источника загрязнений на расстояние до четырех километров, а при дальнейшем удалении авторы отмечают ее стабилизацию (Продуктивность ассимиляционного аппарата деревьев … , 2011).

Закономерность в распределении продукции, описанная выше для лесной растительности, свойственна продукции тундровых и степных сообществ, а также для возделываемых площадей (агроценозов). При анализе продуктивности тундровых сообществ Н. И. Андреяшкиной и Н. В. Пешковой (1997) было выявлено, что в кустарничково-лишайниково-моховой с ерником тундре преобладают цветковые растения, годичный прирост которых составляет 50 г/м^2; в травяно-моховой с ивой – 72 г/м^2; в ивняке разнотравно-хвощево-моховом – 80 г/м^2. В подзоне типичных тундр Ямала общий запас биомассы достигает 1000–1400 г/м^2, а в лесотундре Зауралья – 1800 г/м^2. Общая фитомасса заповедной степи составляет 182 ц/га, из них 130 ц/га приходится на зеленую массу (Антропогенные изменения … , 1979). В горной и предгорной зонах центральной части Северного Кавказа сезонная продуктивность агроценозов составляет от 43 до 146 ц/га сухого вещест-

ва. При этом наибольший вклад в урожайность зеленой массы вносил девясил высокий (*Inula helenium* L.) – 29 %, наименьший – козлятник восточный (*Galega orientalis* Lam.) (16 %) (Тамахина, Фисун, 2009).

В работах В. П. Коробейниковой с соавт. (1990), Н. И. Игошевой (2001) приводятся данные о первичной продуктивности мезофильных лугов подгольцового пояса (крупнотравные, полукрупнотравные, мелкотравные) южной части Приполярного Урала. Данные сообщества занимают площадь около 3000 га. Наибольшие запасы фитомассы отмечены в мелкотравных лугах с доминированием *Geranium albiflorum* Ledeb., *Deschamprisia flexuosa* L. (130–150 г/м^2).

Западный склон Северного Урала (бассейн р. Вишеры) занимают сырые луга с мощно развитым травостоем: крупнозлаковые с доминированием *Calamagrostis langsdorfii* (Link.) Trin., *Alopecurus glaucus* Less., *Phalerioides arundinaceae* L. и высокотравные с преобладанием в видовом составе *Archangelica officinalis* Hoffm., *Angelica silvestris* L., *Veratrum lobelianum* L., *Ligularia sibirica* L., *Alchemilla* sp., *Poligonum bistorta* L., *Trifollium europaeus* L., *Geranium silvaticum* L. и др. Для этих сообществ характерны влаголюбивые виды и высокие запасы биомассы (до 554 г/м^2).

Различно в структуре фитомассы соотношение биомассы и некромассы. На Полярном Урале на долю биомассы приходится 71–81 %, некромассы – 19–29 %. На Северном Урале часть некромассы в структуре фитомассы значительно больше (46 %) (Игошева, 2001). Среди обследованных лугов Южного Урала меньшую биомассу накапливают луга с преобладанием злаков (165–226 г/м^2). Общие запасы надземной фитомассы в таких фитоценозах значительны из-за мощной, трудно разлагающейся постилки, превосходящей по величине запасы биомассы. Наиболее продуктивны разнотравные луга с доминированием *Polygonum bistorta* L. и *Polygonum alpinum* AII. Запасы биомассы в них равны запасам мортмассы или несколько их превосходят.

Соотношение надземной и подземной фитомассы в структуре фитомассы также неодинаково. Как правило, подземная фитомасса преобладает над надземной. Продукция пойменных лугов Северной Двины, Вычегды, Мозени, Сухона

с преобладанием корневищных злаков составляет 3.5–4.5 т/га надземной и около 25 т/га подземной фитомассы. В этих же районах разнотравно-мелкозлаковые луга с доминированием *Festuca rubra* L. имеют общий запас фитомассы 22–29 т/га (надземная 2–3 т/га, подземная 22–29 т/га). Арктоальпийские сообщества обычно характеризуются сильным преобладанием подземной массы над надземной. В криофильных лугах Полярного Урала запасы подземной фитомассы в 3–6 раз больше надземной (Коробейникова, 1990).

Запасы надземной растительной биомассы в типичном черноземе Оренбургского Предуралья составляют 63 ц/га, причем величина подземной биомассы в 2.8 раз превышает надземную (Русанов, Анилова, 2009). Самые высокие отношения подземной биомассы к надземной наблюдаются в южных черноземах – 6.6 раз (Анилова, 2007). В этих же почвах отмечены низкие запасы надземной растительной биомассы (35.5 ц/га) по сравнению с черноземом обыкновенным (48.5 ц/га). При этом максимальное количество подземной биомассы (235 ц/га) сосредоточено в верхнем 20 см горизонте почв на участке южного чернозема в отличие от массы корней чернозема обыкновенного – 226 ц/га.

В исследованиях Я. Т. Суюндукова и Р. Ф. Хасановой (2006) представлены результаты определения формирования фитомассы разных видов растений на различных подтипах черноземов Республики Башкортостан. Показано, что с севера на юг отмечается закономерное уменьшение надземной фитомассы. Наибольшим значением надземной фитомассы во всех подтипах чернозема (выщелоченного, южного и обыкновенного) характеризуется *Galega officinalis* L. (1.9 кг/м^2), *Melilotus* Mill. (1.24) и *Medicago* L. (1.33), наименьшим – *Festuca* L. (0.76).

В степных экосистемах запас растительного вещества достигает 26 т/га, из которых около 80 % приходится на подземные органы. Максимальный прирост фитомассы в типчаковой степи отмечен в июне – 2.7–3.0 т/га, в ковыльной – в конце лета – до 4.5 т/га (Лисецкий, 2012). В литературе имеются и другие данные. Так, например, в исследования Л. Б. Буянтуевой с соавт. (Видовой состав … , 2011) приводятся данные по фитомассе степных сообществ Монголии:

мятликово-ковыльного, змеевко-ковыльного, разнотравно-змеевко-ковыльного и житняково-змеевко-ковыльного сообществ, расположенных на территории аймаков Хэнтий, Сухэ-Батор и Дорнод. По общим запасам надземной фитомассы исследуемые сообщества оценивается как среднепродуктивные (9.1–16.3 ц/га). Надземная зеленая и мертвая фитомасса в исследуемых сообществах имеет практически одинаковые запасы. Это обусловлено, по мнению авторов, господствующим положением в травостое данных сообществ злаковых, на долю которых приходится 25–54 % общего запаса надземной фитомассы.

Видовой состав и биологическая продуктивность надземной фитомассы растительных сообществ степных экосистем Юго-Восточного Забйкалья (территория Агинского Бурятского автономного округа) показана в работе Р. З. Сиразиева с соавт. (2012). Отмечено преобладание разнотравья (69 %) в ковыльно-типчаково-пятилистниковом сообществе на фоне общего запаса надземной фитомассы 2.38–4.46 ц/га. Доминанты и содоминанты в данном сообществе – *Pentaphylloides parvifolia, Festuca lenensis, Stipa krylovii*. Из разнотравья наиболее часто встречаются *Thymus dahurica, Cymbaria dahurica, Ptilotrichum dahuricum*. Подобное преобладание разнотравья (88 %) отмечено и для нителистниково-разнотравного сообщества, в котором общий запас надземной фитомассы составил 0.83–1.12 ц/га.

Отношение надземной массы к подземной отражает корневой коэффициент, который значительно варьирует. Так, на разных лугах он составляет от 0.3 до 0.1 и менее. Корневой коэффициент снижается с ухудшением водно-воздушного режима и условий минерального питания растений. Наименьшее его значение (0.1 и менее) отмечено для мелко-разнотравно-красноовсяницевых и осоковых лугов, высокое (0.3) – для крупнозлаковых лугов (Козлова, 1976). Продуктивность вейниково-осокового сообщества – 398.9 г/м^2, при соотношении надземной массы к подземной – 1 : 8 (Гашева, 1974).

Таким образом, анализ литературы показывает, что сообщества различных территорий существенно отличаются по продуктивности и по структуре фитомассы.

1.1.4 Влияние экологических факторов на первичную продуктивность растительных сообществ

Видовой состав и структура растительного покрова, а также продуктивность фитоценозов зависят от положения биотопа в рельефе, особенностей подстилающихся грунтов, степени увлажнения почвы, сукцессионной стадии сообщества, ресурсов местной флоры, миграции жизнеспособных зачатков растений с прилегающих территорий, а в антропогенно нарушенных местообитаниях – от характера и степени этого нарушения (Жуйкова, 2009; Андреяшкина, 2012; Состояние травянистой растительности … , 2013; Оценка степени техногенного загрязнения … , 2015).

При изучении влияния условий среды на продуктивность растительности выделяют два подхода: 1) исследования зависимости «внутренних» факторов фотосинтеза от условий среды (Будыко, Гандин, 1964); 2) сопоставление самих величин продуктивности с косвенно регулирующими их факторами (Арманд, 1950; Будыко, 1956 и др.)

Влияние погодных факторов на продуктивность сообществ. Основными факторами, определяющими продуктивность фитоценозов, являются климатические – тепло и влага (Миркин, Наумова, Соломещ, 2000; Сиразиев, Санданова, Базарон, 2012; Мелинг, Жуйкова, 2013, 2015; Суховольский, Иванова, 2013; Гордеева, Жуйкова, 2014; Chapin, Eviner, 2003). Кроме того, продуктивность естественных фитоценозов находится в тесной зависимости от уровня грунтовых вод, влажности и температуры почвы, ее плодородия, содержания элементов минерального питания (Алексеенко, 1969).

Продуктивность фитоценозов конкретного региона зависит от количества выпадающих осадков. В засушливых областях чистая первичная продукция имеет линейную зависимость от данного показателя. В более влажном лесном климате корреляционная связь между этими показателями отсутствует (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989).

Продукция сообщества лимитируется чередованием тепла и влаги в течение вегетационного сезона, так и года в целом (Биологическая продуктив-

ность … , 2007). Наиболее благоприятные условия для вегетации растений складываются за счет повышенного увлажнения (более 310 мм осадков) и относительно невысоких температур (среднемесячная температура вегетационного сезона – 18.2 °С). Наименее благоприятные сезоны (среднегодовые температуры – 10.5 °С, годовые осадки 287 мм) характеризуются низкой продуктивностью (Лисецкий, 2012; Lisetskii, 2007). Из-за холодных и пасмурных зим, сухих летних периодов, низкой скорости мобилизации азота, например, в степи продуктивность может быть ниже теоретического минимума (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989; Чернова, Былова, 2004).

В весенний период на жизнедеятельности растений сказывается недостаточный запас почвенной влаги от снеготаяния (Куркин, 1986). Недостаточное количество влаги оказывает прямое воздействие на рост растений и приводит к разреживанию сообществ. Такая растительность улавливает меньше солнечной энергии (значительная ее часть падает на голую землю). Потери солнечной радиации являются основной причиной низкой продуктивности фитоценозов многих аридных местообитаний. К этому выводу приводит сравнение продукции, приходящейся на единицу биомассы листьев, а не площади поверхности земли. Хвойный лес при таком расчете продуцирует ежегодно 1.64 г/га, листопадный – 2.22 г/га, пустыня – 2.33 г/га (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989).

На продуктивность сообществ влияет соотношение почвенной и атмосферной влажности (Куркин, 1986). На фоне понижения влажности почвы возрастающий дефицит влажности воздуха приводит у травянистых растений к сокращению жизнедеятельности. При высокой влажности почвы даже самый острый дефицит влаги в воздухе не оказывает существенного влияния на продуктивность травостоя. Снижение температуры корнеобитаемого слоя почвы с 15–18 °С на 5–7 °С заметно уменьшает поступление питательных веществ в растения, что приводит к уменьшению листового индекса и продуктивности сообществ (Алексеенко, 1969).

Важное значение в развитие фитомассы имеет соотношение тепла и влаги, выраженное гидротермическим коэффициентом. Связь между продуктивностью

растительных сообществ и гидротермическим режимом территории рассмотрена в ряде работ (Григорьев, 1954; Будыко, 1956; Григорьев, Будыко, 1956, 1965; Жуйкова, 2009; Манин, 2012; Мелинг, Жуйкова, 2012 и др.).

Особое значение в развитии фитомассы имеют погодные условия года, предшествующего вегетации (Лисецкий, 2012). В ходе многолетних (1981–1995 гг.) исследований продуктивности агроценозов в пригородном совхозе «Одесский» Коминтерновского района Одесской области Украины установлено, что в неблагоприятный по биоклиматическим условиям год (сумма осадков менее 310 мм), который следовал за благоприятным (высокая обеспеченность влагой), наблюдалась высокая продуктивность фитоценоза (23 ц/га). На продуктивность сообществ также оказывало влияние накопление влаги в осенне-зимний период предыдущего года. При анализе продуктивности также важно учитывать количество осадков, выпавших до начала июля – самого жаркого месяца периода вегетации (Лисецкий, 2012).

Влияние элементов минерального питания. Свет, влага и устойчивая температура не будут лимитирующими, если в надземном сообществе почва бедна необходимыми растениям минеральными солями. Продуктивность в этом случае все равно окажется низкой. Так, в тундровых сообществах Крайнего Севера лимитирующим фактором наряду с низкой температурой и коротким сезоном роста является недостаток питательных веществ (Андреяшкина, Пешкова, 2003).

На содержание в почве минеральных веществ оказывают значительное воздействие геологические условия. По этой причине в однородных климатических условиях возникает мозаика сообществ различной продуктивности (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989).

Для нормального роста и развития растений необходимы самые разнообразные химические элементы, главные из них – азот, фосфор, калий. Отдельные виды луговой растительности имеют различную реакцию на удобрения. При длительном внесении удобрений они перестраивают свою корневую систему, которая становится более разветвленной и располагается поверхностно.

Азотные удобрения резко усиливают рост и развитие луговых растений. При внесении этих удобрений в почву листья и стебли растений развиваются сильнее, становятся более мощными, благодаря чему значительно повышается урожай. В первую очередь это относится к злаковым растениям, тогда как бобовые нуждаются в азоте в меньшей степени. Положительное действие на бобовые оказывают фосфорно-калийные удобрения.

Продуктивность отдельных видов в одновидовых посевах при внесении азота и зольных элементов увеличивается. В травостое при внесении удобрений эти виды могут не увеличивать продуктивность, так как оказываются менее конкурентоспособными по сравнению с другими (Регулирование роста, развития и питания растений … , 1982; Смирнов, Муравин, 1991).

Разные типы лугов нуждаются в разных минеральных удобрениях. Суходольные луга в большей степени нуждаются в азотных удобрениях, слабее в фосфорных и почти не реагируют на калийные. Низинные луга положительно реагируют на калийные и отрицательно на фосфорные и азотные удобрения. Пойменные луга в первую очередь испытывают потребность в азотных удобрениях, а затем в фосфорных (Андреев, 1981).

Таким образом, продуктивность сообществ разных природных зон зависит от разных абиотических факторов. В условиях тундры ведущий фактор – тепло, в тайге – богатство почвы. В лесостепной полосе почвы богаты минеральными веществами, и поэтому биомасса растительности в большей степени зависит от увлажнения. Продуктивность сообществ степной и полупустынной зон зависит от увлажнения и засоления почвы. На горных территориях ведущим экологическим фактором, определяющим продуктивность фитоценозов, оказывается высота над уровнем моря (Миркин, Розенберг, 1978).

Ценотическое влияние на продуктивность сообществ. В значительной мере величину годичного прироста растений определяет структура биомассы сообщества. В злаковых сообществах величина годичного прироста зависит от их видового состава, а именно от темпов возобновления доминантов (Андреяшкина, Пешкова, 2003). Так, вейниковые сообщества разной структуры (чистые вейни-

ковые и разнотравно-вейниковые) в благоприятный по погодным условиям вегетационный сезон формируют одинаковый запас надземной биомассы (50.7 и 50.9 г/м^2). В неблагоприятный год продуктивность разнотравно-вейниковых сообществ снижается до 26.5 г/м^2, то есть они сохраняют 52 % надземной фитомассы от уровня продуктивности благоприятного года, а чистые заросли *Calamagrostis* Adans. снижают продуктивность до 22.5 г/м^2 (44 %). Следовательно, в неблагоприятной погодной обстановке усиливается роль разнотравья. В низкопродуктивные годы проявляется преимущество многокомпонентных сообществ по сравнению с чистыми зарослями. Таким образом, ценотическая регуляция направлена на более полную реализацию продуктивности (Пешкова, Андреяшкина, 1998).

В свою очередь структура травостоя оказывает влияние на фитоценоклимат растительного сообщества. В частности, от структуры фитоценоза зависят солнечная радиация, температура и влажность воздуха, содержание углекислого газа на разных уровнях профиля травостоя и древостоя (Алексеенко, 1969).

Влияние антропогенного загрязнения на продуктивность сообществ. В антропогенно нарушенных местообитаниях продуктивность фитоценозов зависит от характера и степени этого нарушения (Жуйкова, 2008; 2009а, б; Жуйкова, Мелинг, 2008а, б; Жуйкова, Мелинг, Безель, 2008, Жуйкова, Мелинг, Гордеева, 2013; Жуйкова, Жуйкова, Мелинг, 2010; Андреяшкина, 2012; Состояние травянистой растительности … , 2013; Оценка степени техногенного загрязнения … , 2015).

Реакция растений на действие нарастающих стрессовых факторов носит последовательный характер: на начальных этапах изменяется метаболизм и отдельные биохимические параметры; затем изменения происходят на клеточном, тканевом и организменном уровнях; далее наблюдается трансформация размерной и возрастной структур популяций; на заключительных этапах этот процесс сопровождается снижением обилия видов или полной элиминацией их из растительного покрова, уменьшением видового богатства, перестройкой видового состава и структуры фитоценозов, снижением проективного покрытия

видов и продуктивности сообществ (Глазунов, 2005; Дымова, 2009). На уровне растительного покрова наблюдается снижение фитоценотического разнообразия, в том числе исчезновение ряда уникальных сообществ.

На загрязненных территориях в видовой структуре фитоценозов преобладают растения с широкой экологической амплитудой, характеризующиеся высокой интенсивностью вегетативного и семенного возобновления, повышенной конкурентоспособностью и устойчивостью к неблагоприятным факторам внешней среды (Уманова, 2000). В структуре сообществ, находящихся вблизи промышленных предприятий, ведущая роль принадлежит злакам и бобовым. Усиление ценотической роли видов семейства *Poaceae* Barnhart, nom. cons. В фитоценозах отмечено вблизи промышленных предприятий деревообрабатывающего комплекса (г. Сыктывкар) и Онежского тракторного завода (г. Петрозаводск, Республика Карелия) (Мартыненко, 1996; Оценка степени техногенного загрязнения … , 2015). При приближении к Костомукшскому горно-обогатительному комбинату проективное покрытие злаков и бобовых увеличивалось от 28 до 40 % и от 5 до 30 %, соответственно, при этом доля разнотравья снижалась от 50 до 5 % (Состояние травянистой растительности … , 2013). Наряду с этим в исследованиях М. Р. Трубиной и А. К. Махнева (1997) показано, что в структуре фитомассы сообществ травянистых растений импактной зоны, расположенных в районе действия выбросов Полевского криолитового завода (подзона южной тайги Зауральской предгорно-холмистой провинции), наоборот, возрастала доля разнотравья, а уменьшалась – злаков. Последнее связано со снижением в структуре фитомассы по градиенту увеличивающегося загрязнения доли вейника тростникового (*Calamagrostis arundinaceae* (L.) Rolh.), доминирующего в ненарушенных ценозах. Бобовые полностью исчезали из фитоценозов импактной зоны, в то время как в сообществах буферной зоны их доля увеличивалась по сравнению с фоновой.

Растительные группировки антропогенно нарушенных местообитаний (район Ямбурского газокондитерского комплекса, Тазовский полуостров) имели бедный видовой состав (22–28 видов) и низкое проективное покрытие (от 20 до

50 %) (Игошева, 2007). Число видов растений по мере удаления от факельной установки на ГКС (Чернушинский район Пермский край) увеличивалось от 0–9 (расстояние 5–100 м) до 9–13 шт. (100–500 м) (Старкова, Васбиева, 2006). При приближении к Костомукшскому горно-обогатительному комбинату (Карелия) наблюдалось уменьшение видового разнообразия до 24 видов по сравнению с 34 в фитоценозах, расположенных в 8 км от этого промышленного предприятия (Состояние травянистой растительности…, 2013). В большей степени это было связано с элиминацией из сообщества видов разнотравья. Однако общее проективное покрытие видов этой агроботанической группы на всех участках независимо от расстояния до источника загрязнения было высоким (70–83 %). В целом, несмотря на высокое общее проективное покрытие видов на участках, подверженных химическому загрязнению (90–100 %), покрытие отдельных агроботанических групп с повышением уровня загрязнения различалось: у бобовых и разнотравья – снижалось, у злаков – повышалось.

Одним из важных показателей состояния фитоценоза при воздействии неблагоприятных факторов внешней среды является изменение надземной фитомассы. У некоторых видов растений под действием антропогенной нагрузки общая фитомасса уменьшается (*Hordeum jubatum* L.), у других – увеличивается (*Bromopsis intermis* Leyss.) (Морозова, 2009).

Как правило, по мере приближения к источнику загрязнения продуктивность растительных сообществ существенно снижается (Фитоиндикация и промышленный регион … , 2002; Мордвина, Жуйкова, Арефьева, 2005; Максимова, Косицина, Макурина, 2007; Влияние промышленного загрязнения почвы … , 2009; Жуйкова, 2009; Оценка степени техногенного загрязнения, 2015). Это обусловлено, с одной стороны, изменением видового состава фитоценозов, с другой – уменьшением размеров растений, их слагающих. Например, у *Plantago major* L., *Phleum pratense* L., *Taraxacum officinale* Wigg., произрастающих в условиях техногенного загрязнения почв тяжелыми металлами, уменьшалась высота побега и размеры листовой пластинки (Максимова, Косицина, Макурина, 2007; Влияние промышленного загрязнения почвы … , 2009; Жуйкова, 2009).

Торможение роста у тимофеевки луговой (*Phleum pretense* L.) и щетинника зеленого (*Setaria viridis* (L.) Beauv. под влиянием кадмия и цинка способствовало снижению биомассы этих видов до 30 % (Влияние повышенных концентраций кадмия и цинка … , 2013). В присутствии кадмия у растений замедлялся прирост надземной фитомассы, а цинка – подземной.

Многие виды злаков способны произрастать на почвах, содержащих высокие дозы тяжелых металлов. При этом у них может наблюдаться торможение роста и снижение биомассы (Алексеева-Попова, 1991; Титов, Лайдинен, Казнина, 2002; Влияние промышленного загрязнения почвы … , 2009; Physiological responses of Lemna trisulca L. … , 2001). У *Phleum pratense* L. повышенное содержание тяжелых металлов в почве приводило к уменьшению размеров и массы генеративных побегов (Алексеева-Попова, 1991; Титов, Лайдинен, Казнина, 2002; Physiological responses of Lemna trisulca L. … , 2001). В целом устойчивость морфологических параметров у этого вида к загрязнению тяжелыми металлами снижалась в ряду: высота побега > длина соцветия > ширина листа > длина листа > площадь листа, что приводило к уменьшению массы растений на загрязненных территориях (Олимпинко, Титов, Николаевская, 1982; Калинина, Лайдинен, 1997; Титов, Таланова, Казнина, 2007; Оценка состояния травянистых сообществ … , 2008; Влияние промышленного загрязнения почвы … , 2009).

Уменьшение размеров листьев и, как следствие, надземной фитомассы в районах с промышленным загрязнением почвы тяжелыми металлами отмечено у *Typha latifolia* L. (Zinc, lead and cadmium tolerance … , 1997), *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steud. (Interaction of cadmium ... , 2003), *Plantago major* L. (Kosobrukhov, Knyazeva, Mudrik , 2004), *Artemisia annua* L. (Zinc-induced changes … , 2004), *Taraxacum officinle* Wigg. (Жуйкова, 2009). Это может быть связано с нарушением минерального питания и водного режима растений (Burzyński, Kłobus, 2004).

Исследования А. Ю. Горчаковой (2013, 2014), проведенные в окрестностях цементного завода (ОАО «Мордовцемент», Республика Мордовия), показали, что в результате закупоривания устричного аппарата пылевыми частицами происхо-

дит ухудшение жизненного состояния, снижение темпов роста и развития растений, что в целом приводит к уменьшению надземной фитомассы сообществ.

Наряду с этим встречаются работы, свидетельствующие об обратной реакции сообществ на химическое загрязнение окружающей среды тяжелыми металлами по показателю надземной фитомассы. Результаты исследований Ф. В. Гедгафовой и Т. С. Улиговой (2007) показали, что вблизи Тырныаузского вольфрамо-молибденового комбината и Нальчикского гидрометаллургического завода (НГМЗ) в доминирующем в этих сообществах злаке *Puccinellia dolicholepis* V. накапливалось в 4–8 раз больше Mo (16.0 мг/кг сух. массы) и W (34.8 мг/кг) по сравнению с фоновыми территориями. Это привело к стимуляции ростовых процессов: растения, произрастающие рядом с НГМЗ, были более крупные и имели большую надземную фитомассу по сравнению с фоновой территорией.

Таким образом, под воздействием аэрогенных выбросов промышленных предприятий наблюдается трансформация растительности, сопровождающаяся изменением структуры сообществ, уменьшением флористического разнообразия и продуктивности фитоценозов. Неблагоприятные климатические условия могут усиливать негативное действие промышленных токсикантов и определять характер и степень реакции растений на загрязнитель (Жуйкова, 2009).

1.2 Разложение растительных остатков и факторы, его определяющие

С продуктивностью сообществ тесно связаны трансформационные и деструкционные процессы, протекающие в биогеоценозах. Значительная часть ежегодной продукции отмирает, разрушается и попадает в деструкционный цикл. Темпы минерализации растительных остатков в сообществах определяют скорость круговорота биофильных элементов, уровень накопления органического вещества, питательный режим почв, в конечном счете, продуктивность растительных сообществ (Лукина, 1999; Медведева, 2000). Быстрые процессы трансформации большого количества корневых остатков при медленных процессах минерализации гумуса приводят к образованию огромного запаса органического

вещества в почвах этих экосистем (Родин, Базилевич, 1965; Ковда, 1973; Титлянова, Базилевич, 1975; Komulainen, Mikola, 1995).

Интенсивность преобразования растительного опада зависит от химического состава разлагающегося материала и погодных условий. Важное значение в деструкционных процессах имеет активность почвенных микроорганизмов, которая резко падает при переходе от подстилки к минеральным горизонтам почвы (Гришина, Копцик, 1987; Копцик, Гришина, 1987; Gartner, Cardon, 2004; Rates of litter decomposition … , 2008).

Скорость поступления растительного опада всегда превышает скорость его разложения в почве. Поэтому даже во влажных тропических лесах, с одновременно интенсивно протекающей минерализацией, образуется небольшое количество подстилки. Следовательно, уровень накопления подстилки может служить показателем интенсивности деструкции растительных остатков в почвах. В настоящее время многими отечественными и зарубежными исследователями проводится изучение динамики деструкции растительного опада в различных природных экосистемах.

1.2.1 Зависимость скорости деструкции от абиотических и биотических факторов

Разложение растительного опада – типичный почвенно-биологический (или почвенно-микробиологический) процесс, при котором происходит превращение самых разнообразных химических соединений (лигнина, клетчатки, белков, жиров и др.).

На начальных этапах разложения особое значение имеют физико-химические факторы, которые приводят к изменениям в разлагающемся материале (выщелачивание растворимых веществ, частичный гидролиз, окисление некоторых компонентов и др.). В начальный период разрушения опада трансформируются легкорастворимые и подвижные вещества, на следующих этапах биохимические процессы замедляются, пул подвижных соединений сокращается (Частухин, Николаевская, 1969; Микробиология и биохимия разложения … , 1988).

Устойчивые ингредиенты растительных тканей (клетчатка, лигнин), составляющие около половины сухой массы растений, не способны к полной минерализации под влиянием солнечного света, перепада температуры, действия воды, ветра и т. д. (Евдокимова, Кислых, Мозгова, 1984). В результате деструкционных процессов в почву возвращаются химические вещества, принадлежащие к разнообразным классам органических соединений (Гродзинский, 1991). В исследованиях К. С. Бобковой (2005), проводимых на территории Республики Коми в северотаежных сосновых молодняках, установлено снижение темпов разложения растительных остатков, что, по мнению автора, определяется гидротермическим и биологическим режимом почв.

Активное участие в деструкционных процессах принимают микроорганизмы. До 20 % растительных остатков разлагают беспозвоночные животные, 80 % химических изменений растительного материала выполняют микроорганизмы. Только при участии микроорганизмов мягкие ткани некоторых растений способны разложиться за 2 месяца. В разложении опада широколиственных пород значительная роль принадлежит беспозвоночным, в частности, дождевым червям. Так, согласно наблюдениям, в степных экосистемах роль беспозвоночных меньше, чем в широколиственных лесах (Злотин, Ходашова, 1974). Роль деструкторов в этих условиях выполняют микроорганизмы. Однако, по имеющимся данным, 70 % растительного материала в степях минерализуется абиогенным путем, без участия микрофлоры и фауны (Аристовская, 1980). Химические соединения, присутствующие в опаде, служат не только пищевым субстратом для гетеротрофов-редуцентов. Изменяя состав почвы, они создают благоприятные условия для развития микроорганизмов (Телитченко, Остроумов, 1990; Гродзинский, 1991).

1.2.2 Зависимость скорости деструкции от структуры разлагающегося растительного материала

Согласно концепции Е. Н. Мишустина (1975) о возрастании биогенности почв и усилении интенсивности минерализационного процесса, разложение рас-

тительных остатков увеличивается в направлении от хвойных лесов к широколиственным и далее к травяным сообществам (Аристовская, 1980).

В лесных сообществах основную массу опада (до 70 % от общего количества поступающего в почву растительного материала) составляют хвоя и листья. Хвоинки имеют толстую восковую кутикулу, которая содержит около 20 % лигнина, полифенолы, образующие с белками устойчивые к разложению комплексы (Zwoliński, 1994; A comparison of litterbag…, 2005). Низкая скорость минерализации хвои ели в окрестностях Костомукшского горно-обогатительного комбината (ГОКа) показана в исследованиях М. В. Медведевой с соавт. (2006). Затяжной характер деструкции хвои может быть связан с низкой зольностью, высоким показателем соотношения C : N (более 25 %) и высоким содержанием трудно гидролизуемых углерод- и азотсодержащих соединений, способных угнетать активность целлюлозоразрушающей микрофлоры (Морозова, 1991; Федорец, 1997).

Опад лиственных пород подвергается разложению значительно интенсивней и быстрее, чем хвойные остатки, по причине низкого содержания труднорастворимых соединений и бактерицидных веществ, а также узкого соотношения C : N. Наиболее устойчивым к разложению материалом, по сравнению с листьями покрытосеменных и голосеменных пород деревьев, являются ткани древесины и коры (Аристовская, 1980). В коре содержится большое количество лигноцеллюлозы и низкое содержание азота. Поэтому соотношение C : N у большинства видов древесных растений чрезвычайно широко: 350 : 1, 500 : 1, а в некоторых случаях превышает 1000 : 1 (Käärik, 1974). Однако даже устойчивый материал подвергается разложению. На севере Швеции разложение сосновых пней длится более 20 лет, а на юге в условиях достаточной влажности – 5–6 лет (Käärik, 1974). Большую роль в разложении древесины играют насекомые и грибы, в частности, базидиомицеты (*Basidiomycota* R.T. Moore) (Частухин, Николаевская, 1969; Козловская, Медведева, Пьявченко, 1978).

Легче всего деструкции подвергаются остатки травянистой растительности (Евдокимова, Кислых, Мозгова, 1984). Влияние беспозвоночных животных на процессы разложения травянистой растительности в почве освещены в работах

М. С. Гилярова (1949; 1965; 1969). О роли микроорганизмов в разложении мертвых травянистых остатков и о накоплении гумуса в почве говорится в работах Е. Н. Мишустина (1975, 1984), М. М. Кононовой (1976), М. И. Бондаренко-Зозулиной (1959) и др.

Наиболее устойчивыми к разложению по сравнению с сосудистыми растениями являются сфагновые мхи (*Sphagnopsida* Ochyra) (потеря сухого вещества составляет 6–11 % против 15–27 %, соответственно). Сравнение величин потерь сухой массы вещества при разложении на плоскобугристом болоте в зоне лесотундры и верховом болоте в подзоне средней тайги показало, что в средней тайге разложение растительных остатков происходит быстрее (листья кустарничков и ветошь трав на 3–5 %, корни кустарничков – на 7 %, корни осоки – на 20 %), чем в лесотундре (Паршина, 2007).

Процессы преобразования свежего органического материала локализованы преимущественно на поверхности почвы и в зоне ризосферы. Мертвая же масса растений накапливается на поверхности почвы, что сопровождается образованием лесной постилки и степного войлока.

Поступающие в почву растительные остатки не ограничиваются только опадом, накапливающимся на поверхности почвы. Существенную долю разлагающегося растительного материала составляют остатки корней. Изучение процессов поступления и деструкции корневого опада сопряжено с рядом методических трудностей, поэтому сведения о них ограничены. Разложение корней протекает медленнее, чем остатков наземных частей растений. Скорость разложения корней зависит от размеров: толстые корни разлагаются медленнее, чем тонкие, что обусловлено различной структурой их тканей и химическим составом (Головацкая, Никонова, 2013). Время, необходимое для разложения 95 % массы корней, – около 5–7 лет (Лисецкий, 2012). Быстрому разложению препятствует кора корней, содержащая дубильные вещества и смолы (Паршина, 2009). Наиболее интенсивно ткани корней разрушаются в течение первых трех месяцев, так как в составе разлагающихся остатков содержится большое количество легкодоступных для микроорганизмов соединений (Узбек, 2006). Например, корни

типчака (*Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin) разлагаются в первый год на 60 %, полыни (*Artemisia* L.) – на 52 %, ковыля (*Stipa* L.) – на 42 %, клевера (*Trifolium* L.) – на 55–70 %, тимофеевки (*Phleum* L.) – на 31–33 %, овсяницы (*Festuca* L.) – на 25 % (Евдокимова, Кислых, Мозгова, 1984).

Минерализацию корневых остатков ведет большой комплекс организмов: грибы, бактерии, актиномицеты, простейшие, дождевые черви. В зоне ризосферы *Medicago* L. в весенний период активно размножаются аэробные бактерии, хорошо приспособленные к низким температурам (Узбек, 2006). Далее, начиная с июля, активизируются грибы, способные усваивать минеральный и органический азот. В августе появляется основная масса растительных тканей и образуется большое количество нитратов, активно развиваются бактерии и грибы. При этом к началу осени их количество заметно возрастает, это указывает на активное разрушение целлюлозы. Ризосферный комплекс беспозвоночных-сапрофагов стимулирует деятельность целлюлозоразушающих бактерий (Рябинин, Ганин, Солодуха, 1987). На целлюлозоразрушающую активность влияют особенности корневых выделений (Курачев, Батурина, 2005). Известно, что корневые выделения сосны и ряда рудеральных растений со стержневой системой сдерживают активность микроорганизмов (Нетрусов, Котова, 2009).

Таким образом, превращение растительного опада – многоступенчатый процесс, скорость которого зависит от видового состава основной массы подвергающегося разложению материала (преимущественно – от его химического состава), погодных условий, в которых протекает этот процесс, и состава участвующих в нем организмов (Паринкина, 1978).

1.2.3 Зависимость скорости деструкции от видового и химического состава растительных остатков

В настоящее время накоплен фактический материал, иллюстрирующий зависимость скорости превращения растительного опада от его химического состава, который является видоспецифичным (Паринкина, 1989; Гришкан, 1995; Heal, French, 1974; Van Cleve, 1974). Исследования по изучению разложения рас-

тительных остатков в европейской части лесотундры ведутся с работ Н. И. Андреяшкиной (1974), L. K. Dunican, T. Rosswall (1974), B. Berg, L. Kärenlampi, A. K. Veum (1975) и др.

В степных растительных сообществах юго-восточного Забайкалья отмечены различия в интенсивности разложения растительных остатков, обусловленные видовым и химическим составом растений (Буянтуева, 1999; Санданова, 2007). Годовые потери разнотравья (высокое содержание водорастворимых веществ, белка и зольных элементов) в рожконосносведовом сообществе составили 66.3 % от исходной массы. Более низкую скорость разложения (49.2 %) имели злаки (высокое содержание трудноразлагаемых целлюлозы и лигнина) в ковыльно-типчаково-пятилистниковом сообществе. Годовые потери сухой массы листьев кустарничков *Chamaedaphne calycalata* (L.) и *Ledum decumbens* (Ait.) составили 17 и 14 %, соответственно; ветошь осок *Carex clobularis* L. и *Carex limosa* L. разложилась на 15 и 20 %, соответственно; листья и корни морошки *Rubus chamaemorus* L. за год разложились более чем на 25 % от исходной массы (Паршина, 2007).

Исследование скорости разложения 12-ти видов растений в континентальной части северо-востока Азии показали, что по потере веса исследованный опад составляет следующий ряд: горошек > вейник > осина, ольха > осока > лиственница > брусника > кедровый стланик > кукушкин лен> багульник > лишайник > сфагнум *Vicia* L. > *Calamagrostis* Adans. > *Populus tremula* L., *Alnus* Mill. > *Carex* L. > *Larix* Mill. > *Vaccinium vitis-idaea* L. > *Pinus pumila* (Pall.) Regel > *Polytrichum commune* Hedw. > *Ledum* L. > *Lichenes* (Гришкан, 1995). Этот ряд организован от более мягких листьев бобовых, злаков, лиственных пород до «грубого» опада хвойных пород, вересковых кустарничков, мхов и лишайников, содержащих воск, смолы, дубильные вещества. Таким образом, ряд сформирован от легкогидролизуемых углеводов с узким соотношением C : N к трудноразлагаемым соединениям, имеющим широкое соотношение C : N и низкое содержание зольных элементов.

Ткани корней разных видов также сильно различаются по устойчивости к микробиологическому разложению. Например, корни люцерны (*Medicago* L.) богатые легкодоступными белками, разлагаются быстрее, чем корни пшеницы озимой *(Triticum* L.), содержащие в своем составе целлюлозу (80 %) и лигнин (66 %) (Головацкая, Никонова, 2013). К аналогичным выводам приходят В. М. Курачев и В. Б. Батурина (2005), которые отмечают высокие темпы разложения корней люцерны посевной (*Medicago sativa* L.), по сравнению с кострецом безостым (*Bromus inermis* Leyss.). Различие в скорости разложения двух видов авторы объясняют их химическим составом. Так, для корней люцерны характерно большое количество легкодоступных для микроорганизмов соединений (белки и углеводы), корни костреца безостого содержат ароматические вещества фенольной группы.

Большое значение в скорости разложения растительных тканей имеет количественное соотношение между углеродом и азотом, влияющее на интенсивность разложения опада. Быстро разлагаются те части растений, которые имеют узкое соотношение C : N (Лисецкий, 2012). Недостаток азота сильно тормозит минерализацию, которая начинается при соотношении C : N, равном 1 : 20, прекращается в диапазоне C : N от 16 до 24 (Enwezor, 1976). При соотношении C : N, равном 30 : 20, микроорганизмы беспрепятственно разлагают растительные остатки (Паршина, 2007). При содержании азота менее 1.5 % накопление минеральной формы азота не происходит, так как в ходе минерализации он связывается микроорганизмами.

Низкое содержание азота и минеральных веществ характерно для тканей хвойных деревьев, мхов и лишайников по сравнению с тканями лиственных пород и травянистых растений (Базилевич, Титлянова, Шибарева, 2002; Потребление азота и зольных элементов … , 2003; Запасы азота и зольных элементов … , 2004; Базилевич, Титлянова, 2008). В опаде ельника содержание азота составляет только 0.34 % (Смирнова, 1951), в сосновой подстилке – 0.62 %, в березовой – 1.6 % (Global-scale similarities … , 2007).

В условиях средней тайги показаны годовые изменения скорости разложения отдельных компонентов растительного опада, которые находятся в пределах от 2.6 до 60 %. По скорости разложения фракции опада располагаются в следующем ряду: листья черники > листья осины > листья березы > листья брусники > хвоя сосны > хвоя ели > шишки ели > кора ели (Кузнецов, 2009). Активная минерализация уже отмечается при содержании азота в разлагающихся частях, равном 1.7 % (Koenig, Cochran, 1994). Соотношение C : N закономерно снижается в процессе разложения растительных остатков (Коротков, Новицкий, 1969). Важным фактором, влияющим на скорость разложения, является содержание в опаде зольных элементов (Евдокимова, Кислых, Мозгова, 1984). Большую роль играет уровень содержания фосфора, минерализация которого становится возможной лишь при определенных соотношениях C : P. Наиболее благоприятные условия для процессов разложения наблюдаются при соотношении C : N : S : P, равном 100 : 8 : 1 : 1.2 (Walker, 1967).

Благоприятные условия для минерализации растительного опада создаются при высоком содержании легкоразлагающихся водорастворимых органических соединений. Наличие большого количества лигнина, наоборот, замедляет этот процесс (Евдокимова, Кислых, Мозгова, 1984 и др.). Изменение компонентов растительных остатков в процессе разрушения сопровождаются потерями водорастворимого органического вещества, низкомолекулярных органических кислот, углеводов, фенольных соединений, снижением липидного содержания, уменьшением содержания белков и лигнина. Это определяет увеличение периода распада компонентов растительного опада от 2–13 месяцев для водорастворимых органических соединений до 2.5–15 лет для лигнина (Узбек, 2006).

Большое влияние на скорость минерализации оказывает содержание оснований (Viro, 1956). Растительные остатки с богатым содержание катионов разлагаются быстрее, чем с низким. Содержание оснований в тканях разных растений может находиться в широких пределах: от 7 мг·экв. на 100 г сухого вещества, например, у лишайников и до 260 мг·экв. у ясеня (Mattson, Koutler-Anderson, 1941).

Таким образом, скорость минерализации растительных остатков зависит не только от видовой принадлежности растений и химического состава их тканей, но и от условий их произрастания, возраста и других возможных факторов. Так, например, листья деревьев, произрастающих с теневой стороны, более мягкие, сочные, поэтому разлагаются быстрее. Старые листья менее пригодны для использования беспозвоночными, поэтому их разложение протекает значительно медленнее (Евдокимова, Кислых, Мозгова, 1984).

Следует отметить, что на темпы деструкции растительного опада значительное влияние оказывают особенности климатических условий региона: низкие температуры, сухость почв в течение длительного периода, неравномерное выпадение осадков.

1.3 Роль почвенной микробиоты в процессе деструкции растительных остатков

Накопление и разложение растительных остатков составляет важное звено в жизненном цикле каждого биогеоценоза (Павлова, 1971). В круговороте веществ в экосистемах Земли огромную роль играют микроорганизмы, являющиеся связующими звеньями в биологических циклах. Именно микроорганизмы выполняют функцию редуцентов экосистем, минерализуют органические вещества, тем самым превращая их в доступные для продуцентов соединения. Процесс переработки растительных остатков происходит при тесной взаимосвязи разнообразных микроорганизмов и почвенных животных. Животные измельчают растительные остатки, увеличивая поверхность разлагаемого материала и доступность для дальнейшего использования микроорганизмами (Гиляров, Стриганова, 1978; Brookes, 1995). При отсутствии животных скорость разложения заметно снижается. Участие тех или иных микроорганизмов в разложении растительного материала определяется их физиологическими свойствами. Основную массу разлагающегося в почве органического вещества составляют полимеры, которые, попадая в почву, подвергаются ферментативному расщеплению под действием

обширной группы сапротрофных организмов (беспозвоночные животные и гетеротрофы) (Бызов, 1987; Eklund, Gyllenberg, 1974).

Долгое время считалось, что именно бактерии являются основными разрушителями растительных остатков. Но бактерии способны разлагать только сравнительно нестойкие соединения: белки, жиры и углеводы. Стойкие же полимерные соединения типа лигнина и целлюлозы разрушаются в основном грибами и актиномицетами. Имеются данные о способности несовершенных и базидиальных грибов разрушать стойкие целлюлозные соединения подстилки (Частухин, Николаевская, 1969). Наиболее активными агентами минерализации сложных целлюлозных соединений (например, лигноцеллюлоза), составляющих основную массу растительных остатков в природе, являются базидиомицеты, относящиеся к подстилочным сапротрофам (Звягинцев, 1987; Марфенина, 1987).

С точки зрения Т. В. Аристовской (1980), чем грубее подвергающийся переработке материал, тем большая роль в разложении принадлежит грибам. Главными разрушителями, например, сфагнума являются мицелиальные грибы, бактерии (в меньшей степени), базидиомицеты, которые разлагают наиболее стойкие соединения (Частухин, Николаевская, 1969). Грибы являются доминантными деструкторами в разложении опада хвойных лесов, разрушая при этом наиболее устойчивые соединения (Аристовская, 1980).

Расщепление содержащихся в растительных остатках целлюлозы, крахмала, пектина, воска осуществляется бактериями *Cellulomonas*, *Promicromonospora*, *Oerskowia*. В отличие от них бактерии рода *Rodococuss* участвуют в промежуточных стадиях деградации подстилки. Субстратами для них являются низкомолекулярные органические кислоты и ароматические соединения – продукты метаболизма первичных аэробов (Бактерии как компонент биоты … , 1987).

В каждой фазе деструкции растительного материала участвует конкретная микрофлора, что обусловлено изменением химического состава растительных остатков (Павлова, 1971; Аристовская, 1980; Количественные методы в почвенной зоологии, 1987). Вначале развиваются микроорганизмы, потребляющие водорастворимые соединения – неспороносные бактерии и «сахарные» грибы

(*Saccharomyces*), далее – спороносные бактерии, разрушающие клетчатку, затем – деструкторы лигнина и гумуса (Мишустин, 1975).

В процессе отмирания растительных остатков цветковых растений на лугах наблюдалась сукцессия видов грибов, принадлежащих к различным эколого-систематическим группам. Микроскопические грибы в среднем на 20 % разлагают надземные органы растений и на 10 % корни, в то время как базидиальные грибы осуществляют разложение соответствующих органов на 40 и 50 %. Большое количество базидиальных грибов содержится в почве лугов (Частухин, Николаевская, 1969; Павлова, 1971).

Участие бактерий сапротрофного комплекса в разложении по-разному сказывается на балансе биогенов в опаде (Рябинин, Ганин, Солодуха, 1987). Так, при деструкции ветоши возможно накопление в ней Na, P, K и N. К противоположному выводу приходят Г. Н. Копцик и Л. Г. Гришина (1987). По их данным, распад растительных остатков сопровождается потерями K, Mg, F и накоплением Fe и Mn, а также при уменьшении абсолютного содержания N и Ca наблюдается относительное накопление последних в растительных остатках. При разложении растительных остатков в лесотундре подвижность макроэлементов уменьшается в ряду: Na > K > Ca > Mg > N > P > C (Паршина, 2007).

В результате участия в деструкции ветоши всего зоомикробиологического комплекса на 1/3 уменьшается содержание углерода, вдвое возрастает содержание азота, на порядок снижается содержание липидов и воскосмол, количество лигнина уменьшается незначительно. В корнях вейника наблюдается иная картина: количество общего углерода убывает на 50 %, общего азота увеличивается вдвое, содержание лигнина уменьшается на 30 % (Тен Хак Мун, Казачек, 1987). Сужение соотношения C : N в корнях более выражено, что свидетельствует о глубокой минерализации корней по сравнению с ветошью.

Взаимоотношение между микроорганизмами и почвенными животными при разложении опада и доля тех и других в процессе деструкции зависит от химического состава растительных остатков (Гиляров, Стриганов, 1978). В растительном покрове с доминированием бобовых отмечается наиболее выраженная

активность аминокислотной мобилизации (Курачев, Батурина, 2005). В ризосфере бобовых отмечена наибольшая активность целлюлозоразрушающих бактерий. Существует прямая корреляция между азотфиксирующей активностью и разложением клетчатки (Экология и рекультивация … , 1992). Кроме того, многие авторы обращают внимание на экскреции животных, которые являются питательной средой для развития микрофлоры. Эти участки отмечены вспышкой развития микроорганизмов, которые образуют своеобразные очаги деструкционного процесса (Булахов, Пахомов, 1997; Тен Хак Мун, Казачек, 1987).

Показана сезонная динамика деструкционных процессов, которая может быть связана с динамикой численности микроорганизмов. Интенсивность процесса разложения целлюлозы колеблется в широких пределах не только в течение вегетационного сезона, но и в разные годы. Разложение клетчатки в почве наступает в летний и позднелетний периоды с появлением опада растений. В этот же период отмечена наиболее устойчивая численность целлюлозолитиков (Узбек, 2006). В весенний период в зоне ризосферы люцерны активно размножаются аэробные бактерии, хорошо приспособленные к низким температурам. Далее, начиная с июля, активизируются грибы, способные усваивать минеральный и органический азот. В августе появляется основная масса растительных тканей и образуется большое количество нитратов, активно развиваются и бактерии, и грибы. При этом к началу осени их количество заметно возрастает, это указывает на активное разрушение целлюлозы.

Показана зависимость скорости размножения микроорганизмов-деструкторов от гидротермического режима (Булахов, Пахомов, 1997; Булахов, Пахомов, Рева, 2005). Благоприятный для микробиоты режим влажности и аэрации является одним из факторов, способствующих разложению органического вещества (Звягинцев, 1987). При неблагоприятных условиях часть микроорганизмов, для которых нет оптимальных физических факторов среды, переходят в неактивное состояние, образуя пассивные группировки (так называемый микробный пул) (Семенова, Ильбулова, Суюндуков, 2011). В связи с переходом микроорганизмов в неактивное состояние снижается скорость деструкции

и происходит накопление неразложившегося органического вещества. При благоприятных условиях наблюдается выход микроорганизмов из неактивного состояния и происходит переработка имеющегося органического вещества. Последнее может происходить даже за непродолжительный благоприятный гидротермический период. Таким образом, микробный пул обусловливает поддержание гомеостатического состояния почвы. Существует равновесие между микробным пулом, запасом органического вещества и гидротермическими условиями.

Таким образом, процесс разложения растительных остатков на поверхности почвы – это сложный биологический процесс, протекающий при тесном взаимодействии почвенной мезо- и микрофауны. Наблюдение за скоростью убыли веса растительного материала позволяет в значительной степени выявить участие микроогранизмов в деструкционном процессе.

1.4 Почвенные микробоценозы техногенно нарушенных территорий

В настоящее время в отечественной и зарубежной литературе собрана обширная информация о влиянии аэрогенных выбросов на численность и продуктивность микроорганизмов в различных экотопах, биохимическую активность почв, чувствительность, устойчивость и адаптацию микробных сообществ к действию тяжелых металлов (Особенности почвенной биоты … , 1979; Обухов, Бабьева, Гринь, 1980; Булавко, 1982; Евдокимова, Кислых, Мозгова, 1984; Никитина, 1991; Gadd, Griffiths, 1978; Bewley, Campbell, 1980; Gadd, 1993). Широко используются методы микробной индикации загрязнения почв, основанные на сравнительной характеристике населяющих почву эколого-трофических групп микроорганизмов (Медведева, Германова, 1997; Каменщикова, 2000; Тарасова, 2001; Никитина, Голодяев, 2003; Журавель, Безвербная, Бузолева, 2004; Богородская, 2006; Микологическая индикация почв … , 2006; Мынбаева, 2012).

Попадающие в почву металлы приводят к ухудшению свойств почв, уменьшению их плодородия, задерживают круговорот азота и углерода, нарушают функционирование микробоценоза, вызывая снижение микробиологических и биохимических показателей биологической активности почв (Перцовская,

Тонких, Григорьева , 1975; Скворцова, Ли, Ворожейкина., 1980; Булавко, 1982; Williams, Volum, 1981).

Наиболее показательной мерой роста антропогенной нагрузки является пространственная и временная вариабельность изменений всех основных микробиологических параметров, которая зависит от внутренних (структура сообществ, численность, индивидуальные параметры) и внешних (биотические и абиотические) факторов (Андреюк, 1981; Гузев, Левин, 2001; Сорокина, Павлова, Киселев, 2008). Среди важнейших внешних факторов немаловажная роль принадлежит промышленному загрязнению. Вопросу неоднородности распределения как самих сообществ почвенных животных, так и загрязняющих веществ в микромасштабе посвящено большое количество работ (Почвенные беспозвоночные и промышленное загрязнение, 1982; Оценка влияния техногенных выбросов … , 1991; Воробейчик, 2007; Plant metallothioneins … , 1993; Colonisation by ground … , 2007). На основе данного показателя можно судить о степени загрязнения почв (Звягинцев, Голимберт, 1983; Влияние загрязнения тяжелыми металлами … , 1997; Колесников, Казеев, Вальков, 2000). И. П. Бабьева, С. В. Левин, И. С. Решетова (1980), изучая пространственную вариабельность численности микроорганизмов, пришли к выводу о высокой степени варьирования данного признака для всех исследуемых групп и для всех зон загрязнения. Последнее находит отражение в значениях коэффициентов вариации, которые вследствие пространственной неоднородности почв, например, для азотобактера могут изменяться от 36 до 229 %.

Под воздействием антропогенной нагрузки наблюдается изменение численности и соотношения основных эколого-трофических групп почвенных микроорганизмов, приводящее к смене направленности биогеохимических процессов в почве и разрушению органического вещества. Так, в почвах промышленных районов г. Пензы показано трехкратное по сравнению с контролем снижение численности аммонификаторов (промышленная зона: 2153 тыс./1 г абс. сухой почвы, контроль: 7524 тыс/1 г абс. сухой почвы) (Ефремова, Шарков, Лукъянец, 2011). При этом наиболее устойчивыми к воздействию загрязнения оказались

мицелиальные формы почвенных микроорганизмов (грибы, актиномицеты). Ингибирование их развития наблюдали только на почве территории, примыкающей к промышленным объектам, где бактериальная микрофлора была уже снижена на порядок.

Н. Д. Сорокин и Е. Н. Афанасова (2011) в окрестностях Красноярского алюминиевого завода (КрАЗа) изучали влияние промышленных эмиссий на активность почвенных микроорганизмов. Было показано, что загрязнение почв фтором приводит к подавлению развития различных таксономических групп микроорганизмов, снижая их численность по сравнению с контрольным участком. Наиболее чувствительна к загрязнению почв фтором бактериальная микрофлора и актиномицеты, более устойчивы – микроскопические грибы и спороносные формы бактерий. Кроме того, отмечен факт морфологических изменений у спороносных бактерий (увеличение размера клеток в 1.5-2 раза) (Евдокимова, 2007; Холопов, 2013).

Представители почвенной мезофауны избегают участков почвы, уровень загрязнения которых выше окружающего фона (Гонгальский, Филимонова, Зайцев, 2010; Loureiro, Soares, Nogueira, 2005; Colonisation by ground … , 2007; Amorim, 2013). Аналогичная реакция характерна и для микроорганизмов. В условиях очень высокого загрязнения почв тяжелыми металлами общая численность микроорганизмов и грибов, а также ее биологическая активность снижаются (Скворцова, Ли, Ворожейкина, 1980). Наблюдается резкое падение активности ряда микробиологических и биохимических процессов (Обухов, Бабьева, Гринь, 1980; Микробиологические и биохимические показатели загрязнения … , 1997).

В исследованиях, проводимых на почвах, подверженных загрязнению тяжелыми металлами в разных концентрациях (Pb: 1000 и 2000 мг/кг, Cu: 20 и 40 мг/кг, Cd: 25 и 50 мг/кг), показано превышение контрольного значения численности различных групп микроорганизмов (гетеротрофы, актиномицеты, микромицеты, целлюлозолитические бактерии, нитрификаторы и азотфиксаторы). В почве, где был внесен свинец, зафиксирована наибольшая численность популяции гетеротрофных и нитрифицирующих бактерий (6.2 и 22.1 КОЕ/г почвы, соответственно)

(Петрова, 2014). Активное размножение этих физиологических групп обусловлено их метаболическими взаимоотношениями: нитрификаторы потребляют аммоний, который образуют аммонифицирующие бактерии. В образцах почвы, содержащей кадмий, бактерии данных групп обнаружены не были, кроме того, колонии свободно живущих аэробных азотфиксаторов были единичные.

Изучение численности микроорганизмов в почвах на территории Северо-Осетинской АССР (ныне Республика Северная Осетия) на разном удалении от источника загрязнения (от 0.5 до 15 км) позволило выявить чувствительные индикаторы загрязнения почв тяжелыми металлами: актиномицеты, азотобактер, дрожжи рода Lipomyces (Бабьева, Левин, Решетова, 1980). Повышенные концентрации токсикантов в мерзлотном черноземе приводили к снижению численности олиготрофов на 88 %, гетеротрофов – на 92 %, бактерий, ассимилирующих минеральные формы азота, – на 100 % по сравнению с контролем (Щелчкова, Стручкова, 2008; Щелкова, 2011).

Проведен многолетний мониторинг изменений свойств почв и почвенной микробиоты в зонах медно-никелевого комбината «Североникель» и Кандалакшского алюминиевого завода (Кольский п-ов) (Евдокимова, 2007). В результате многолетних исследований установлено, что наиболее резистентными к воздушным выбросам медно-никелевого предприятия почвенные микроскопические грибы. При этом целые физиологические группы бактерий-нейтрофилов (азотфиксирующие бактерии рода Clostridium, нитрифицирующие, целлюлозолитические бактерии, цианобактерии) под воздействием выбросов либо выпадали из общей микробной массы, либо занимали несвойственное им доминирующее положение (Холопов, 2013). Воздушные выбросы алюминиевого завода в меньшей степени оказывали влияние на состояние почвенной микробиоты и растительного покрова. Изменения в численности, структуре и составе грибных сообществ в загрязненной зоне происходило в результате накопления фтора (≥ 500–600 мг/кг) и значительного снижения кислотности почвы. Так, наиболее устойчивые к загрязнению оказались актиномицеты рода *Streptomyces*, менее устойчивы – споровые бактерии. По мнению автора, наиболее чувствительны к га-

зовоздушным выбросам алюминиевого завода микроскопические грибы, по сравнению с бактериями.

Высокие дозы соединений свинца в почве приводили к снижению численности олиготрофных бактерий (Обухов, Бабьева, Гринь, 1980; Булавко, 1982; Благодатская, Пампура, Богомолова, 2003), анаэробных (*Clostridium*) и аэробных (*Azotobacter*) азотфиксаторов (Умаров, Азиева, 1980). При действии свинца у бактерий рода *Azotobacter* отмечено уменьшение размера колоний и задержка пигментации на 7–12 дней. При этом малые дозы свинца вызывали незначительную стимуляцию численности микроорганизмов этой группы. Авторы отмечают, что аэробные азотфиксирующие микроорганизмы из рода *Azotobacter* менее чувствительны к загрязнению почв свинцом, чем анаэробные азотфиксаторы из рода *Clostridium*.

Изучено отношение азотфиксирующих бактерий к источникам минерального и органического питания, к условиям воздушно-водного режима и нейтральной реакции среды. Так, А. Л. Степановым с соавт. (2005) была выявлена следующая закономерность: увлажненные участки почв с хорошим воздушно-водным режимом характеризуются высоким содержанием азотобактера (р-он Сетунь, г. Москва). Малым количеством бактерии данного рада характеризуются почвы переуплотненные и с низким уровнем влажности.

Отмечен также факт снижения численности, биомассы микроскопических грибов, видового разнообразия микробоценозов по мере возрастания загрязнения почвы аэрогенными выбросами промышленных предприятий. В исследованиях Г. А. Евдокимовой и И. В. Зенковой (2003) приводятся сведения о негативном воздействии выбросов Кандалакшского алюминиевого завода (Кольский п-ов) на численность микроскопических грибов. Количество грибных колониеобразующих единиц в органогенном горизонте в 2 км от завода было в 5 раз меньше, чем в 10 и 20 км, и в 9 раз меньше по сравнению с контрольным участком.

Микромицеты представляют обширную группу гетеротрофных бактерий. Гетеротрофное питание обусловливает их участие главным образом на начальных стадиях разложения разнообразных органических соединений. При этом

синтезируется органические вещества, определяющие плодородие почвы (Теппер, Шильникова, Переверзева , 2004). Кроме того, микроскопические грибы отличаются от других групп микроорганизмов высокой биохимической активностью. Это, по мнению Н. В. Фоминой, делает их более конкурентоспособными в слабо обеспеченных питательными веществами кислых почвах (Фомина, 2015). Так, активное развитие грибов (более 6 тыс. КОЕ/г сух. почвы) свидетельствует о высоких темпах целлюлозоразрушения. Установлено, что широкое распространение микромицетов связано с их большей устойчивостью к факторам внешней среды, в том числе и к агрогенному воздействию.

В условиях сильного загрязнения почв тяжелыми металлами количество бактерий, участвующих в разложении веществ растительного и животного происхождения (сапрофиты), составляло 14 % от численности микроорганизмов в зональной почве, среднего – 21 %, слабого – 75 % (Гришко, 1998). Снижение количества сапротрофной микрофлоры приводит к затуханию деструкционных процессов, протекающих в почве промышленных площадок. Скорость деструкции растительных остатков в зоне слабого загрязнения по сравнению с незагрязненной почвой снижалась на 17 %, среднего – на 32 %, сильного – на 36 % (Гришко, 1998). В почве промышленных районов г. Пензы численность целлюлозоразрушающих микроорганизмов была меньше (26 тыс/ 1 г абс. сухой почвы), чем на контроле (106 тыс/ 1 г абс. сухой почвы) (Ефремова, Шарков, Лукьянец, 2011). Однако возможна и высокая интенсивность процессов минерализации вследствие приспособления целлюлозолитического комплекса к воздействию поллютантов (Журавлева, Сахно, Феоктистова, 2011).

Наряду с этим в литературе встречаются результаты исследований, свидетельствующие о том, что в качестве реакции на повышенные концентрации тяжелых металлов в почве может выступать увеличение численности отдельных эколого-трофических групп при упрощении структуры микробного сообщества (Влияние тяжелых металлов … , 1990; Влияние аэротехногенного загрязнения … , 1992; Загуральская, 1992; Загуральская, Зябченко, 1994; 2003; Семенова, Ильбулова, Суюндуков, 2011). Сокращение видового разнообразия грибов в градиенте за-

грязнения почв тяжелыми металлами (ОХП «Газырское», Краснодарский край) показано в исследованиях В. Ф. Валькова с соавт. (1997). Авторы отмечают, что снижение данного показателя приводит к увеличению численности грибов на 1–2 порядка по сравнению с контролем. Это происходит за счет узкой группы микромицетов толерантных к действию тяжелых металлов.

В исследованиях Л. М. Загуральской и С. С. Зябченко (1994; 2003) установлено, что в районе действия Костомукшского горно-обогатительного комбината происходила перегруппировка и упрощение структуры микробного сообщества, наиболее выраженные в первые годы работы предприятия. В этот период потоки загрязнителей (Cr, Mn, Cu, Ni) проникали в основном в верхние подгоризонты почвы, стимулируя микробный метаболизм. В результате возрастала численность сапротрофитных неспорообразующих бактерий, олиготрофных бактерий и бактерий, использующих минеральные формы азота.

В районе действия Сибайского филиала Учалинского горно-обогатительного комбината по мере приближения к источнику загрязнения в структуре микробного сообщества увеличивалась численность олиготрофной микрофлоры, а количество аммонифицирующих бактерий уменьшалось (Семенова, Ильбулова, Суюндуков, 2011).

В почвах, загрязненных фтороводородом (стекольный завод, предприятия по выплавке алюминия и марганца, производство суперфосфата), возрастала общая численность микроорганизмов деструкционного блока: появлялись миксобактерии и актиномицеты, повышалась целлюлозолитическая активность почвы, что способствовало более быстрой и более глубокой минерализации растительных остатков на загрязненных территориях по сравнению с фоновой (Гришко, 1998; Медведева, Бахмет, Яковлев, 2006).

Таким образом, загрязнение почв тяжелыми металлами вызывает определенные изменения в составе эколого-трофических групп и численности микроорганизмов. В качестве общей реакции на загрязнение почв тяжелыми металлами чаще всего отмечается значительное сокращение численности и разнообразия комплекса почвенных микромицетов и бактерий. В микробном сообществе за-

грязненной почвы снижается численность групп наиболее чувствительных к поллютантам и увеличивается доля устойчивых. Микробное сообщество почвы способно очень быстро изменять свои количественные характеристики, однако внутренние связи, существующие в такой системе, могут приводить к согласованному изменению численности эколого-трофических групп (Кольцова, 2012). Для разных территорий и источников загрязнения в качестве индикаторных указываются разные физиологические и эколого-трофические группы микроорганизмов. Очевидно, что загрязненность почв тяжелыми металлами не является единственным фактором, оказывающим влияние на численность почвенных микроорганизмов (Русанова, Анилова, 2009).

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА УЧАСТКОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Физико-географическая характеристика Свердловской области

Исследование продукционных процессов и структурно-функционального состояния почвенной микробиоты проведено на территории Притагильской зоны Среднего Урала (Свердловская обл., г. Нижний Тагил).

Свердловская область (56 и 62º с. ш., 57 и 66º в. д.) расположена на восточном склоне Среднего, частично Северного Урала и на примыкающей к нему Западно-Сибирской равнине. Общая площадь – 192.8 тыс. км².

Территория Свердловской области относится к бассейнам 7 основных рек: Тавда, Тура, Пышма, Исеть, Чусовая, Уфа, Сылва. Гидрографическая сеть включает 18 414 рек общей протяженностью более 68.0 тыс. километров. Кроме того, область богата озерами, которые сосредоточены в основном на восточных склонах Урала и в долинах рек Туры, Тавды и их притоков. Заболоченность на севере области составляет 20–30 %, на востоке – 40 %, на юге возрастает до 90 %.

На территории Свердловской области представлены все категории земель. В подзоне южной тайги преобладают дерново-подзолистые почвы со вторым гумусовым горизонтом и дерново-карбонатные почвы, наряду с которыми представлены подзолистые, дерново-болотные, болотные и серые лесные почвы (Урал и Приуралье, 1968; Прокаев, 1976; Агроклиматические ресурсы Свердловской области … , 1978; Капустин, Корнев, 1997).

В структуре земельного фонда преобладают земли лесного фонда (70.3 % всей территории) и сельскохозяйственного назначения (21.1 %). Общая площадь лесов на территории Свердловской области составляет 16 млн га. Из общей площади лесов 13.3 млн га (83.4 %) покрыто лесом, в том числе 7.6 млн га – хвойными насаждениями. Лесистость Свердловской области составляет 68.7 %.

Из общей площади земель лесного фонда 12 737.763 тыс. га покрыты растительностью. В Свердловской области произрастает около 1650 зарегистриро-

ванных видов сосудистых растений (Официальный сайт Правительства Свердловской области).

Климат области континентальный. Зима продолжительная, многоснежная, морозная. Лето умеренно теплое, короткое. Средняя температура января -19 °С, средняя температура июля +16 °С и более (Прокаев, 1976; Климат Нижнего Тагила, 1984). Среднее количество осадков за вегетационный период – 200–300 мм.

В зимнее время отмечаются ветры юго-западные и западные (30−50 % случаев), в летние месяцы преобладают северные, северо-западные и западные (15−25 %) (Климат Нижнего Тагила, 1984).

Основное накопление снега происходит в ноябре − декабре. Средняя из высот снежного покрова на равнинной части территории – 50–40 см, в юго-восточной части области – менее 40 см. Снеготаяние происходит в начале апреля. Наибольшие запасы воды в снежном покрове составляют 100−150 мм (Капустин, Корнев, 1997).

2.2 Физико-географическая характеристика Притагильской зоны

Территория Нижнего Тагила (57°55'00" с. ш. и 59°58'00" в. д.) относится к центрально-восточной зоне Свердловской области, поэтому для нее характерны все особенности, описанные выше для Среднего Урала.

Это зона пояса континентального климата умеренных широт. На климат города оказывают влияние Уральские горы. Однако есть и особенности, характерные только для данной территории. Так, в течение всего года преобладают ветры юго-западного направления. Среднемесячная температура летних месяцев варьирует от +15.0 до +17.4 °С, среднее количество осадков по осадкомеру (без поправок) – 72–76 мм. Температура воздуха зимой опускается до -40 °С, а летом достигает в отдельные годы +38 °С. Нижний Тагил относится к зоне достаточного увлажнения. За год в пределах города выпадает 470−500 мм осадков, максимум приходится на июль. В теплый период, с мая по август, количество осадков составляет, соответственно, 44, 64, 79, 70 мм по осадкомеру (среднее многолетнее количество осадков) (Климат Нижнего Тагила, 1984).

Особенности погодных условий исследуемого периода (2006, 2009–2012 гг.) представлены в таблицах, составленных по материалам официального сайта «Погода и климат» (http://www.pogodaiklimat.ru/; http://rp5.ru) (Таблицы 2.1–2.3).

Нижний Тагил расположен в бассейне среднего течения реки Тагил – небольшого правого притока реки Туры (Обско-Иртышский бассейн).

Наиболее распространены почвы южной тайги: дерново-подзолистые и серые лесные, обедненные органическими и минеральными веществами (Раковская, Скупкин, 2001; Скупкин, 2011).

В соответствии с ботанико-географическим делением Свердловской области г. Нижний Тагил и его окрестности относятся к Нижнетагильскому предгорному округу. Коренная растительность представлена лиственнично-сосновыми лесами среднетаежного типа и сосновыми лесами с лиственницей, часто с липой, травяными, южно-таежного типа (Определитель сосудистых растений … , 1994).

2.3 Экологическая характеристика Притагильской зоны

Нижний Тагил – крупный индустриальный центр Свердловской области, на территории которого расположено около 50 промышленных предприятий. В областном объеме (Свердловская область) вредных выбросов в атмосферу вклад промышленных предприятий г. Нижний Тагил составляет 15.7 %. Доля ведущего загрязнителя ОАО «Евраз НТМК», действующего с 1938 г., – 9 %.

Валовый объем выбросов НТМК в 80-е годы XX в. составлял 880 тыс. т, в настоящее время он снижен в восемь раз (2010–2014 гг. – 106–114 тыс. т /год.). В атмосферу города от него поступает: 62.25 % диоксида азота, 22.11 % сернистого ангидрида, 52.91 % оксида углерода, 100 % бенз(а)пирена, 90.13 % фенола, 8 % сероводорода (О состоянии и об охране окружающей среды … , 2014).

Таблица 2.1 – Среднемесячная и среднегодовая температура воздуха (°С)

Год	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Средняя за год
2006	-21.03	-13.73	-3.56	1.10	9.62	17.52	15.68	13.62	10.40	1.05	-9.16	-6.70	1.2
2009	-13.67	-11.95	-3.43	-0.05	9.71	16.31	15.15	14.15	10.69	3.59	-3.30	-15.87	1.8
2010	-21.69	-17.,67	-5.84	4.77	11.98	15.61	18.23	16.64	9.31	2.73	-4.55	-17.00	1.0
2011	-15.41	-17.77	-6.56	3.86	10.33	14.87	17.39	13.08	10.69	4.44	-8.28	-8.33	1.5
2012	-14.18	-14.97	-6.36	7.01	11.34	17.42	18.63	15.00	9.46	4.38	-4.15	-17.21	2.2

Таблица 2.2 – Сумма осадков по месяцам и за год по Притагильской зоны Среднего Урала, мм

Год	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Сумма за год
2006	12.40	29.00	33.80	60.80	70.90	19.80	61.60	74.60	46.20	20.20	45.80	129.30	604.4
2009	28.40	14.90	27.20	63.40	16.50	36.30	71.90	127.60	17.00	33.50	24.70	38.70	500.1
2010	28.90	13.30	15.60	19.50	60.80	119.50	80.30	73.50	33.90	14.60	43.20	44.50	547.6
2011	8.80	25.10	16.70	15.80	64.90	131.30	101.30	15.30	996.70	33.90	20.70	8.10	1438.6
2012	3.40	4.80	37.10	78.70	51.10	153.60	50.60	84.80	0.00	30.40	62.80	26.30	583.6

Таблица 2.3 – Агрометеорологические показатели вегетационного периода Притагильской зоны

Год	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Вегетационный период
2006	53.1 / 207.5 2.56	18.0 / 516.2 0.36	34.3 / 454.4 0.75	63.6 / 384.9 1.65	13.2 / 260.9 0.51	183.0 / 1823.8 1.16
2009	3.0 / 259.5 0.12	34.0 / 463.2 0.73	64.4 / 455.7 1.41	97.6 / 396.8 2.46	10.5 / 204.7 0.51	209.5 / 1779.9 1.05
2010	15.0 / 270.2 0.56	92.5 / 459.2 2.01	80.3 / 565.1 1.42	44.8 / 476.8 0.94	7.0 / 174.1 0.40	239.6 / 1945.4 1.07
2011	51.6 / 221.5 2.33	126.7 / 422.5 3.0	101.3 / 539.0 1.88	4.2 / 325.0 0.13	26.3 / 201.1 1.31	310.1 / 1709.1 1.73
2012	44.6 / 290.06 1.54	153.6 / 522.62 2.94	50.60 / 577.62 0.88	81.80 / 447.54 1.83	0 / 143.80 0	330.60 / 1981.65 1.67

Примечание: числитель – сумма осадков за 10 °С период/сумма активных температур выше 10 °С; знаменатель – гидротермический коэффициент.

Кроме НТМК, ведущими промышленными предприятиями города являются ОАО «Научно-производственная корпорация «Уралвагонзавод» имени Ф. Э. Дзержинского», ОАО «Уралхимпласт», Коксохимическое производство НТМК, Нижнетагильский институт испытания металлов, ОАО «Уральское конструкторское бюро транспортного машиностроения», Высокогорский экспериментально-инструментальный завод, Нижнетагильский котельно-радиаторный завод, Нижнетагильский медико-инструментальный завод, Высокогорский механический завод и др.

В черте города находятся шесть карьеров: Высокогорский, Меднорудянский, Лебяжинский, Гальянский, Рудник им. III Интернационала и Естюнинский (Раковская, Скупкин, 2001). Такая концентрация горнодобывающих, металлургических, химических и машиностроительных предприятий в городе привела к тому, что Нижний Тагил входит в число городов России с наибольшим уровнем загрязнения атмосферного воздуха, индекс загрязнения атмосферы которых выше 14 ПДК (О состоянии и об охране окружающей среды … , 2011).

Оценка уровней загрязнения атмосферного воздуха в городе проводится автоматической станцией контроля за загрязнением атмосферного воздуха. Эксплуатацию и обслуживание станций осуществляет ГКУСО «Центр экологического мониторинга и контроля» (лицензия: Р/2012/2120/100/Л от 26.07.2012 г.).

Загрязнение воздушного бассейна в г. Нижний Тагил оценивается как очень высокое (Таблица 2.4).

В течение последних 5 лет основной вклад в комплексный ИЗА вносили среднегодовые концентрации бенз(а)пирена, формальдегида, аммиака; в отдельные годы – среднегодовые концентрации диоксида азота, оксида углерода и этилбензола, фенола, взвешенных веществ, содержащих Zn, Cu, Pb, Cd, Co, Ni, Cr, Fe, Mn и др.

Вклад пяти приоритетных загрязнителей атмосферного воздуха г. Нижний Тагил в значение комплексного ИЗА представлен в таблице (Таблице 2.5).

Таблица 2.4 – Показатели качества атмосферного воздуха г. Нижний Тагил

Период наблюдения	ИЗА	СИ	НП	Степень загрязнения
2006	15.0 (БП, Ф, аммиак, фенол, ЭБ)	16.5 (ЭБ)	13 (фенол) 38 (БП)*	очень высокая
2010	16.4 (БП, Ф, аммиак, взвешенные вещества, оксид углерода)	12.7 (БП)	9 (Ф) 50 (БП)*	очень высокая
2011	13.9 (БП, Ф, аммиак, взвешенные вещества, оксид углерода)	9.9 (БП)	11 (СВ) 50 (БП)*	очень высокая
2012	15.8 (БП, Ф, аммиак, ЭБ, диоксид азота)	12.9 (БП)	7 (Ф) 46 (БП)*	очень высокая

Примечание: Ф – формальдегид, ВВ – взвешенные вещества, БП – бенз(а)пирен, ЭБ – этилбензол, СВ – сероводород; (БП)* – повторяемость превышений ПДК среднемесячных концентраций бенз(а)пирена в среднем по городу. СИ (безразмерный) – наибольшая измеренная за рассматриваемый период времени концентрация примеси, деленная на ПДК; НП (%) – наибольшая повторяемость превышения ПДК из данных измерений на посту за одной примесью; ИЗА (безразмерный) – сумма единичных индексов загрязнения пяти приоритетных загрязнителей, приведенных к вредности диоксида серы.

Таблица 2.5 – Уровень приоритетных загрязнителей атмосферного воздуха г. Нижний Тагил

Период наблюдения	Загрязнители воздуха, %				
	Формальдегид	Бенз(а)пирен	Аммиак	Взвешенное вещество	Оксид углерода
2009	54	4	10	–	–
2010	67	18	6	5	5
2011	60	22	7	6	5
2012	62	20	5	–	–

Примечание: «–» – нет данных.

За период 2006–2010 гг. отмечается тенденция снижения загрязнения атмосферного воздуха аммиаком. По сравнению с 2009 г. в 2010 г. увеличилось содержание в атмосферном воздухе диоксида и оксида азота, взвешенных частиц PM_{10}, оксида углерода; снизилось содержание диоксида серы, аммиака.

В районе размещения станции в 2012 г. число случаев превышений среднесуточной предельно допустимой концентрации диоксида азота составило 13.6 %, оксида азота – 12.2 %. Максимальная среднесуточная концентрация диоксида азота превысила нормативы в 1.7 раза, оксида азота – в 3.3 раза. Отмечены также превышения нормативов содержания в атмосферном воздухе диоксида серы, оксида углерода, пыли мелкодисперсной.

В 2012 г. по сравнению с 2011 г. отмечено снижение среднегодовой концентрации диоксида азота в атмосферном воздухе, среднегодовое содержание оксида азота и аммиака увеличилось. Среднегодовые концентрации диоксида серы, оксида углерода и мелкодисперсной пыли остались на уровне 2011 г. (О состоянии окружающей природной среды … , 2012;О состоянии и об охране окружающей среды … , 2011).

По результатам мониторинга за II полугодие 2013 г. в г. Н. Тагил отмечен очень высокий уровень загрязнения атмосферы диоксидом азота. В районе размещения станции максимальная среднесуточная концентрация диоксида азота превысила ПДК в 1.2–2.7 раза; превышения $ПДК_{сс}$ наблюдались в 65 % случаев, что соответствует очень высокому уровню загрязнения атмосферного воздуха. Средняя за март концентрация превысила норматив в 1.2 раза. Отмечалось также повышенное содержание в атмосферном воздухе диоксида серы и мелкодисперсной пыли.

Максимальная среднесуточная концентрация диоксида азота была зафиксирована в 2012 г. и превысила предельно допустимую концентрацию в 2.4 раза, превышения среднесуточной ПДК наблюдались в 73 % случаев, что также соответствует очень высокому уровню загрязнения атмосферного воздуха. Средняя за апрель концентрация диоксида азота превысила норматив в 1.3 раза. Кроме того, было отмечено повышенное содержание в атмосферном воздухе диоксида серы – 1.5 $ПДК_{мр}$, 2.0 $ПДК_{СС}$ (О состоянии окружающей природной среды … , 2012).

Степень улавливания загрязняющих веществ по городу составляет 63.5 %; на предприятиях промышленно-строительных материалов – 82.6 %, черной металлургии – 63.7 %, лесной и деревообрабатывающей промышленности – 42.2 %, машиностроения и металлообработки – 54.6 %, химии и нефтехимии – 9.3 %. Самая низкая степень улавливания на предприятиях транспорта (4.2 %) и коммунального хозяйства (1.3 %).

По результатам анализа кислоторастворимых форм металлов в 2011 г. было выявлено, что почвы г. Нижний Тагил загрязнены цинком, медью, хромом, свинцом. Почвы суглинистые и имеют нейтральную среду (О состоянии окру-

жающей природной среды … , 2010; О состоянии и об охране окружающей среды … , 2011).

Максимальные содержания металлов в почвах в 2011 г. превышали фоновые значения по Свердловской области: цинка – в 78 раз, свинца – в 12 раз, меди – в 11 раз, марганца – в 8 раза, хрома – в 7 раза, никеля – в 6 раза, кобальта – в 3 раза, кадмия – в 3 раза. В градиенте химического загрязнения максимальные превышения фоновых значений отмечены по Cd – в 78 раз, Cu – в 10 раз, Zn – в 29 раз

В 2011 г. значительную долю в суммарный индекс загрязнения вносил цинк (30 %). За период наблюдения (2001–2011 гг.) уровень загрязнения почв г. Н. Тагил остается на уровне допустимой категории загрязнения (О состоянии и об охране окружающей среды … , 2011).

С 2011 г. в г. Нижний Тагил ведется наблюдение за кислотностью осадков (pH осадков), имеющих щелочную среду (pH от 6.8 до 7.4) (О состоянии окружающей природной среды…, 2012, 2013; О состоянии и об охране окружающей среды … , 2011).

2.4 Характеристика пробных площадей

Для проведения исследований были выбраны травянистые сообщества вторичного происхождения, возникшие на залежах и техногенных субстратах (отвалы промышленных предприятий).

2.4.1 Географическое положение исследуемых участков

Участок 1 (57°57'50"с.ш. 60°15'11"в.д.) расположен в 25 км к востоку от источника выбросов, в окрестностях села Покровское.

Участок 2 (57°52'18"с.ш. 59°59'39"в.д.) расположен в 5 км к юго-западу от НТМК, в районе Корабельного мыса.

Участок 3 (57°58'13"с.ш. 59°58'35"в.д.) расположен в 6 км в северном направлении от источника выбросов в районе промышленного отвала меднорудных шахт Рудника им. III Интернационала – 50–60 гг. XX в.

Участок 4 (57°54'14"с.ш. 59°54'41"в.д.) – западное направление, 7 км от источника выбросов, район отвалов Главного карьера Высокогорского железного рудника и завода им. Куйбышева.

Участок 5 (57°58′ 12″ с.ш. 59° 57′ 21″в.д.) – северо-восточное направление, 6 км от источника выбросов, район Кизел-Алапаевских шлаковых отвалов НТМК (территория цеха по переработке техногенных образований).

2.4.2 Характеристика техногенной нагрузки на исследуемых участках

В качестве меры техногенного загрязнения территорий использован индекс суммарной токсической нагрузки (Z), вычисляемый как отношение содержания токсикантов в почве исследуемых участков к региональному фону (Воробейчик и др., 1994; Безель и др., 1998). Индекс вычисляли по формуле (1):

$$Z = \frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}\frac{C_i}{C_{фон}} \qquad (1)$$

где n – количество включенных в анализ химических элементов;

C_i – количество каждого металла в почве на каждом участке;

$C_{фон}$ – количество соответствующего металла на фоновом участке (участок с минимальным содержанием металла в почве).

В почве исследуемых участков было определено содержание подвижных форм тяжелых металлов: Zn^{+2}, Cu^{+2}, Pb^{+2}, Cd^{+2}, Co^{+2}, Ni^{+2}, Cr^{+3}, Fe^{+3}, Mn^{+2}. В таблице приведены средние значения концентрации металлов в почве на участках наблюдения и значения Z (Таблица 2.6).

Таблица 2.6 – Содержание подвижных форм тяжелых металлов в образцах исследованной почвы (2012 г.)

Зона нагрузки	Площадка / Z, отн. ед.	Статистические параметры	Содержание микроэлементов, мкг/г								
			Zn	*Cu*	*Cd*	*Pb*	*Co*	*Ni*	*Mn*	*Cr*	*Fe*
Фоновая	уч. № 1 Фон/1.0	*1*	15.29 ± 0.95	9.56 ± 0.58	0.06 ± 0.02	8.31 ± 0.33	17.08± 0.76	–	–	87.26 ± 3.41	5442.24 ± 333.93
		2	12.27–18.12	6.81–10.77	0.02–0.12	6.97–9.13	1.41–21.63	–	–	31.11–118.56	3929.09–6103.34
Буферная	уч. № 2 Буфер-1 / 3.3	*1*	22.83 ± 1.03	16.66 ± 0.12	0.22 ± 0.07	10.63 ± 0.33	21.13 ± 2.86	60.30 ± 6.47	501.93 ± 45.55	76.92 ± 3.18	5547.85 ± 274.74
		2	9.04–23.10	16.44–16.86	0.19–0.29	10.49–11.63	6.11–35.87	33.08–103.04	276.53–753.11	44.62–113.81	5102.36–5596.76
	уч. № 3 Буфер-2 / 6.19	*1*	152.46 ±16.00	72.83 ± 9.72	0.30 ± 0.08	23.38 ± 1.76	5.24 ± 1.25	37.97 ± 5.50	564.22 ± 38.74	53.06 ± 5.46	6786.09 ± 332.45
		2	141.38–201.03	61.96–130.49	0.12–0.77	20.47–44.04	1.53–11.88	15.51–64.57	429.34–769.30	15.91–105.55	4429.60–6786.09
Импактная	уч. № 4 Импакт-1 / 22.78	*1*	196.69 ± 1.96	232.69± 14.32	1.07 ± 0.01	5.66 ± 0.56	25.03±3.23	61.17±8.72	1395.61±149.69	71.13 ± 4.01	13721.00 ± 670.63
		2	91.94–298.56	132.94–288.22	0.16–1.47	3.25–7.41	4.08–37.66	4.51–98.34	415.44–2033.39	42.72–104.26	12741.10–15004.10
	уч. № 5 Импакт-2 / 30.0	*1*	329.01 ± 14.37	85.36 ± 1.63	1.96 ± 0.08	14.39 ± 3.42	18.17±5.12	70.89 ± 16.48	327.29 ± 24.71	75.87 ± 4.10	14184.76 ± 1219.64
		2	114.53–342.68	36.24–88.84	0.24–2.56	7.61–31.19	13.91–54.10	11.89–188.84	191.70–433.54	31.60–112.22	6362.79–16184.76

Примечание: статистические параметры: *1 – M ± m*; *2 – min–max* содержание микроэлементов в почве, мкг / г; «–» – данные отсутствуют; измерения выполнены в лаборатории экотоксикологии популяций и сообществ ФГБУН Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург).

На основе концентраций тяжелых металлов в почвах и индекса суммарной токсической нагрузки были выделены зоны техногенного загрязнения – фоновая, буферная, импактная. Названия зон даны в соответствии с номенклатурой ЮНЕП (Global environmental monitoring system, 1973).

Из Таблицы 2.6 видно, что среднее содержание тяжелых металлов в почве регионального фона и техногенно нарушенных территорий различалось в десятки раз. Максимальное содержание подвижных форм тяжелых металлов в почве (70–90 % от валового содержания) на исследуемых территориях достигает для меди 288, свинца – 23, кадмия – 2, цинка – 343, железа – 16 185 мкг/г почвы. Максимальное превышение фоновых значений отмечено для Cd – 78 раз, Zn – 29 раз, Cu – 10 раз. По сравнению с наиболее «чистыми» районами Среднего Урала региональные фоновые концентрации в северо-западном направлении Притагильской зоны на удалении 25 км от НТМК превышены более чем в 2 раза.

2.4.3 Характеристика ландшафтов и агрохимического состава почв

Фоновый участок (Ф) был расположен в наименее антропогенно нарушенном агроландшафте; импактные участки (Импакт-1 (И-1) и Импакт-2 (И-2) – на отвалах предприятий железорудной горнодобывающей промышленности и черной металлургии, являющихся градообразующими для г. Нижний Тагил. В буферной зоне один из участков заложен в агроландшафте (Буфер-1 (Б-1)), второй (Буфер-1 (Б-2)) – на отвале магнезитовых пород, относящихся к агломерации горнодобывающих предприятий г. Нижний Тагила. Характеристика ландшафтов и почв исследуемых участков выполнена совместно с сотрудниками лаборатории экотоксикологии популяций и сообществ ИЭРиЖ УрО РАН под руководством кандидата биологических наук С. Ю. Кайгородовой. Результаты представлены в таблицах (Таблицы 2.7–2.9) (Характеристика антропогенно деградированных почв … , 2013; Особенности почв … , 2015).

Таблица 2.7 – Характеристика ландшафтов исследованных участков

Площадка	Участок	Элемент рельефа	Географический ландшафт	Геохимический ландшафт
Ф	агроландшафт, залежь менее 20 лет	очень пологий склон невысокого увала	агрогенный	транс-элювиальный
Б-1	залежь около 20 лет	нижняя часть пологого придолинного склона увала, возможно, речная терраса	естественный, агрогенно преобразованный	транс-аккумулятивный
Б-2	верхняя терраса старого отвала. Рядом карьер старше 25–35 лет, старая шахта	техногенно преобразованный, выровненная верхняя терраса отвала	техногенный	элювиальный
И-1	терраса отвала ВГОК в средней части склона, сформирована в конце 70-х гг. XX в.	техногенно преобразованный, средняя часть крутого склона отвала, терраса	техногенный	транс-элювиальный
И-2	Верхняя терраса шлакового отвала (НТМК), технически рекультивирована, сформирована в начале 70-х гг. XX в.	техногенно преобразованный, верхняя терраса отвала	техногенный	элювиальный

Исследуемые биотопы длительное время находились в условиях хронического загрязнения воздушного и почвенного бассейнов. В процессе длительного техногенного воздействия возможно изменение основных свойств почвы. В связи с этим проведено комплексное исследование выше обозначенных территорий. Морфология почв данных территорий описана согласно традиционным методам (Практикум по почвоведению, 1980). Агрохимический состав почв определен в соответствии с аттестованными методами анализа в аккредитованной лаборатории ИЭРиЖ УрО РАН (Аттестат аккредитации № РОСС RU. 0001.515630).

Диагностика антропогенно нарушенных естественных почв выполнена на основе изучения их морфологического строения в соответствии с Классификацией почв России (Классификация и диагностика … , 2004; Полевой определитель … , 2008; Руководство по описанию почв, 2012). Диагностика молодых

почв отвалов выполнена с учетом исследований почв и грунтов отвалов горнодобывающей промышленности Урала (Терехова, 1976; Ужегова, Махонина, 1981; Махонина, 1987, 2003; Исследование начальных процессов гумусонакопления … , 2007) (Таблица 2.8).

Таблица 2.8 – Характеристика почв исследованных участков

Площадка	Тип почвы	Подтип	Род / вид
Ф	агродерново-подзолистая	языковатая	проградированная дерновым процессом, тяжелосуглинистая-глинистая, каменистая, на делювии известковистых глин
Б-1	агродерново-подзолистая	глееватая	проградированная дерновым процессом; пылевато-суглинистая, дресвянистая, на делювии талькового сланца
Б-2	молодая почва, формирующаяся на отвале магнезиальных пород и талькового сланца (литострат)	задернованный	пылеватый суглинок на тальковом сланце с техногенными включениями
И-1	молодая почва, формирующаяся на отвале рудника ВЖР ВГОК (артииндустрат)	задернованный	суглинисто-глинистый, каменистый с включениями железорудного агломерата, концентрата, шлака, известняка, талька и т. п.
И-2	молодая почва, формирующаяся на насыпном рекультивированном субстрате, подстилаемом грунтом отвала шлаков и т. п. (артииндустрат-реплантозем)	задернованный	тяжелый суглинок, каменистый, с включениями шлака, руды, щебня кварца и талька

В почвенных образцах были определены кислотность водной и солевой вытяжки pHвод, pHсол, гидролитическая кислотность, обменные кальций и магний, степень насыщенности основаниями, подвижные калий и фосфор, легкогидролизуемый азот, общий углерод, нитраты (Теория и практика химического анализа почв, 2006). Основные физико-химические характеристики почвы представлены в таблице (Таблица 2.9).

Таблица 2.9 – Агрохимические свойства почв и грунтов исследованных участков Притагильской зоны (Особенности почв…, 2015)

Площадка	Горизонт	Глубина, см	Плотность г/ см^3*	Гумус, %*	pH вод	pH сол	H гидр.	Ca+Mg	Ca	Mg	V, %	N легк.	P_2O_5	K_2O	Собщ, %	NO_3, мг/кг
							мг-экв/100г					мг/100г				
Ф	P	0-19	1.22	3.63	6.32	6.19	3.15	17.33	16.00	1.33	84.62	5.61	3.67	22.39	4.48	1.07
Б-1	P	4-25	0.85	3.90	6.48	6.09	2.80	21.67	16.67	5.00	88.56	4.50	1.66	11.96	2.30	0.90
Б-2	Cur	6-15	0.79	3.69	5.89	4.67	2.80	6.67	5.33	1.33	70.42	2.86	11.28	11.31	0.52	0.00
И-1	C1 tech	5-20	0.85	4.12	7.76	6.96	0.88	29.33	24.00	5.33	97.10	1.25	158.05	27.11	0.30	0.41
И-2	C2 tech	6-27	0.93	4.02	8.57	7.68	0.09	35.00	21.00	14.00	99.75	4.47	10.77	26.47	1.59	0.68

Примечание: показатели, обозначенные *, определены в экологической лаборатории филиала Российского профессионально-педагогического университета в г. Нижний Тагил, остальные показатели определены в лаборатории экотоксикологии популяций и сообществ Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург).

Участок фоновой зоны (Фон (Ф)) представлен залежными землями, выведенными из-под пашни 17–20 лет назад. В течение этого времени в агрогенных почвах развивался дерновый процесс. В морфологическом облике почв сохранились четкие признаки пахотного горизонта P, имеются остаточные признаки подплужной подошвы, под которой располагаются подзолистый элювиальный EL или субэлювиальный BEL горизонты. На данном участке присутствуют слабые признаки сезонного переувлажнения, почва глееватая. На фоновом участке почва имеет слабокислую и близкую к нейтральной среду ($pH_{вод}$ – 6.3–6.6), обладает низкой обменной и гидролитической кислотностью, степень насыщенности основаниями составляет 76–95 %. В элювиальных (подзолистых) EL и субэлювиальных BEL горизонтах содержание обменных оснований снижено. Обеспеченность элементами питания растений (легкогидролизуемым азотом и подвижными фосфатами) почв данной территории низкое и очень низкое, что связано с тем, что исходно бедные подзолистые почвы были выработаны пашней. Более полно данные почвы обеспечены подвижными формами калия (22.39 мг/100 г). Кроме того, отмечен наиболее благоприятный питательный режим почв. Содержание общего углерода в почвах низкое, оно повышается только в верхних задернованных горизонтах, там, где имеются мелкие корни растений. Гумусированность минеральной части профиля низкая. Нитратов в почве почти нет (Таблица 2.9).

Буферные участки представлены очень контрастными почвами и ландшафтами (Таблица 2.9). Участок Буфер-1 (Б-1) представлен 20-летней залежью после использования под личные огороды. Естественный ландшафт слабо преобразован сельскохозяйственным воздействием. В настоящее время угодье используется как сенокос, поэтому в почве под ветошью трав сформирована связная дернина, затем хорошо выражен пахотный горизонт, под пахотным горизонтом наблюдаются признаки подзолистого процесса и оглеения. Почва диагностирована как агро-подзолистая, глееватая, проградированная дерновым процессом на делювии талькового сланца. Почва слабокислая ($pH_{вод}$ – 6.48), в нижней части профиля проявляется обменная и гидролитическая кислотность. Обменный ком-

плекс почвы насыщен обменными основаниями до 70–90 %. В обменном комплексе преобладает кальций, но содержание магния высокое.

Участок Буфер-2 (Б-2) заложен на верхней террасе отвала Рудника им. III Интернационала, в элювиальной позиции техногенного ландшафта. Отвал представлен мелкоземом, дресвой и щебнем талькового сланца и техногенных включений. Почва молодая, формируется благодаря развитию дернового процесса на тальковом щебне и мелкоземе. Морфологически выражены горизонты *O* (ветошь луговых трав и начальный этап формирования лесной подстилки на опушке леса) и AY (задернованный гумусовый горизонт); ниже находится пестрая, охристая, плотная, бесструктурная, сухая мелкоземисто-дресвянистая суглинистая масса с щебнем талька, включениями кирпича, слабо переработанная процессами почвообразования. В систематическом плане данный субстрат представляет собой переходный этап от техногенных поверхностных образований (литостратов и артииндустратов) к молодым почвам, формирующимся по буроземному типу (Таблица 2.9). Почва слабокислая, насыщена основаниями на 70–95 %, в обменном комплексе преобладает кальций, но концентрации магния также высокие. Почва характеризуется высокой обеспеченностью элементами питания растений, особенно фосфором и калием (11.28 и 11.31 мг/100 г почв, соответственно). Содержание легкогидролизуемого азота очень высокое в формирующейся на данной территории лесной подстилке с ветошью трав. Нитратов не обнаружено (Таблица 2.9).

На импактной территории (Импакт-1 (И-1)) исследованы молодые почвы, формирующиеся на отвалах в элювиальной и транс-элювиальной позициях техногенных ландшафтов (Таблица 2.9). Отвалы ВГОК и НТМК представляют собой террасированные насыпи вскрышных и вмещающих пород, агломерата, шлаков и других техногенных включений. На отвалах проводилась техническая рекультивация: сделаны террасы, местами на поверхность террас нанесен мелкозем. Молодые почвы проходят стадию развития, переходную от техногенных поверхностных образований (артииндустратов, реплантоземов) к задернованным каменистым почвам буроземного типа. Участок импактной зоны-1 характеризует молодую почву отвалов Главного карьера (Таблица 2.9). Почва представлена

слабовыраженной подстилкой, состоящей в основном из ветоши трав, и слабо задернованным гумусовым горизонтом AY мощностью 4.5–5.0 см. Сразу под ним залегает субстрат отвала – пестроокрашенный, серо-бурый с оранжевыми и малиновыми пятнами суглинок с включениями шлака, руды, талька, известняка, агломерата, концентрата, окалины, шлама, кокса и т. д. Кислотность почвы данного участка изменяется от слабокислой до слабощелочной. Насыщенность основаниями достигает 98 %, в обменном комплексе преобладает кальций. Обеспеченность фосфором и калием данной почвы очень высокая, обеспеченность азотом очень высокая только в органическом горизонте, вниз по профилю резко падает. Нитратов практически не обнаружено. Содержание общего углерода в верхних горизонтах обусловлено наличием неразложенной органики, мелких корней растений, гумуса. Содержание общего углерода в минеральных горизонтах низкое (Таблица 2.9).

Участок импактной зоны-2 (Импакт-2 (И-2)) характеризует молодую почву старого шлакового отвала НТМК (Таблица 2.9). Лесная подстилка не сформирована, гумусовый горизонт AY мощностью 6.0 см слабо задернован, но довольно хорошо гумусирован, имеет комковато-пылеватую структуру. Под гумусовым горизонтом залегает рекультивированный субстрат отвала мощностью 25 см, который имеет белесовато-серо-бурый цвет и комковато-пылеватую структуру суглинистого мелкозема, включает щебень ультраосновных пород, шлак, оплавленную руду. Далее ровная граница отделяет рекультивированный субстрат от грунта шлакового отвала, который представляет собой яркую желто-бурую бесструктурную массу тяжелого суглинка с включениями кварца, мрамора, известняка, шлака, железорудного концентрата и т. п. Вероятно, что верхняя 25–30 см толща рекультивированного субстрата отсыпана на данной территории на этапе технической планировки верхней террасы отвала. Почва характеризуется слабощелочной средой ($pH_{вод}$ – 8.57). Обменный комплекс насыщен на 97–99 %, в нем преобладает кальций (60 %), содержание магния до 40 %. Обеспеченность почвы азотом в верхних слоях низкая, с глубиной до очень низкой. Обеспеченность фосфором в верхней части (рекультивированный субстрат) низкая, в грунте от-

вала – высокая, содержание калия в гумусовом горизонте высокое, вниз по профилю снижается до очень низкого (Таблица 2.9).

Таким образом, по ландшафтным и почвенным условиям выбранные участки можно разделить на две группы. В I группу попадают участки Фон и Буфер-1. Они расположенные в агрогенных ландшафтах с агрогенно преобразованными дерново-подзолистыми почвами, входящими в группу агроземов. Участки группы II (Буфер-2, Импакт-1, Импакт-2), заложены в техногенных ландшафтах (на промышленных отвалах, возраст которых более 45 лет) с молодыми почвами, формирующимися по буроземному и литоземному типам, составляющими группу техноземов. В настоящее время почвы агроземов и техноземов находятся на разных стадиях развития дернового процесса (Особенности почв … , 2015).

2.4.4 Синтаксономическая характеристика исследуемых фитоценозов

Фон. Безранговое сообщество *Deschampsia caespitosa-Festuca pratensis* [*Arrhenatheretalia*]. Доминируют *Festuca pratensis* Huds., *Poa angustifolia* L., *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv., *Trifolium pratense* L. В качестве диагностических видов класса *Molinio-Arrhenatheretea* R.Tx 1937 em R.Tx. 1970 и порядка *Arrhenatheretalia* R. Tx. 1931 присутствуют *Achillea millefolium* L., *Phleum pratense* L., *Taraxacum officinale* s.l., *Leucanthemum vulgare* Lam. и др. Как реликты предшествующих сукцессионных стадий присутствуют *Cirsium setosum* (Willd.) Bess., *Vicia hirsuta* (L.) S. F. Gray, *Artemisia vulgaris* L., *Linaria vulgaris* Mill.

Буфер-1. Безранговое сообщество *Alchemilla vulgaris-Festuca pratensis* [*Arrhenatheretalia*/*Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae*]. В составе преобладают виды порядка гликофитных лугов *Arrhenatheretalia*: *Festuca pratensis* Huds., *Poa angustifolia* L., *Galium mollugo* L., *Lathyrus pratensis* L., *Carum carvi* L. и др. Присутствуют виды порядка лесных полян и лугов *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae* Ermakov et al. 1999: *Alchemilla vulgaris* L., *Polygonum bistorta* L.

Буфер-2. Безранговое сообщество *Carum carvi-Festuca pratensis* [*Arrhenatheretalia*]. Состав видов типичный для сообществ порядка

Arrhenatheretalia: *Festuca pratensis* Huds., *Poa angustifolia* L., *Carum carvi* L., *Trifolium pratense* L., и др. Синантропных видов в сообществе мало, практически все они характерны и для луговых сообществ (*Cirsium setosum*, *Melilotus albus*, *Linaria vulgaris*).

Импакт-1. Безранговое сообщество *Tussilago farfara-Calamagrostis arundinacea* [*Dauco-Melilotion*/ *Agropyrion repentis*]. Сообщество является переходным между союзом *Dauco-Melilotion* Görs 1966 (рудеральные сообщества дву- и многолетников на относительно сухих местообитаниях; диагностические виды в сообществе: *Melilotus officinalis* (L.) Pall., *Melilotus albus* Medik., *Linaria vulgaris* Mill.) класса *Artemisietea vulgaris* Lohm. et al. in Tx. 1950 (диагностический вид в сообществе: *Artemisia vulgaris* L.) и союзом *Agropyrion repentis* класса *Agropyretea repentis* Oberd. et al. 1967 (диагностические виды: *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Picris hieracioides* L.). Сукцессия на отвалах достигла злаковой стадии с доминированием вейника наземного с сохранением видов бурьянистой стадии. Присутствует в сообществе вид класса *Epilobietea angustifolii* R.Tx. et Prsg 1950. *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. Синтаксономический статус за время наблюдений не изменился.

Импакт-2. Безранговое сообщество *Latyrus pratensis-Calamagrostis arundinacea* [*Dauco-Melilotion*/ *Agropyrion repentis*]. Сообщество является переходным между союзом *Dauco-Melilotion* Görs 1966 (диагностические виды в сообществе: *Melilotus albus* Medik., *Berteroa incana* (L.) DC., *Linaria vulgaris* Mill.) класса *Artemisietea vulgaris* (диагностический вид в сообществе: *Artemisia vulgaris* L.) и союзом *Agropyrion repentis* класса *Agropyretea repentis* (злаковая стадия восстановительной сукцессии; диагностические виды: *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Convolvulus arvensis* L.). Присутствует в сообществе вид класса *Epilobietea angustifolii – Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. Синтаксономический статус за время наблюдений не изменился.

Согласно представленному описанию сообщества участков фоновой и буферной зон относятся к классу *Molinio-Arrhenatheretea* и соответствуют гликофитному варианту лугового типа растительности. Сообщества импактных уча-

стков являются переходными между классами *Artemisietea vulgaris* (рудеральные сообщества дву-, многолетников) и *Agropyretea repentis* (рудеральные сообщества с преобладанием многолетних злаков, представляющие предшествующую лугам стадию восстановительной сукцессии (далее – злаковые сообщества).

Проведенный кластерный анализ видового состава исследуемых фитоценозов позволил графически отобразить это различие (Рисунок 2.1). Обращает на себя внимание факт неоднородности первого кластера, объединяющего сообщества порядка *Arrhenatheretalia* (участки фоновой зоны и Буфер-2) и сообщество участка Буфер-1 – переходное между порядком *Arrhenatheretalia* (мезофитные луга) и *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae* (лесные луга).

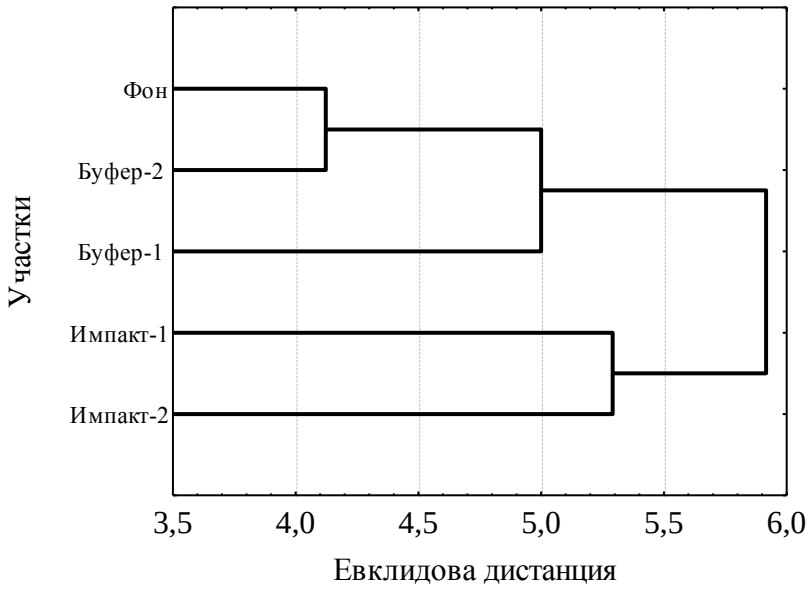


Рисунок 2.1 – Кластерный анализ данных видового состава исследуемых сообществ травянистых растений

Несмотря на разнообразие данных сообществ по синтаксономическому положению и стадии сукцессионного развития, они характеризуются рядом признаков, отражающих развитие на двух разных группах почв, в общем градиенте токсической нагрузки (агроземы и техноземы).

Учитывая указанные различия, сравнение по сукцессионному возрасту выполнено отдельно для сообществ агроземов и техноземов.

На агроземах встречаются только луговые сообщества. Развитие луговых сообществ сопровождается повышением видового богатства, выпадением видов предшествующих стадий и развитием дернового горизонта (Миркин, Наумова, Соломещ, 2001). Сообщества агроземов различны по видовому богатству (Ф – 50 видов, Б-1 – 55 видов) и по количеству видов предшествующих стадий. В сообществе участка Ф встречаются 4 вида (*Cirsium setosum* (Willd.), Bess., *Vicia hirsute* (L.) S.F. Gray, *Artemisia vulgaris* L., *Linaria vulgaris* Mill.), в Б-1 – один вид (*Cirsium setosum* (Willd.), Bess.). Имеются различия и по степени развития дернового слоя. На участке Ф отмечается только начало задерновывания пахотного горизонта Р (горизонт AY отсутствует). На участке Б-1 сформирована связная дернина (горизонт AY – 1–4 см) (Особенности почв…, 2015). Все сказанное позволяет утверждать, что сообщество участка Ф моложе сообщества участка Б-1.

На техноземах встречаются одно луговое и два злаковых сообщества. Последние представляют собой рудеральные фитоценозы с преобладанием многолетних злаков (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Bromopsis inermis* Leyss., *Elytrigia repens* (L.) Desv. ex Nevski.) представляющие предшествующую лугам стадию восстановительной сукцессии (Миркин, 2001). Наши исследования показали, что процесс перехода от злаковой стадии к луговой сопровождается повышением видового богатства, ослаблением роли *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth как доминанта и выпадением его из состава сообщества. Это позволяет рассматривать уровень проективного покрытия вейника как показатель сукцессионного возраста сообществ на злаковой стадии сукцессии (Динамика травяных сообществ…, 2017). Количество видов в сообществе участка И-1 – 42, а И-2 –32 (Особенности почв…, 2015). Проективное покрытие доминанта в сообществе участка И-1 – слабое, изменяется за анализируемый период от 17 до 20%. В сообществе участка И-2 – умеренное, колеблется в пределах 24–38%. С учетом приведенных показателей можно выстроить сообщества в градиенте сукцессионного возраста следующим образом: И-2, И-1, Б-2.

Таким образом, на агроземах градиент токсической нагрузки совпадает с градиентом сукцессионного возраста, на техноземах эти градиенты противоположны.

В ходе исследования проведено сравнение видового состава исследуемых фитоценозов между собой. Установлено, что сходство между сообществами агроземов выше (I_{sc} = 0.76), чем между фитоценозами техноземов (I_{sc} = 0.53–0.62). Рассмотрение коэффициентов сходства видового состава сообщества фонового участка с остальными (то есть в градиенте загрязнения) показало, что наибольшее сходство видового состава обнаруживают сообщества фоновой и буферной территорий (Фон и Буфер-2, I_{sc} = 0.80). Наименьшее сходство обнаруживают сообщества участков Фон и Импакт-1: I_{sc} = 0.52), что обусловлено сменой видового состава в условиях высокого загрязнения. Таким образом, с ростом токсической нагрузки различие между сравниваемыми фитоценозами увеличивается (Рисунок 2.2).

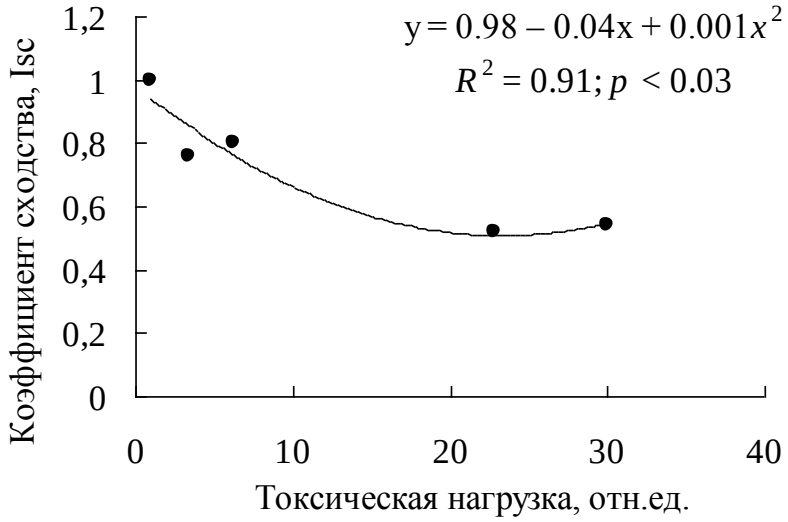


Рисунок 2.2 – Изменение коэффициента видового сходства исследуемых сообществ травянистых растений в градиенте токсической нагрузки (I_{sc}

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Методологический аспект работы – изучению фитомассы и темпов ее разложения в травяных сообществах фоновых и техногенно нарушенных территорий Притагильской зоны Среднего Урала и выявлению факторов, влияющих на эти процессы. Исследования почвенных микробоценозов фоновых и техногенно нарушенных территорий и оценка участия деструкционного звена в разложении растительных остатков.

3.1 Методы определения агрохимических показателей почвы

Агрохимический анализ почв выполнен в экологической лаборатории ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет» (филиал в г. Нижнем Тагиле). На каждом участке все агрохимические показатели оценивали в пяти точках (5 биологических повторностей × 5 участков исследования, $N_{общ.} = 25$).

Определение структурного состава почвы. Для определения структурного состава почвы брали средний образец массой 0.5–2.5 кг, из которого тщательно выбирали комочки, гальку и другие включения. Почву высушивали до воздушно-сухого состояния, просеивали через колонку сит. Определяли массу каждой фракции в процентах от исходного веса почвенного образца (Практикум по основам сельского хозяйства, 1991).

Определение подвижных форм калия по методу Я. В. Пейве. К навеске воздушно-сухой почвы (25 г) добавляли 50 мл 1 н. раствора NaCI, взбалтывали в течение 5 мин. и фильтровали через сухой складчатый фильтр (марки «белая лента»). В 10 градуированных пробирок помещали от 1 до 5 мл фильтрата и аналогичное количество 1 н. раствора NaCI, 0.1 г кобальтнитрита натрия. Содержимое пробирки встряхивали и оставляли на 30 мин. до выпадения осадка и образования мути. В десятую пробирку помещали термометр. Содержание калия определяли по отношению температуры в исследуемом растворе к количеству вытяжки в первой пробирке, где нет осадка и мути.

Определение подвижных форм фосфора по методу А. Т. Кирсанова. К навеске почвы (5 г) добавляли точный объем (25 мл) 0.2 н. раствора HCl. Содержимое колб взбалтывали, отфильтровывали через 15 мин., используя складчатый беззольный фильтр, отмеряли 5 мл фильтрата, к которому приливали 5 мл реактива Б (готовят разбавлением реактива А (раствор молибденовокислого аммония в HCl) водой: 1 часть реактива А на 4 части воды). Перемешивали в течение 20–30 сек. оловянной палочкой до постоянной голубой окраски, которую сравнивали со стандартной шкалой с известным содержанием фосфора. При расчетах учитывали степень разбавления раствора.

Определение гранулометрического состава почвы методом отмучивания. Пробирки с 10.0 г почвы заполняли на ¾ водой. Отстаивали в течение 3 мин., фильтрат сливали. Процедуру повторяли до тех пор, пока вода в пробирке не становилась прозрачной. Песчаную фракцию высушивали до абсолютно сухого состояния в сушильном шкафу при температуре 60–80 °С в течение 10–15 мин. Вычисляли процентное содержание физической глины и физического песка в исследуемой почве. Пользуясь шкалой Н. А. Качинского, определяли разновидность почвы по гранулометрическому составу (Практикум по основам сельского хозяйства … , 1991).

Определение pH почвы потенциометрическим методом. К навеске воздушно-сухой почвы, просеянной через сито с диаметром отверстий 2 и 1 мм, массой 8 г приливали 20 мл дистиллированной воды (pH – 6.6–7.0), взбалтывали в течение 5 мин., давали отстояться (Практикум по основам сельского хозяйства … , 1991). Определение pH водного раствора почвы выполнено на иономере ORION 720.

3.2 Определение содержания тяжелых металлов в почве

Отбор почвенных образцов для определения содержания тяжелых металлов, их транспортировку и хранение проводили на основании методических указаний РД 52.18.191-89 (1990) в соответствии с ГОСТ 17.4.3.01–83, ГОСТ 17.4.4.02–84, ГОСТ 28168–89.

Объединенную пробу составляли из пяти единичных проб, отобранных методом конверта из горизонта А1 (глубина 0–10 см) в углах пробной площади размером 10 × 10 м, которая располагалась в типичном для данной территории месте. На каждом участке отбирали 10 средних проб (n = 10, одна биологическая повторность – объединенная проба, составленная из пяти индивидуальных почвенных проб). Всего отобразо 50 проб (5 участков × 10 проб; $N_{общ.} = 50$). В лаборатории почву высушивали до воздушно-сухого состояния, просеивали через сито с диаметром отверстий 1 мм.

Анализ почвы на содержание тяжелых металлов выполнен выполнен по РД 52.18.191–89 (Методические указания … , 1990) в соответствии с аттестованными методами в аккредитованной лаборатории ИЭРиЖ УрО РАН (Аттестат аккредитации № РОСС RU. 0001.515630). В кислотных вытяжках измеряли содержание Fe, Ni, Cu, Zn, Cd, Pb методом пламенной атомно-абсорбционной спектрометрии на спектрометре AAS Vario 6 фирмы Analytik Jena AG (Германия). Для анализа навеску почвы массой 2 г заливали 20 мл 5 % азотной кислоты (HNO_3). Время экстракции – 24 часа. Определение содержания металлов проводили в кислотной вытяжке. Выполнено 300 элемент-анализов (50 проб почвы × 6 элементов; $N_{общ.} = 300$).

3.3 Определение надземной и подземной фитомассы травянистых растений

В исследуемых сообществах травянистых растений методом случайной выборки закладывали по 10 учетных площадок размером 25 × 25 см. Отбор проб проводили методом монолитов (Шалыт, 1960). Так как до 90 % корней травянистых растений сосредоточено в верхнем 30-сантиметровом слое (Продуктивность луговых сообществ … , 1978; Харитонов, Бойков, 1999), глубина взятия образца составила 30 см. Разбор почвенного образца производили вручную, не нарушая связи между надземной и подземной частями растений. Растения в пределах одной учетной площадки дифференцировали по видам и помещали в отдельные пакеты. Мелкие корни, оставшиеся в монолите, относили к группе «прочие».

В лаборатории растительные образцы (надземные и подземные части) промывали и высушивали до воздушно-сухого состояния. Фитомассу определяли на электронных весах (Denver Instrument Company AA – 200) с точностью до четвертого знака. Пересчет вели в г/м^2. Количество видов, у которых определена надземная и подземная фитомасса, на отдельных участках просуммировано по годам. Всего в исследуемых фитоценозах была определена фитомасса: в 2006 г. – 87 видов, в 2009 г. – 86, в 2010 г. – 91, в 2011 г. – 81, в 2012 г. – 101 вид растений. Общее количество взвешиваний (1 взвешивание (n) – надземная (подземная) фитомасса одного вида растения в пределах одной учетной площадки) для надземной фитомассы составило: в 2006 г. n = 209, в 2009 г. n = 288, в 2010 г. n = 273, в 2011 г. n = 263, в 2012 г. n = 337; для подземной: в 2006 г. – 200, в 2009 г. – 271, в 2010 г. –273, в 2011 г. – 253, в 2012 г. – 288. Всего выполнено ($N_{общ.}$) 1370 взвешиваний для надземной фитомассы и 1285 для подземной. Названия растений в работе даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

3.4 Определение скорости разложения растительных остатков

Определение потенциальной скорости разложения растительных остатков выполнено на основании методических рекомендаций Е. В. Воробейчика (Экологическая токсикология …, 2001; Воробейчик, Пищулин, 2011). В лабораторных экспериментах использованы растительные остатки трех агроботанических групп (бобовые (*Б*), злаки (*З*), разнотравье (*З*)).

Высушенные до воздушно-сухого состояния образцы агроботанических групп запаивали в пакеты (5 × 10 см) из капроновой сетки с диаметром ячейки 0.5 мм. Образцы помещали в чашки Петри между слоями почвы (каждый слой – 25 г), отобранной в местах произрастания исследуемых растений (3 агроботанические группы × 3 аналитические повторности × 5 участков; $N_{общ.}$ = 45; одна биологическая повторность – среднее из трех аналитических повторностей для каждой агроботанической группы в пределах одного участка). Чашки Петри выдерживали в термостате при температуре 28 °С и влажности 60 % в течение одного месяца. На протяжении всего эксперимента в чашках Петри поддердивали влажную среду. По

истечении срока экспонирования пакеты очищали от почвы и высушивали в сушильном шкафу до абсолютно сухой массы при температуре 105 °С в течение 24 час. Скорость разложения экспонируемого материала оценивали по убыли массы навески, выраженной в процентах (Воробейчик, 2007). Измерения (n = 45) выполнены на электронных аналитических весах (Denver Instrument Company AA – 200) 1-го класса точности.

Определение актуальной скорости разложения растительных остатков выполнено в соответствии с методическими рекомендациями (Экологическая токсикология ... , 2001). Для изучения актуальной скорости разложения растительных остатков в 2011–2012 гг. был проведен полевой эксперимент. С этой целью в вегетационный сезон 2009 г. методом укосов (Александрова, 1958) в исследуемых сообществах травянистых растений собрана надземная фитомасса бобовых, злаков, разнотравья. Растительные образцы, высушенные до воздушно-сухого состояния, массой 2.001 ± 0.009 г. помещали в пакеты из капроновой сетки. Экспонирование образцов проводили на тех же участках, в которых была собрана фитомасса.

Пакеты закладывали в верхний горизонт А1 почвы (глубина 0–10 см). При закладке ножом надрезали слой дернины с минимальным нарушением напочвенного покрова. Последовательно по трансекте на расстоянии 30 см закладывали по 10 образцов каждой агроботанической группы (с 1 по 10 пакет – бобовые, с 11 по 20 – злаки, с 21 по 30 – разнотравье) (n = 30). Расстояние между трансектами – 3 м. Общее количество экспонируемых на каждом участке образцов составляло 210 шт. (7 трансект (каждая – один период наблюдения) × 30 образцов (10 – бобовые, 10 – злаки, 10 – разнотравье). Всего экспонировано ($N_{общ.}$) = 1050 образцов (210 пакетов × 5 участков).

Для изучения динамики разложения растительных остатков учитывали семь сроков экспонирования: I период: май – июнь 2010 г., II период: май – август 2010 г., III период: май – октябрь 2010 г., IV период: май 2010 – май 2011 г., V период: май 2010 – июль 2011 г., VI период: май 2010 – сентябрь 2011 г., VII период: май 2010 – май 2012 г.

По истечении времени экспонирования образцы извлекали из верхнего горизонта почвы, очищали от почвы и тонких корней. Последующие манипуляции с образцами проводили аналогично методике изучения потенциальной скорости деструкции (*см*. выше). В ходе эксперимента взвешено образцов: I период – 122 (n = 122 изъятых из почвы образца), II период – n = 128, III период – n = 132, IV период – n = 124, V период – n = 122, VI период – n = 119, VII период – n = 121. $N_{общ.}$ = 869 взвешенных образцов.

3.5 Микробиологические исследования

Микробиологические исследования были проведены нами на базе лаборатории алканотрофных микроорганизмов Института экологии и генетики микроорганизмов, УрО РАН (г. Пермь).

Пробы почвы для микробиологического анализа отбирали одновременно с изъятием из нее капроновых мешочков с растительными образцами, которые экспонировали на участках с целью изучения темпов их разложения. Почву отбирали над и под капроновым мешочком с образцом после первого и второго года экспонирования. В пределах трансекты около трех образцов с бобовыми, злаками и разнотравьем отбирали по три образца почвы (три образца около бобовых, три образца около злаков и три образца около разнотравья). Почву отбирали в начале, середине и в конце трансекты, в пределах которой экпонировались агроботанические группы. Количество биологических повторностей ежегодно – по три пробы почвы около каждой агроботанической группы в пределах каждого исследуемого участка. $N_{общ.}$ = 90 отобранных проб. Каждая проба проанализирована в 3–5-кратной аналитической повторности.

Для более эффективной десорбции микроорганизмов с поверхности почвенных частиц осуществляли предварительную подготовку образцов почвы, включающую ультразвуковую обработку почвенной суспензии (1 : 10) в течение 2–5 мин. с помощью низкочастотного диспергатора Soniprep 150 (MSE) (Sanyo, Япония).

Учет общей численности микроорганизмов в почвенных образцах проводили прямым люминесцентным методом по Д. Г. Звягинцеву и П. А. Кожевину с использованием флюорохромного красителя акридина оранжевого (Инструментальные методы … , 1982). Подсчет микроорганизмов осуществляли с помощью люминесцентного микроскопа Micros MC 400FP (Австрия), просматривая не менее 30-ти полей зрения для каждой из 3-х биологических повторностей (1 биологическая повторность – средняя проба почвы из-под трех образцов каждой агроботанической группы, n = 3); $N_{общ.}$ = 900 полей зрения (30 полей зрения × 3 биологические повторности × 5 участков исследования × 2 года наблюдения).

Для выявления и учета представителей различных физиологических групп микроорганизмов использовали чашечный метод и метод предельных разведений. При этом подсчет наиболее вероятного числа микроорганизмов определяли по статистической таблице Мак-Креди. Посев почвенных образцов проводили на элективные культуральные среды (Практикум по биологии почв, 2002): аммонификаторы – в мясопептонный бульон ($N_{общ.}$ = 60 просмотренных пробирок: 5 участков исследования × 3 биологические повторности (три агроботанические группы) × 2 разведения, в которых отмечены признаки наличия группы бакерий, × 2 года наблюдения); денитрификаторы и анаэробные азотфиксаторы (*Clostridium* spp.) – среду Гильтея ($N_{общ.}$ = 120 просмотренных пробирок: 5 участков × 3 биологические повторности × 4 разведения, в которых отмечены признаки наличия группы бакерий, × 2 года); нитрификаторы I и II фазы – среду Виноградского (для каждой фазы $N_{общ.}$ = 120 просмотренных пробирок: 5 участков × 3 биологические повторности × 4 разведения, в которых отмечены признаки наличия группы бакерий, × 2 года); гетеротрофы – на мясопептонный агар (МПА) ($N_{общ.}$ = 120 просмотренных чаше Петри: 5 участков × 3 биологические повторности × 2 разведения, в которых отмечены признаки наличия группы бакерий, × 2 аналитические повторности для каждого разведения × 2 года); углеводородокисляющие – минеральную агаризованную среду «К» в парах смеси *н*-алканов (C_{12}-C_{17}) (для первого года наблюдения $N_{общ.}$ = 60 просмотренных чашек Петри: 5 участков × 3 биологи-

ческие повторности × 4 разведения, в которых отмечены признаки наличия группы бакерий; для второго года $N_{общ.}$ = 15 просмотренных микробиологических планшетов: 5 участков × 3 биологические повторности); олиготрофы – минеральную агаризованную среду «К» без источника углерода (Каталог штаммов…, 1994) (для первого года наблюдения $N_{общ.}$ = 30 просмотренных чашек Петри: 5 участков × 3 биологические повторности × 2 разведения, в которых отмечены признаки наличия группы бакерий; для второго года $N_{общ.}$ = 90 просмотренных чашек Петри: 5 участков × 3 биологические повторности × 2 разведения, в которых отмечены признаки наличия группы бакерий, × 2 аналитические повторности для каждого разведения); сульфатвосстанавливающие – среду Постгейта Б (для первого года наблюдения $N_{общ.}$ = 30 просмотренных пробирок: 5 участков × 3 биологические повторности × 2 разведения, в которых отмечена группа бакерий; для второго года $N_{общ.}$ = 15 пробирок: 5 участков × 3 биологические повторности × 1 разведение, в котором отмечены признаки наличия группы бакерий); железо- и марганецвосстанавливающие – среду Бромфильда (для первого года наблюдения $N_{общ.}$ = 5 просмотренных микрорбиологических планшетов (1 планшет – 1 участок исследования) для каждой группы бактерий, для каждого участка проанализирована средняя проба почвы по × 3 биологическим повторностям (3 агроботанические группы); для второго года $N_{общ.}$ = 30 просмотренных пробирок для каждой микробиологической группы: 5 участков × 3 биологические повторности × 2 разведения); аэробные целлюлозоразрушающие – среду Гетчинсона (для первого года наблюдения $N_{общ.}$ = 90 просмотренных чашек Петри: 5 участков × 3 биологические повторности × 2 разведения × 3 аналитические повторности; для второго года $N_{общ.}$ = 135 просмотренных чашек Петри: 5 участков × 3 биологические повторности × 3 разведения × 3 аналитические повторности для каждого разведения). Численность свободно живущих аэробных азотфиксаторов рода *Azotobacter* учитывали методом комочков обрастания на среде Эшби (для первого года: $N_{общ.}$ = 75 чашек Петри: 5 участков × 3 биологические повторности × 5 аналитических повторностей; для второго года $N_{общ.}$ = 45 чашек Петри: 5 участков × 3 биологические повторно-

сти × 3 аналитические повторности). Культивирование вышеуказанных микроорганизмов проводили при 28–30 °С в течение 3–5 дней или 7–21 суток в зависимости от условий, необходимых для развтия отдельных групп бактерий.

Выделение и учет анаэробных целлюлозолитических бактерий вели согласно температурным условиям (мезофиллы – 30 ºС, культивирование 18–20 сут; термофилы – 60 ºС, культивирование 10–14 сут.) ($N_{общ.}$ = 60 чашек Петри: 5 участков × 3 биологические повторности × 2 разведения для каждой анализируемой группы бактерий).

Коэффициент олиготрофности определяли по формуле (2):

$$K_o = \frac{ГА}{МПА}, \qquad (2)$$

где *ГА* – численность микроорганизмов, выросших на голодном агаре;

МПА – численности микроорганизмов, выросших на мясо-пептонном агаре.

Коэффициент сукцессии рассчитывали по формуле (3):

$$K_c = \frac{M}{МПА}, \qquad (3)$$

где *М* – общее количество бактерий, учитываемых прямым методом микроскопии при окрашивании акридином оранжевым;

МПА – численность бактерий, выросших на мясо-пептонном агаре (Семенова, Ильбулова, Суюндуков, 2011).

3.6 Статистический анализ результатов

Статистический анализ результатов выполнен с учетом среднего арифметического (*M*) и его ошибки (*m*). Нормальность выборочных распределений проверяли с помощью *W*-теста Шапиро – Уилка, а также через отношение асимметрии (*As*) к ошибке асимметрии (S_{As}) и через отношение эксцесса (*Ex*) к ошибке эксцесса (S_{Ex}). Нулевая гипотеза, или предположение, что в генеральной сово-

купности показатели *As* и *Ex* равны нулю, отвергалась, если $t_{As} = \frac{As}{S_{As}} > 3$ и $t_{Ex} = \frac{Ex}{S_{Ex}} > 3$. Принятие нулевой гипотезы служило допущением к использованию параметрических критериев.

Различия между выборками и процент объясненной дисперсии оценивали одно-, двух- и трехфакторным дисперсионным анализом с вычислением *F*-критерия и непараметрическим U – критерием Уилкоксона (Манна – Уитни). Групповые сравнения по признакам проведены *S*-методом Шеффе (*методом линейных контрастов*) (Гласс, Стенли, 1976). В этом методе рассматриваются любые комбинации генеральных (выборочных) средних – *J*. Так, для сравнения агроземов (2 участка) и техноземов (3 участка) использовался контраст генеральных средних $[(\mu_1 + \mu_2)/2] - [(\mu_3 + \mu_4 + \mu_5)/3]$. Фактическое значение сравнивали со стандартным значением *F*-распределения со степенями свободы $J - 1$ и $N - J$, где n_j – число наблюдений в *j*-й группе, *N* – общее число наблюдений в полном однофакторном дисперсионном анализе, предшествующем *S*-методу, *J* – количество выборочных средних участвующих в анализе. Число степеней свободы для оценки дисперсии в данном случае равно $J - 1 = 5 - 1 = 4$ и $N - J = 240 - 5 = 235$. Для сравнения численности эколого-трофических групп на фоновом и всех остальных участках использовали контраст $[\mu_1 - [(\mu_2 + \mu_3 + \mu_4 + \mu_5)/4]$.

Для выделения ведущих климатических факторов, влияющих на надземную и подземную фитомассы, был использован метод главных компонент. Определение сочетанного влияния факторов («участок × погодный фактор») проводили методом общих регрессионных моделей (GRM).

Сопряженность между признаками оценивали через коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_s), а также с помощью регрессионного анализа (R^2), в том числе множественного регрессионного анализа (пошаговая модель). Статистическую обработку и построение графических иллюстраций выполняли с помощью стандартных пакетов программ Microsoft Excel 2007, STATISTICA 8.0.

ГЛАВА 4. ФИТОМАССА СООБЩЕСТВ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ФОНОВОЙ И ТЕХНОГЕННО НАРУШЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ И ФАКТОРЫ, ЕЕ ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ

Изучение фитомассы как источника органического вещества в трофических цепях и важнейшего фактора в почвообразовательных процессах имеет важное биологическое и практическое значение (Биологическая продуктивность…, 1974). Особый интерес представляет исследование фитоценозов техногенно нарушенных территорий. Большая часть работ в этом направлении посвящена изучению надземной фитомассы лесных экосистем (Махнев, Трубина, Прямоносова, 1990; Никонов, Лукина, 1991; Воробейчик, Хантемирова, 1994; Воробейчик, 1995; Трубина, Махнев, 1997; Косых, Миронычева-Токарева, Паршина, 2008; Черненькова, 2002; Мазная, Лянгузова, 2006; Калашникова, 2014). В меньшей степени изучена продуктивность сообществ травянистых растений (Горчаковский, Коробейникова, 1975; Структура, продуктивность и динамика…, 1990; Горчаковский, 1999; Хантемирова, 1997; Жуйкова, Безель, Мордвина, 2006; Жуйкова, Жуйкова, Мелинг, 2010; Гордеева, Жуйкова, 2014). Малочисленны также комплексные исследования, касающиеся изучения соотношения синтеза органического вещества и скорости его разложения в сообществах травянистых растений, сформировавшихся на техногенно нарушенных территориях. Кроме того, в работах редко обращается внимание на реакцию сообществ по показателю надземной и подземеной фитомассы на химическое загрязнения среды с учетом изменяющихся погодных факторов. В связи с этим в данной части работы речь пойдет о надземной и подземной фитомассе травяных сообществ фоновой и техногенно нарушенных территорий и факторах, ее определяющих.

4.1 Характеристика надземной и подземной фитомассы исследуемых сообществ

Величина фитомассы (peak standing crop), собранной в период ее максимального развития в травяных сообществах, как правило, используется в качестве меры первичной продукции (Титлянова, 1977, 1979; Продуктивность луговых сообществ … , 1978; Букварева, Алещенко, 2013). Величина надземной фитомассы отражает чистую первичную продукцию (ЧПП) – количество органического вещества, сохранившегося после использования части его на дыхание. ЧПП – это величина прироста растений (Работнов, 1995; Былова, Чернова, 2004). Величина подземной фитомассы отражает ее запасы на момент исследования.

В таблице (Таблица 4.1) приведена надземная и подземная фитомасса сообществ на участках, подверженных различному уровню химического загрязнения за периоды наблюдения (2006, 2009–2012 гг.). При оценке пространственной изменчивости (вычисление среднего (M) и ошибки (m)) в качестве учетной единицы выступала надземная и подземная фитомасса, оцененная на каждом отдельном участке в пределах 10 площадок размером 25 × 25 см (n = 10). Межгодовую изменчивость оценивали на основании пятилетних данных (учетная единица – год, n = 5).

Проверку гипотезы (H_0) об отсутствии различий между наблюдаемым распределением признака (данные по ежегодной надземной и подземной фитомассе на каждом участке) и теоретически ожидаемым нормальным распределением проводили на основании t-критерия Стьюдента, который вычисляется как отношение асимметрии к своей ошибке (t_{As}) и эксцесса к его ошибке (t_{Ex}). H_0 принимали, если $t_{As} < 3$ и $t_{Ex} < 3$ (Приложение А). Кроме того, использовали наиболее мощный W-критерий Шапиро – Уилка, который чаще выявляет различия между распределениями в тех случаях, когда они действительно есть. В большинстве случаев анализируемое распределение не отличалось от нормального, так как $p > 0.05$ (Приложение Б). Это дало нам основание применять методы параметрической статистики к анализу данных по надземной и подземной фитомассе сообществ.

Известно, что фитомасса, собранная в период ее максимального развития, не включает надземную фитомассу, отмирающую в течение сезона (Родин, Базилевич, 1965; Родин, Ремезов, Базилевич, 1968; Титлянова, 1977, 1979).

Таблица 4.1 – Фитомасса сообществ фоновой и техногенно нарушенных территорий в разные вегетационные сезоны ($M \pm m$)

Вегетационный сезон	Участки (токсическая нагрузка, отн. ед.)				
	Агроземы		Техноземы		
	Фон	Буфер-1	Буфер-2	Импакт-1	Импакт-2
Надземная фитомасса, г / м^2					
2006	280.0 ± 46.3	360.2 ± 83.0	235.6 ± 34.5	176.4 ± 60.7	–
2009	215.0 ± 30.4	226.2 ± 27.9	196.1 ± 34.3	336.0 ± 92.4	371.4 ± 54.8
2010	310.8 ± 35.5	204.5 ± 15.3	279.6 ± 32.3	193.4 ± 29.6	334.1 ± 49.3
2011	252.7 ± 56.8	249.7 ± 56.5	113.7 ± 23.1	112.9 ± 19.0	115.7 ± 17.2
2012	277.0 ± 23.0	206.7 ± 46.8	198.3 ± 42.6	333.1 ± 44.7	206.7 ± 49.9
Среднее по годам	267.1 ± 15.9	249.4 ± 28.8	204.7 ±27.3	230.4 ± 44.6	257.0 ± 58.8
Подземная фитомасса, г / м^2					
2006	385.9 ± 41.9	401.9 ± 82.5	366.7 ± 62.2	237.7 ± 27.8	–
2009	364.3 ± 45.2	350.1 ± 56.6	219.3 ± 56.6	221.6 ± 50.3	351.0 ± 51.9
2010	310.6 ± 44.9	284.5 ± 59.4	173.0 ± 32.8	90.8 ± 9.5	458.0 ± 50.5
2011	285.9 ± 51.5	334.4 ± 66.7	108.5 ± 22.7	78.4 ± 12.6	85.1 ± 12.5
2012	270.8 ± 46.2	204.4 ± 45.5	123.4 ± 19.7	187.5 ± 23.2	199.0 ± 49.2
Среднее по годам	321.7 ± 22.6	315.0 ± 33.4	198.2 ± 46.4	163.2 ± 33.2	273.2 ± 82.2

Примечание: M – среднее арифметическое, отражающее пространственную изменчивость; *m* – ошибка среднего арифметического; среднее по годам – среднее значение за 2006, 2009–2012 гг. с ошибкой, отражающей межгодовую изменчивость.

Анализ надземной фитомассы разнотравно-бобово-вейникового лугового сообщества показал, что продукция, определенная по максимальным укосам, в 1.5–2.5 раза ниже реальных значений (Титлянова, 1977, 1979; Титлянова, Шибарева, 2012). В связи с тем, что исследуемые нами сообщества также являются травяными, данные были скорректированы по этим оценкам с помощью введенного коэффициента, равного 1.74. Коэффициент показывает, во сколько раз об-

щая надземная фитомасса превышает максимальную зеленую. Исходя из этого, мы сочли возможным в качестве оценки полной надземной продуктивности фитоценоза рассматривать ее оценку по фитомассе, собранной в период максимального развития с учетом введенного поправочного коэффициента (Таблица 4.2).

Таблица 4.2 – Запасы органического вещества в блоках травяных сообществ в градиенте загрязнения участков, т/га сух. вес

Фитомасса	Участки					Данные А. А. Титляновой (1977)
	агроземы		техноземы			
	Фон	Буфер-1	Буфер-2	Импакт-1	Импакт-2	
Максимальная зеленая	2.67 ± 0.16	2.49 ± 0.29	2.05 ± 0.27	2.30 ± 0.45	2.57 ± 0.59	2.95 ± 14.50
Общая надземная*	4.65 ± 0.28	4.33± 0.50	3.57 ± 0.47	4.00 ± 0.78	4.47 ± 1.03	–
Общая подземная**	3.22± 0.23	3.15 ± 0.33	1.98 ± 0.46	1.63 ± 0.33	2.73 ± 0.82	–

Примечание: * – расчетные значения годовой продуктивности надземной фитмассы, полученные на основании исследований А. А. Титляновой (1977) для разнотравно-бобово-вейниковых лугов; ** – подземная фитомасса с учетом неидентифицированных в процессе анализа остатков. В таблице усредненные данные за 2006, 2009–2012 гг. В качестве меры изменчивости представлена ошибка средней арифметической.

В целом анализ усредненных данных по надземной и подземной фитомассе за весь период исследования показал, что по мере увеличения химического загрязнения почвы на агроземах показатели снижаются (Рисунок 4.1). На техноземах надземная фитомасса повышается, а подземная имеет лишь тенденцию к повышению, но эта тенденция не носит систематического характера. Различия между надземной фитомассой сообществ агроземов и техноземов статистически не значимы (*S*-метод: $F_{\text{надземная}} = 1.8$; $df = 4; 235$; $p > 0.05$), а между подземной значимы ($F_{\text{подземная}} = 5.53$; $df = 4; 235$; $p < 0.001$).

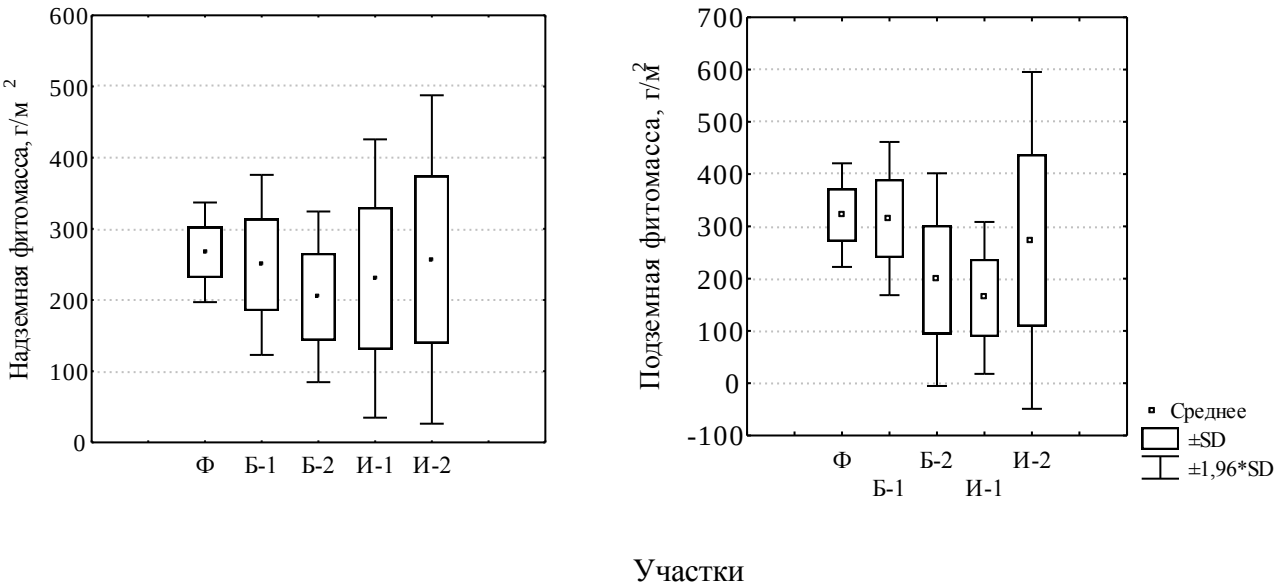


Рисунок 4.1 – Фитомасса исследуемых травяных сообществ

Направление изменений величины фитомассы на агроземах и техноземах соответствуют изменению сукцессионного возраста сообществ, установленного по их видовому составу (*см.* Глава 3). В обоих случаях в градиенте сукцессионного возраста наблюдается снижение фитомассы. Следовательно, ведущим фактором, определяющим наблюдаемое изменение фитомассы, является градиент сукцессионного возраста сообществ. При этом химическое загрязнение модифицирует изменение фитомассы в этом градиенте, что проявляется в снижении их средних значений на загрязненных тяжелыми металлами территориях по сравнению с фоновой. В большей степени этот эффект выражен для подземной фитомассы. Однако по отдельным вегетационным сезонам характер изменения фитомассы в градиенте возрастающего загрязнения отклоняется от тренда, описанного выше по средним значениям.

Соотношение запасов органического вещества в надземных и подземных органах является важной характеристикой травяных фитоценозов. В устойчиво функционирующих сообществах травянистых растений в зависимости от конкретных экологических условий формируется такое их соотношение, при котором подземные органы способны снабжать необходимым количеством воды и минеральных веществ фотосинтезирующую надземную фитомассу. Большинство авторов отмечают существенное, в 2–3 раза превышение подземной биомассы над надземной в травянистых биогеоценозах (Сочава, Липатова, Горшкова, 1962;

Козлова, 1978; Титлянова, 1977; Харитонов, Бойков, 1999). По данным А. А. Горшковой (1966) и Н. П. Дружининой (1973), запасы подземной фитомассы иногда превышают надземную массу в 20–40 и более раз.

В нашем случае превышение подземной фитомассы над надземной не столь выражено, о чем свидетельствуют значения корневого коэффициента (Таблица 4.3). На всех участках этот показатель меняется по вегетационным сезонам. В целом для сообществ агроземов в большинстве случаев характерно преобладание подземной фитомассы над надземной, для техноземов – картина обратная. Отметим, что на участке Импакт-2 зачастую имеет место лишь незначительное превышение надземной фитомассы над подземной.

Таблица 4.3 – Значения корневого коэффициента для исследуемых сообществ

Вегетационный сезон	Участки (токсическая нагрузка, отн. ед.)				
	Агроземы		Техноземы		
	Фон (1.00)	Буфер-1 (3.33)	Буфер-2 (6.19)	Импакт-1 (22.78)	Импакт-2 (30.00)
2006	0.73	0.93	0.64	0.74	–
2009	0.59	0.64	0.89	1.52	1.06
2010	1.03	0.72	1.62	2.14	0.72
2011	0.88	0.75	1.24	1.44	1.36
2012	1.02	1.01	1.59	1.77	1.04
Среднее по годам	0.85 ± 0.08	0.81 ± 0.07	1.20 ± 0.19	1.52 ± 0.23	1.05 ± 0.13

Примечание: среднее по годам – среднее значение за 2006, 2009–2012 гг. со статистической ошибкой.

Ранее (*см*. Глава 2) нами показано, что молодые почвы отвалов обладают более высоким плодородием, насыщенностью основаниями и обменными формами фосфора и калия, хорошо обеспечены азотом (Характеристика антропогенно деградированных почв … , 2013; Особенности почв … , 2015). Все это способствует интенсивному развитию надземной фитомассы, несмотря на возрастающие уровни загрязнения почв металлами. Наряду с этим известно, что поллютанты приводят к торможению роста и развития корневой системы растений (Каменщи-

кова, Федотова, 2004). Следствием этих процессов, видимо, и является указанное выше соотношение надземной и подземной фитомассы.

Изменение надземной и подземной фитомассы в разные вегетационные сезоны в градиенте загрязнения. Взаимосвязь между фитомассой и уровнем химического загрязнения почв в разные вегетационные сезоны оценена методом ранговой корреляции Спирмена (Таблица 4.4). В 2006 и 2011 гг. установлена статистически значимая отрицательная корреляция между надземной и подземной фитомассами и уровнем токсической нагрузки на участках. В 2010 г. отрицательная статистически значимая корреляция показана только между надземной фитомассой и химическим загрязнением почв. В 2009 и 2012 гг. статистически значимой взаимосвязи между исследуемыми переменными не установлено.

Таблица 4.4 – Коэффициенты r_s– Спирмена, отражающие взаимосвязь между надземной и подземной фитомассой сообществ и уровнем токсической нагрузки

Фитомасса	Вегетационный сезон				
	2006	2009	2010	2011	2012
надземная	–0.34*	0.05	–0.34*	–0.43**	0.09
подземная	–0.33*	–0.15	–0.05	–0.52***	–0.13

Примечание: $n = 40$; * –$p < 0.05$; ** –$p < 0.01$; *** –$p < 0.001$.

Так как взаимосвязь между надземной и подземной фитомассами и уровнем загрязнения почв тяжелыми металлами в разные вегетационные сезоны различается, был проведен двухфакторный дисперсионный анализ, в котором в качестве действующих на фитомассу факторов рассмотрены «вегетационный сезон» и «токсическая нагрузка» (Таблица 4.5). Установлено статистически значимое влияние исследуемых факторов, как на надземную, так и на подземную фитомассы. При этом в большей степени они влияют на подземную фитомассу, чем на надземную (*см.* процент объясненной дисперсии). Большое значение имеет также их сочетанное действие.

Таблица 4.5 – Результаты двухфакторного дисперсионного анализа влияния условий вегетационного сезона («год») и токсической нагрузки («нагрузка») на фитомассу

Фактор	*df*	*F*	*p*	% объясненной дисперсии
Надземная фитомасса				
Год (*1*)	3; 216	4.68	0.003	6.5
Нагрузка (*2*)		4.30	0.006	6.0
Взаимодействие (*1*) × (*2*)	15; 216	3.03	0.0002	21.6
Подземная фитомасса				
Год (*1*)	3; 216	7.06	0.002	9.8
Нагрузка (*2*)		15.37	<< 0.001	21.4
Взаимодействие (*1*) × (*2*)	15; 216	5.08	<< 0.001	35.3

Отметим, что из двух анализируемых факторов смена условий вегетации в большей степени влияет на надземную фитомассу, а токсическая нагрузка – на подземную. Это согласуется с данными других авторов, которые отмечают зависимость надземной фитомассы от условий вегетационного сезона (Горчаковский, Коробейникова, 1975; Куркин, 1996; Миркин, Наумова, Соломещ, 2001).

Таким образом, фитомасса травяных сообществ фоновых и техногенно нарушенных территорий во многом определяется погодными условиями вегетационного сезона.

4.2 Зависимость фитомассы сообществ травянистых растений, произрастающих в градиенте химического загрязнения почв тяжелыми металлами, от погодных факторов

Представляло интерес выявить погодные (метеорологические) факторы, которые играют ведущую роль в формировании надземной и подземной фитомассы сообществ фоновых и техногенно нарушенных территорий, и установить зависимость исследуемого показателя от этих факторов.

Для оценки межгодовой изменчивости фитомассы различных сообществ вычислены средние квадраты расстояния Махаланобиса (SMD). Анализ проведен отдельно для каждого исследуемого сообщества, группирующая переменная – год наблюдения (Рисунок 4.2).

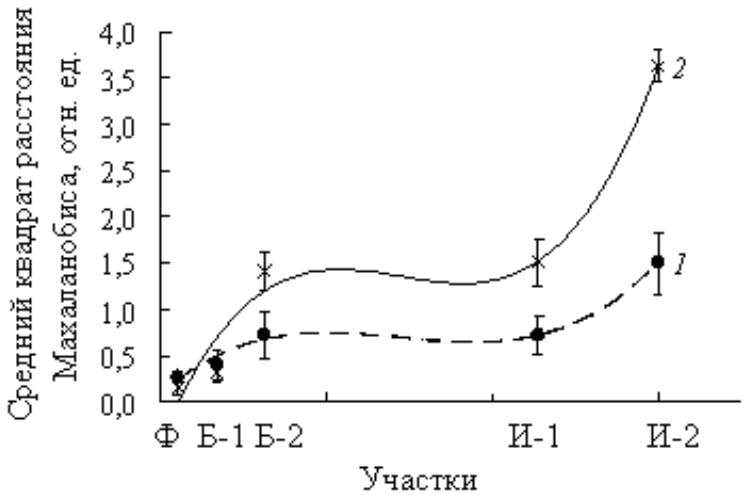


Рисунок 4.2 – Средние квадраты расстояний Махаланобиса, характеризующие реакцию надземной (1) и подземной (2) фитомассы на условия вегетационного сезона

Установлено, что сообщества агроземов характеризуются низким уровнем межгодовой изменчивости и сходством чувствительности надземной и подземной фитомассы к погодным условиям, о чем свидетельствуют значения MSD. Фитоценозы техноземов обладают более высокой чувствительностью, которая выше для подземной фитомассы по сравнению с надземной. Такое различие, видимо, обусловлено прямым контактом с почвой подземной сферы растений, испытывающей максимальное токсическое воздействие. С ростом химического загрязнения чувствительность травяных сообществ по показателю фитомассы к погодным факторам повышается и становится максимальной в сообществе участка И-2.

Зависимость чувствительности фитоценозов к погодным факторам от уровня токсической нагрузки у сообществ техноземов не прямолинейна. Так на участках Б-2 и И-1, несмотря на значительную разницу в уровне загрязнения почв, на которых они произрастают, и различия в сукцессионном возрасте сообществ уровень межгодовой изменчивости их фитомассы сходен и незначительно отличается от таковой на агроземах. На участке И-2 резко возрастает зависимость сообществ от погодных факторов, особенно для подземной фитомассы.

Это указывает на то, что реакция сообществ на погодные условия вегетационного сезона зависит не только от токсической нагрузки.

Приводимый выше анализ фитомассы фитоценозов не отвечает на вопрос, какие из погодных параметров и в какой мере влияют на нее. Сложность оценок подобного влияния условий вегетативного сезона на продукционные процессы в природных фитоценозах связана со взаимной корреляцией многочисленных анализируемых показателей (среднемесячные температуры, осадки, ГТК), затрудняющих выделение ведущих, статистически значимых параметров. Метод главных компонент был использован для редукции гидрометеорологических данных исследованного района за 20 летний период (1995–2015 гг.).

В качестве влияющих на фитомассу погодных факторов рассмотрены: среднемесячные температуры воздуха, сумма осадков по месяцам (мм), гидротермический коэффициент Т. Г. Селянинова (ГТК) (Романова, Куракова, Ермакова, 1993; The Encyclopedia…, 2005). Действующие факторы анализировали начиная с августа предыдущего года и заканчивая июлем текущего года.

Из выбранных погодных параметров максимальные факторные нагрузки связаны с осенними и зимне-весенними осадками (F1 и F2), объясняющими до 39% дисперсии. Фактор F3 включает ГТК за сентябрь месяц (12.5% дисперсии). В дальнейшем мы ограничились изучением влияния на фитомассу этих выделенных показателей, объясняющих до 52% общей дисперсии условий вегетации (Таблица 4.6).

Таблица 4.6 – Факторные нагрузки основных погодных показателей на главные компоненты за период 1995–2015 гг.

Показатели	Месяц	Главные компоненты	
		1	**2**
Среднемесячная температура	апрель	–0.427	0.076
	май	–0.325	0.285
	июнь	–0.293	0.660
	июль	–0.581	–0.471
Среднемесячное количество осадков	январь	**–0.793**	0.110
	февраль	**–0.840**	–0.041
	март	**–0.956**	0.086

Продолжение таблицы 4.6

	апрель	**–0.816**	–0.190
	май	**–0.789**	0.172
	июнь	–0.355	–0.277
	июль	–0.580	–0.509
	август	–0.544	0.464
	сентябрь	–0.505	0.441
	октябрь	**–0.915**	–0.221
	ноябрь	**–0.825**	–0.057
	декабрь	–0.657	–0.095
ГТК	май	–0.612	–0.016
	июнь	–0.612	0.157
	июль	–0.125	–0.038
	август	–0.437	–0.481
	сентябрь	–0.243	**0.775**
Собственные значения		7.852	2.495
Доля дисперсии		**0.393**	**0.125**

Примечание: полужирным шрифтом выделены показатели максимальных факторных нагрузок

В рассматриваемом нами временном интервале (2006–2012 гг.) погодные условия на всех участках соответствовали средней климатической норме, поэтому согласно проведенному анализу главных компонент, оценивали влияние на надземную (Pa, г/м^2) и подземную (Pr, г/м^2) фитомассы трех основных параметров: сумма осадков октябрь-ноябрь (S_1), сумма осадков январь-май (S_2) и гидротермический коэффициент Селянинова за сентябрь (ГТК). Следует ожидать, что связь биологической продуктивности с погодными факторами нелинейная (Одум, 1975), поэтому перед регрессионным анализом использовали линеаризующее преобразование (логарифмирование обеих частей модели):

$$LnP = a_0 + a_1*\ln S_1 + a_2*\ln S_2 + a_3*\ln ГТК, \quad (4)$$

где a_0, a_1, a_2, a_3 – параметры модели;

S_1 – суммы осадков октябрь – ноябрь;

S_2 – сумма осадков январь – май;

ГТК – гидротермический коэффициент Селянинова за сентябрь.

Для сообществ агроземов (Ф и Б-1), константы регрессионных моделей статистически не значимы. Для сообществ техноземов (Б-2, И-1, И-2) выделен-

ные погодные параметры могут оказывать значимое влияние, как на надземную, так и подземную фитомассу (Таблица 4.7). При этом изменение надземной фитомассы в зависимости от количества осадков по периодам может демонстрировать как положительные, так и отрицательные тенденции. Связь подземной фитомассы с зимне-весенними осадками на всех участках положительная, с осенними – отрицательная для сообществ агроземов и положительная для сообществ техноземов. Слабое (статистически незначимое) влияние зимне-весенних осадков на подземную фитомассу на участке И-2, возможно, связано с отсутствием поблизости лесных массивов, способствующих снегозадержанию. В отличие от этого участка на Б-1 и И-1 в окружении представлены молодые лесные сообщества, которые и обеспечивают снегозадержание. Увеличение ГТК сентября во всех случаях отрицательно сказывается на фитомассе.

Однако, в большинстве случаев константы при рассматриваемых предикторах статистически не значимы (Таблица 4.7), что позволяет говорить только о тенденции возможного влияния рассматриваемых факторов на фитомассу.

Таблица 4.7 – Характеристика уравнения (4) для надземной и подземной фитомассы

Участок	Константа и независимая переменная				R^2	p
	a_0	$a_1 lnS_1$	$a_2 lnS_2$	$a_3 lnГТК$		
надземная фитомасса						
Ф	3.31	1.08	–0.48	–0.25	0.06	0.39
Б-1	2.23	–0.49	1.00	–0.11	0.05	0.47
Б-2	0.71	**1.82**	–0.66	**–0.73**	0.26	<0.003
И-1	1.00	**3.17**	**–1.82**	**–0.55**	0.23	<0.007
И-2	–8.41	–1.56	3.99	**–0.76**	0.30	<0.004
Подземная фитомасса						
Ф	3.17	–0.44	0.84	–0.15	0.11	0.15
Б-1	6.66	–1.49	1.00	–0.06	0.11	0.15
Б-2	–7.12	0.36	**2.05**	**–0.69**	0.38	< 0.001
И-1	–7.65	0.59	**1.98**	–0.20	0.40	< 0.001
И-2	–2.65	1.37	0.39	**–1.37**	0.45	< 0.001

Примечание: полужирным выделены статистически значимые константы ($p < 0.05$).

С целью установить влияние сочетанного действия эдафических условий участков и погодных параметров на фитомассу, был выполнен анализ общих регрессионных моделей (GRM). Чтобы исключить возможное влияние стадии сукцессии фитоценозов соответствующие разным участкам, модели рассчитаны отдельно для агроземов и техноземов. Построена модель вида:

$$LnPa = a_0 + a_1 Z + a_2 \ln S_1 + a_3 \ln S_2 + a_4 \ln ГТК, \quad (5)$$

(Z кодирует участок, принимая значения 1 или 0).

Константы, их статистическая значимость ($p < 0.05$, выделены полужирным), коэффициенты детерминации регрессионных моделей представлены ниже:

Агроземы:

<u>надземная фитомасса,</u>

$$LnPa = 2.81 + 0.09\ Z\ (Ф) + 0.29 \ln S_1 + 0.25 \ln S_2 - 0.18 \ln ГТК;\ R^2 = 0.05, \quad (6)$$

<u>подземная фитомасса</u>,

$$LnPr = 4.89 + 0.07\ Z\ (Ф) - 0.94 \ln S_1 + 0.90 \ln S_2 - 0.10 \ln ГТК;\ R^2 = 0.10. \quad (7)$$

Техноземы:

<u>надземная фитомасса</u>,

$$LnPa = 2.51 - 0.01\ Z\ (И\text{-}1) + 0.06\ Z\ (И\text{-}2) + \mathbf{2.06}\ln S_1 - \mathbf{1.21}\ln S_2 - \mathbf{0.75}\ln ГТК;$$
$$R^2 = 0.18, \quad (8)$$

<u>подземная фитомасса</u>,

$$LnPr = -\mathbf{5.95} - \mathbf{0.19}Z\ (И\text{-}1) + \mathbf{0.32}Z\ (И\text{-}2) + 0.76 \ln S_1 + \mathbf{1.51}\ln S_2 - \mathbf{0.75} \ln ГТК;$$
$$R^2 = 0.33. \quad (9)$$

В каждую из моделей (6–9) последовательно (отдельно друг от друга) включали сочетанные эффекты ($Z \times \ln S_1$; $Z \times \ln S_2$; $Z \times \ln ГТК$), устанавливали их статистическую значимость и вклад в улучшение соответствующей модели (увеличение коэффициента детерминации).

Результаты анализа фитомассы сообществ агроземов показали, что ни один из рассматриваемых сочетанных эффектов *«участок × погодный параметр»* статистически не значим ($p > 0.05$) и не вносит существенный вклад в улучшение моделей 3 и 4 ($R^2 < 0.12$). Анализ фитомассы сообществ техноземов, напротив показал, что сочетанные эффекты *«участок × сумма осадков (октябрь–ноябрь)»* и *«участок × ГТК (сентябрь)»* статистически значимы ($p < 0.001$) и улучшают согласованность теоретических данных (полученных по моделям 5 и 6) с фактическими, как для надземной ($R^2 = 0.24$), так и подземной ($R^2 = 0.37–0.43$) фитомассы.

Таким образом, влияние погодных параметров (осадки и ГТК) на фитомассу изучаемых сообществ, проявляется по-разному, в зависимости от эдафических условий, включающих уровень загрязнения почвы тяжелыми металлами. Химическое загрязнение приводит к снижению фитомассы сообществ травянистых растений и повышает их чувствительность к погодным факторам.

Для объяснения наблюдаемых фактов рассмотрим соотношение надземной фитомассы и видовой насыщенности, структуру доминирования и участие агроботанических групп в фитомассе исследуемых сообществ.

4.3 Соотношение величины надземной фитомассы и видового богатства и насыщенности в исследуемых сообществах

Связь видового разнообразия экосистем с их функциональными характеристиками – устойчивостью и продуктивностью – принимается большинством экологов. Изменение видового разнообразия может влиять на базовые процессы в экосистемах – продукцию и разложение органического вещества в масштабах, сопоставимых с действием глобальных факторов. Анализ результатов множества отдельных экспериментов позволил рассчитать изменение средних значений первичной продукции в экосистемах при изменении видового богатства в них. Оказалось, что продукционный процесс в экосистемах зависит от видового разнообразия сильнее, чем процессы деструкции органического вещества. При уменьшении числа видов вдвое продукция экосистем снижается в среднем на

13 %. Влияние разнообразия на процесс разложения органического вещества менее очевидно: уменьшение разнообразия может приводить и к замедлению, и к ускорению процессов деструкции в экосистемах (A global synthesis reveals biodiversity loss… , 2012).

Взаимосвязь между надземной фитомассой и видовой насыщенностью сообществ отражает Рисунок 4.3.

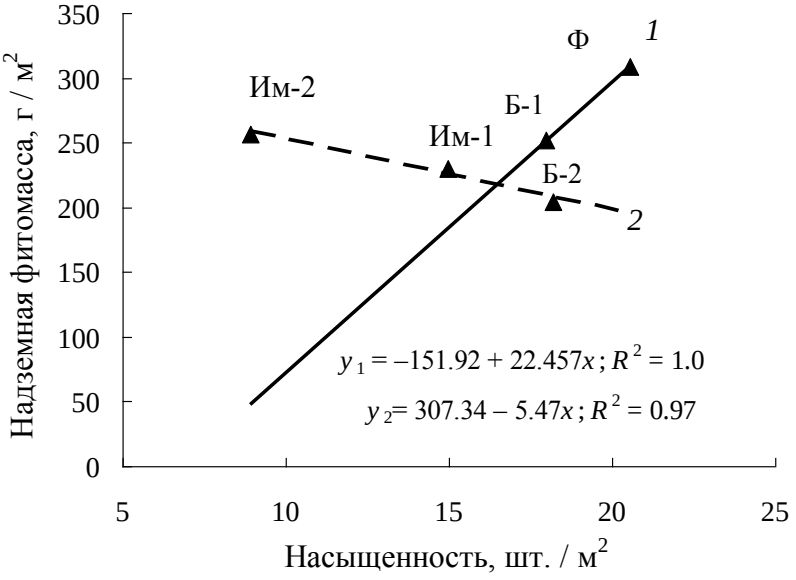


Рисунок 4.3 – Зависимость между надземной фитомассой и видовой насыщенностью сообществ на агроземах (*1*) и техноземах (*2*)

Прежде всего следует отметить, что при сходной видовой насыщенности (18 видов/м^2) надземная фитомассы сообществ агроземов (Б-1) выше, чем техноземов (Б-2). Дальнейшее повышение данного показателя в фитоценозах агроземов связано с увеличением видовой насыщенности, а техноземов – с уменьшением. Кроме того, на агроземах с ростом химического загрязнения (переход от Ф к Б-1) наблюдается снижение видовой насыщенности с 20.53 до 17.98 видов/м^2, которое сопровождается почти пропорциональным снижением фитомассы, наблюдаемым в градиенте сукцессионного возраста (Таблица 4.1–4.2).

На техноземах в градиенте загрязнения (переход от Б-2 к И-2) наблюдается снижение видовой насыщенности с 18.2 до 8.9 шт. / м^2, что сопровождается 20 % повышением надземной фитомассы. Это согласуется с данными большинства авторов, которые отмечают отсутствие единой формы зависимости между числом

видов и надземной фитомассой растительных сообществ. Наряду с наличием положительной корреляции между этими параметрами имеются многочисленные примеры унимодальной зависимости, при которой возможно существование экстремума (Букварева, Алещенко, 2013; Jennings, Williams, Stromberg, 2005; Graham, Duda, 2011 и др.).

Отрицательная корреляция между насыщенностью сообществ видами и фитомассой встречается в высокопродуктивных сообществах при использовании удобрений, а также в случае интенсивной эвтрофикации водных экосистем (Soil resources regulate productivity … , 2003; Establishment limitation … , 2004; Biodeversity, ecosystem function … , 2005).

Возможно, что обсуждаемая нами для техноземов отрицательная корреляция между надземной фитомассой и видовой насыщенностью отражает экстремальные условия, при которых наряду с относительно высоким количеством ресурсов среды имеют место факторы средового стресса (Букварева, Алещенко, 2013). В нашем случае высокое содержания тяжелых металлов в почве выступает в качестве стрессора и определяет низкий уровень видовой насыщенности сообществ, а повышенное содержание в ней сильнонасыщенных оснований и высокая обеспеченность подвижными формами фосфора и калия (Характеристика антропогенно деградированных почв … , 2013) способствуют увеличению фитомассы злаковых фитоценозов, формирующихся на техноземах импактной зоны (Рисунок 4.7, техноземы (*2*) – две верхние точки).

Таким образом, наблюдаемое снижение фитомассы в градиенте сукцессионного возраста сопровождается на агроземах снижением видовой насыщенности, на техноземах повышением, что является свидетельством различия динамики сообществ на агроземах и техноземах.

Ранее (*см.* Глава 3) было показано различие исследуемых сообществ по видовому богатству. Наибольшее число видов встречается в сообществах участков Ф и Б-1 (50 и 55 видов соответственно), что согласуется с низким уровнем их межгодовой изменчивости фитомассы. Средний уровнь видового богатства характерерн для сообществ участков Б-2 и И-1 (47 и 42 вида соотвественно). Наименьшим числом видов характеризуется сукцессионно более молодое сообщест-

во участка И-2 (32 вида). Такое распределение сообществ техноземов по видовому богатству соответствует уровню их межгодовой изменчивости фитомассы (Рисунок 4.2).

Тот факт, что фитомасса сообществ травянистых растений определяется не только уровнем химического загрязнения, но и основными агрохимическими особенностями агроземов и техноземов и сукцессионным возрастом фитоценозов подтверждает кластерный анализ результатов (Рисунок 4.4).

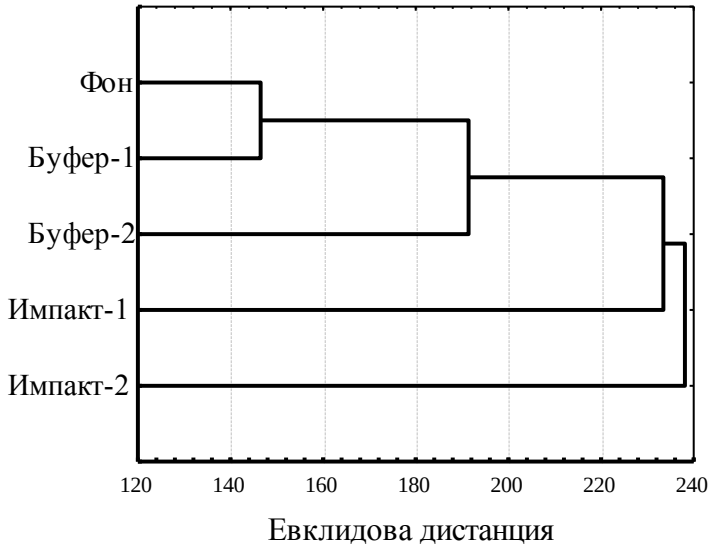


Рисунок 4.4 – Кластерный анализ надземной фитомассы травяных сообществ на участках с различным уровнем их химического загрязнения

В отдельные кластеры объединяются сообщества Ф и Б-1, близкие по агрохимическим особенностям почв, на которых они произрастают (агроземы), и сукцессионному возрасту (луговые сообщества). Сообщества техноземов (Б-2, И-1, И-2) не образуют единого кластера, что, видимо, определяется их различиями в сукцессионном возрасте и уровне загрязнения почв тяжелыми металлами. Сообщество Б-2 расположено ближе к Б-1, так как оно тоже является луговым и произрастает в условиях среднего уровня химического загрязнения почв.

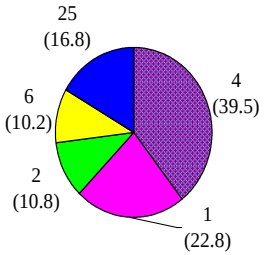
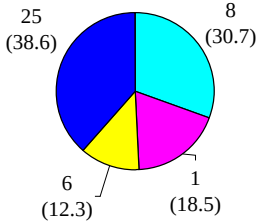
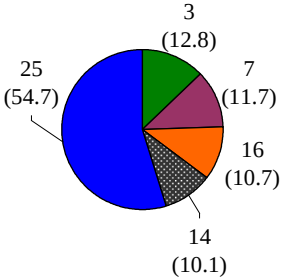
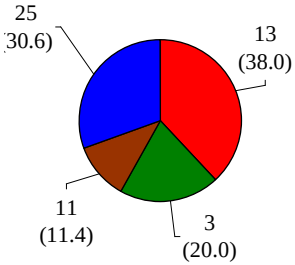
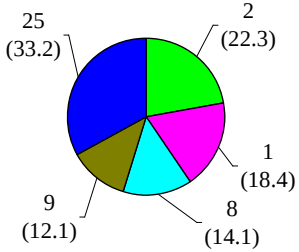
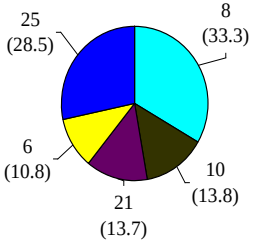
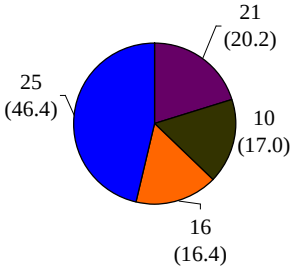
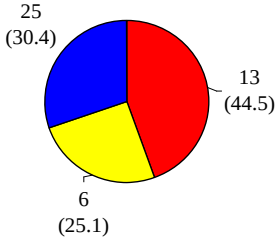
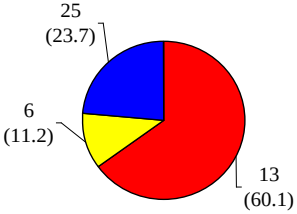
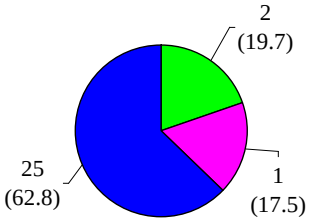
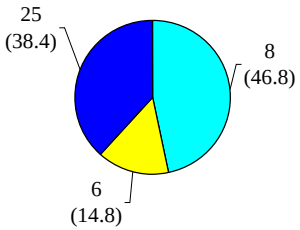
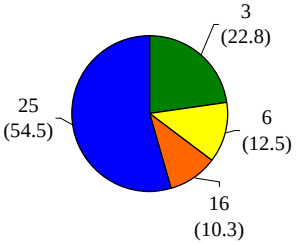
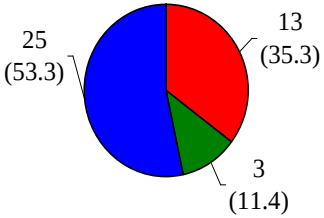
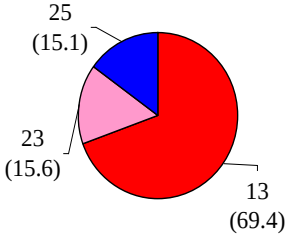
Сообщества участков И-1 и И-2 (злаковые) стоят ближе друг к другу, чем все остальные по величине Евклидовой дистанции, но не образуют единого кластера, что определяется, видимо, различным уровнем загрязнения почвы, и различиями в сукцессионном возрасте.

4.4 Структура доминирования сообществ по надземной фитомассе

В составе сообществ травянистых растений исследуемых территорий выявлено 78 видов, входящих в состав 60 родов и 19 семейств (Особенности почв … , 2015). Видовой состав и доля участия отдельных видов в общей надземной фитомассе сообществ травянистых растений представлены на Рисунке 4.5.

В соответствии с рекомендациями Б. М. Миркина с соавт. (1989), к доминантам были отнесены виды, господствующие в сообществе по фитомассе. При этом величина фитомассы у доминирующих видов может быть разной. А. И. Баканов (1987) виды с долей участия в фитомассе более 50 % относит к абсолютным доминантам, от 23 до 50 % – к доминантам, от 6 до 22 % – субдоминантам. Сообщества с одним доминантом называются монодоминантными. Сообщества, обладающие доминантной группой, в составе которой несколько видов, близких по биомассе, считаются полидоминантными, виды этой группы называются содоминантами.

В своей работе близость видов по фитомассе мы определяли принадлежностью к одному классу доминирования, указанному выше.

	Фон	Буфер-1	Буфер-2	Импакт-1	Импакт-2
2006					–
2009					
2010					

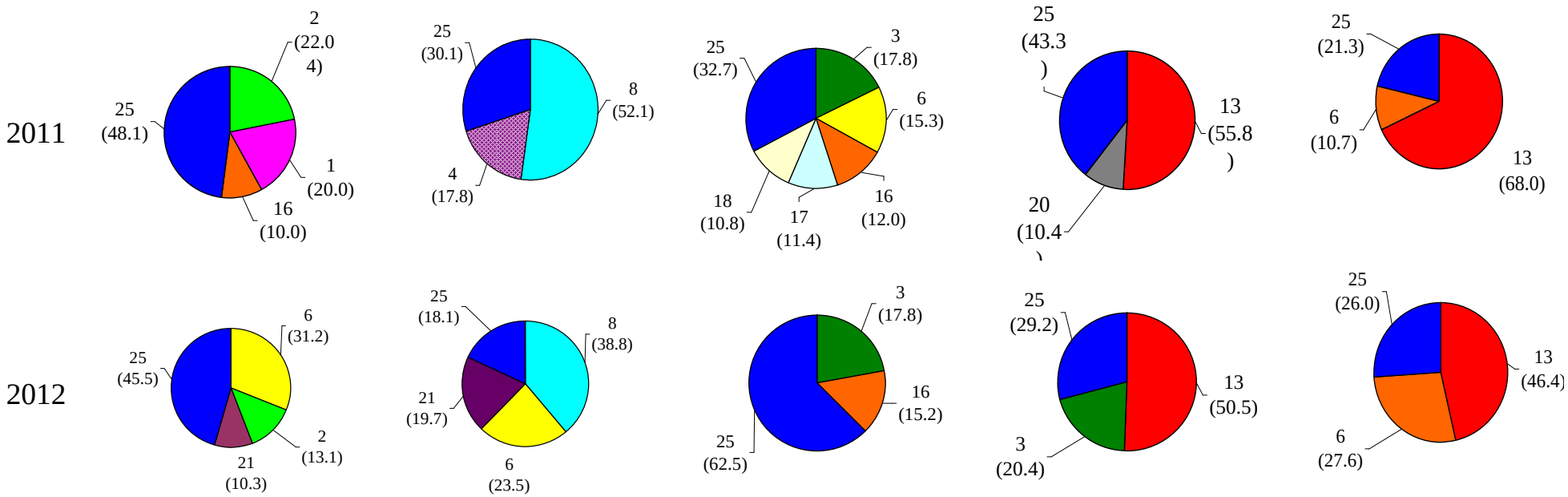


Рисунок 4.5 – Структура доминирования сообществ по надземной фитомассе в разные вегетационные сезоны:
1 – мятлик узколистный (*Poa angustifolia* L.); 2 – бедренец камнеломка (*Pimpinella saxifraga* L.); 3 – клевер луговой (*Trifolium pratense* L.); 4 – клевер средний (*Trifolium medium* L.); 5 – клевер ползучий (*Trifolium repens* L.); 6 – чина луговая (*Lathyris pratensis* L.); 7 – вероника дубравная (*Veronica chamaedrys* L.); 8 – манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris* L.); 9 – кострец безостый (*Bromopsis inermis* L.); 10 – мятлик болотный (*Poa palustris* L.); 11 – донник белый (*Melilotus albus* Medik.); 12 – люцерна хмелевидная (*Medicago lupulina* L.); 13 – вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.); 14 – вероника длиннолистаная (*Veronica longifolia* L.); 15 – одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* L.); 16 – тмин обыкновенный (*Carum carvi* L.); 17 – тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium* L.); 18 – нивяник обыкновенный (*Leucanthemum vulgare* Lam.); 19 – пижма обыкновенная (*Tanacetum vulgare* L.); 20 – иван-чай (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.); 21 – овсяница луговая (*Festuca pratensis* Huds.); 22 – тимофеевка луговая (*Phleum pratense* L.); 23 – бодяг щетинистый (*Cirsium setosum* (Willd.) Bess.); 24 – лютик едкий (*Ranunculus acris* L.); 25 – прочие.

Фоновая зона. Сообщество обладает полидоминантной структурой (Рисунок 4.5). В состав доминирующей группы в разные годы (2006, 2009–2011 гг.) входят виды: клевер средний (*Trifolium medium* L.) (доля участия в надземной фитомассе – 40 %), бедренец камнеломковый (*Pimpinella saxsifraga* L.) (20–22 %), мятлик узколистный (*Poa angustifolia* L.) (18–23 %), манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris* L.) (14 %), кострец безостый (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub. (Zerna inermis (Leyss.) Lindm.) (12%), тмин обыкновенный (*Carum carvi* L.) (10 %). В 2012 г. в сообществе выделяется один доминант – чина луговая (*Lathyris pratensis* L.) (31 %) и два субдоминанта – бедренец камнеломковый (*Pimpinella saxsifraga* L.) (13 %) и овсяница луговая (*Galium malligo* L.) (10 %). Доля группы «прочие» в надземной фитомассе в анализируемые вегетационные сезоны варьирует от 17 до 63 %. Из приведенного описания следует, что по составу доминантной группы сообщество является сменнодоминантным.

Буферная зона. Б-1 – сообщество независимо от условий вегетационного сезона характеризуется устойчивым доминированием манжетки обыкновенной (доля в надземной фитомассе от 31 до 52 %) и является монодоминантным. При наличии одного доминанта в сообществе присутствуют несколько субдоминантов, меняющихся по вегетационным сезонам: мятлик узколистный (*Poa angustifolia* L.) (14–19 %), чина луговая (*Lathyris pratensis* L.) (11–23 %), овсяница луговая (*Galium malligo* L.) (14–20 %), клевер средний (*Trifolium medium* L.) (18 %) (Рисунок 4.5). Наибольшее число субдоминантов отмечено в 2009 г. В 2012 г., когда манжетка обыкновенная выступает в роли содоминанта, сообщество характеризуется полидоминантной структурой. Вклад группы «прочие виды» составил в разные годы от 18 до 39 %.

Б-2 – сообщество является полидоминантным. В качестве содоминантов в разные годы (2006, 2009–2011 гг.) в данном сообществе выступают виды: клевер луговой (*Trifolium pratense* L.) (13–18 %), овсяница луговая (*Galium malligo* L.) (20 %), мятлик болотный (*Poa palustris* L.) (17 %), чина луговая (*Lathyris pratensis* L.) (13–15 %), тмин обыкновенный (*Carum carvi* L.) (11–16 %), тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium* L.) (11 %), поповник обыкновен-

ный (*Leucanthemum vulgare* Lam.) (10 %), вероника дубравная (*Veronica chamaedrys* L.) (12 %), вероника длиннолистая (*Veronica longifolia* L.) (10 %). Доля участия группы «прочие виды» составляет 33–63 % в общей структуре надземной фитомассы. В 2010 г. в сообществе встречается один доминант – клевер луговой (*Trifolium pratense* L.) (23 %) и 2 субдоминанта – чина луговая (*Lathyris pratensis* L.) (13 %) и тмин обыкновенный (*Carum carvi* L.) (10 %). В целом в период наблюдения по составу доминантой группы сообщество является сменнодоминантным.

Импактная зона. И-1 – сообщество характеризуется устойчивым доминированием вейника наземного (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.) с долей участия в надземной фитомассе 35–53 %. Абсолютным доминантом этот вид выступает только в 2011 и 2012 гг.; в 2006 и 2010 гг. в статусе доминанта. В большинстве случаев субдоминантом является клевер луговой (*Trifolium pratense* L.) (11–20 %), в отдельные годы – иван-чай (*Chamaenerium angustifolium* Adans.) (10 %), донник белый (*Melilotus albus* Medik.) (11 %). В 2009 г. в сообществе присутствуют два содоминанта – вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.) (45 %) и чина луговая (*Lathyris pratensis* L.) (25 %). Вклад «прочих» видов составил 29–53 %.

И-2 – сообщество характеризуется устойчивым доминированием вейника наземного (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.) с долей участия 46–69 %. В 2009–2011 гг. он является абсолютным доминантом, в качестве субдоминантов выступают чина луговая (*Lathyris pratensis* L.) (11 %) или бодяк щетинистый (*Cirsium setosum* (Willd.) Bess.) (16 %). В 2012 г. доля вейника в общей фитомассе немного меньше 50 % (46,4 %) и наряду с ним фитомассу, соответствующую статусу доминанта, развивает чина луговая (28 %.) Группа прочие виды в структуре доминирования составила 15–26 %.

Таким образом, структура доминирования рассматриваемых сообществ изменчива по вегетационным сезонам. Изменения проявляются как в смене доминатов и (или) содоминантов, так и доли их участия в общей фитомассе. Последнее подтверждают коэффициенты вариации (C_v): для сообщества агроземов степень варьирования доли доминанта выше (C_v = 20–21 %), чем для фитоцено-

зов техноземов (C_v = 12–19 %). Это свидетельствует о лабильности видовой структуры, которая в большей мере выражена в сообществах агроземов и в меньшей – в фитоценозах техноземов. Это объясняет высокую устойчивость сообществ агроземов, характеризующихся меньшими межгодовыми колебаниями надземной фитомассы (C_v = 9–15 %) по сравнению с фитоценозами техноземов (C_v = 34–46 %).

Полученные результаты согласуются с исследованиями К. А. Куркина (1998), который показывает, что в полидоминантных сообществах подбираются виды-содоминанты конкурентно однотипные, но экологически различные: оптимум одних приурочен к «сухим» годам, а других – к «влажным». Так, вспышки массового размножения бобовых на лугах приурочены к сезонам с обилием осадков и пониженными температурами. Осадки, вымывая из почвы нитраты и подавляя процесс нитрификации, ослабляют рост злаков. В последующие годы обилие бобовых падает, и, как следствие, наблюдается сильное разрастание злаков. В итоге «сменно работающие» содоминанты, несмотря на переменность увлажнения и температуры, обеспечивают стабильность фитоценоза как целого.

4.5 Участие агроботанических групп в фитомассе исследуемых сообществ травянистых растений

Установленные нами различия в надземной фитомассе сообществ фоновой и техногенно нарушенных территорий в разные вегетационные сезоны также могут быть обусловлены изменением соотношения агроботанических групп (бобовые, злаки, разнотравье).

4.5.1 Видовой состав доминантов отдельных агроботанических групп

Большое значение при оценке продукционных и деструкционных процессов имеет состав доминантов исследуемых агроботанических групп.

Сообщество фоновой зоны – доминирующими в надземной фитомассе видами являются: в составе бобовых – чина луговая (*Lathyris pratensis* L.) (с долей участия в общей фитомассе в разные годы – 9–31 %), клевер луговой (*Trifolium pratense* L.) (7–9 %); злаков – мятлик узколистный *angustifolia* L.) (13–18 %), ов-

сяница луговая (*Festuca pratensis* Huds.) (8–10 %); разнотравья – бедренец камнеломковый (*Pimpinella saxsifraga* L.) (9–22 %), тмин обыкновенный (*Carum carvi* L.) (7–10 %), пижма обыкновенная (*Tanacetum vulgare* L.) (7–20 %).

Сообщества буферной зоны: участок Буфер-1 – доминирующими в фитомассе видами являются: среди бобовых – чина луговая (*Lathyris pratensis* L.) (7–23 %), клевер средний (*Trifolium medium* L.) (8–18 %); среди злаков – мятлик болотный (*Poa palustris* L.) (4–14 %), щучка дернистая (*Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. (D. caespitosa subsp. caespitosa) (10 %), мятлик узколистный (*Poa angustifolia* L.) (4–9 %), овсяница луговая (*Festuca pratensis* Huds.) (14–20 %); среди разнотравья – манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris* L.) (33–52 %). Буфер-2 – доминирующие виды: в составе бобовых – чина луговая (*Lathyris pratensis* L.) (4–15 %), клевер луговой (*Trifolium pratense* L.) (18–23 %); злаков – овсяница луговая (*Festuca pratensis* Huds.) (6–20 %), мятлик болотный (*Poa palustris* L.) (6–17 %); разнотравья – тмин обыкновенный (*Carum carvi* L.) (10–17 %), тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium* L.) (5–11 %).

Сообщества импактной зоны: Импакт-1 – доминирующие в фитомассе виды: в составе бобовых – чина луговая (*Lathyris pratensis* L.) (5–25 %), клевер луговой (*Trifolium pratense* L.) (9–20 %); злаков – вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.) (35–56 %); разнотравья – мать-и-мачеха (*Tussilago farfara* L.) (4–9 %), иван-чай (*Chamaenerium angustifolium* Adans.) (5–10 %), бодяк щетинистый (*Cirsium setosum* (Willd.) Bess.) (4–6 %). Импакт-2 – доминируют в составе фитомассы бобовых – чина луговая (*Lathyris pratensis* L.) (11–28 %), горошек мышиный (*Vicia cracca* L.) (4–9 %); злаков – вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.) (46–69 %); разнотравья – бодяк щетинистый (*Cirsium setosum* (Willd.) Bess.) (5–16 %), горчак желтый (*Picria hieracioides* L.) (2–5 %).

4.5.2 Влияние экологических факторов на фитомассу агроботанических групп

Представляет интерес анализ изменения соотношения агроботанических групп в разные по погодным условиям вегетационные сезоны. Ранее, методом

главных компонент было показано, что максимальные факторные нагрузки связаны с осенними и зимне-весенними осадками (F1 и F2), объясняющими до 39% дисперсии. Фактор F3 включает ГТК за сентябрь месяц (12.5% дисперсии). Характеристика этих погодных факторов за исследуемый период наблюдения представлена в Таблице 4.8.

Таблица 4.8 – Метеорологические показатели периода наблюдения

Год	Сумма осадков (октябрь-ноябрь), мм	Сумма осадков (январь-май), мм	ГТК сентября	Характеристика периода (Романова, Куракова, Ермакова, 1993)
2006	4.6	206.9	2.3	избыточное увлажнение
2009	78.0	150.4	6.52	избыточное увлажнение
2010	58.2	138.1	0.51	засушливо
2011	57.8	131.3	0.4	сухо
2012	54.6	175.1	1.31	достаточное увлажнение

Учитывая, что на сумму осадков осеннего и зимне-весеннего периода приходится максимальная доля дисперсии, они были выбраны в качестве ведущих, позволяющих разделить исследуемые годы наблюдений на влажные (2006 и 2012 гг.) и сухие (2009, 2010, 2011 гг.).

В Таблице 4.9 представлены данные по надземной фитомассе исследуемых агроботанических групп в разные вегетационные сезоны. Изменчивость надземной фитомассы каждой агроботанической группы на учетной площадке в пределах каждого исследуемого фитоценоза в течение года наблюдения очень велика – от 0 до 843 (г/м^2). Распределения этого признака *J*-образные (Рисунок 4.6). Кроме того, во многих случаях анализируемое распределение отличалось от нормального, что подтверждено *t*-критерием для A_s и E_x и *W*-критерием Шапиро – Уилка ($p < 0.05$) (Приложения В и Г). Поэтому при анализе данных использовали непараметрические методы – критерий Крускалла-Уоллиса (*КУ*) с последующими попарными сравнениями по критерию Вилкоксона – Манна – Уитни (*ВМУ*) с уче-

том поправки Бонферрони на множественные сравнения (Реброва, 2002). В качестве параметра положения использовали медиану.

Таблица 4.9 – Надземная фитомасса агроботанических групп в исследуемых сообществах, г/м^2

Участки исследования	Вегетационный сезон				
	2006	2009	2010	2011	2012
Бобовые					
Фон	145.21 ± 51.16	15.25 ± 5.31	50.29 ± 13.28	31.92 ± 23.31	128.02 ± 31.27
Буфер-1	70.51 ± 30.57	29.97 ± 11.75	49.27 ± 14.02	64.01 ± 28.54	51.15 ± 20.96
Буфер-2	40.83 ± 17.81	10.54 ± 7.14	138.47 ± 36.76	45.17 ± 21.23	79.48 ± 34.14
Импакт-1	99.31 ± 64.53	97.22 ± 83.39	61.68 ± 18.08	5.90 ± 5.90	104.14 ± 52.07
Импакт-2	–	62.38 ± 17.38	37.30 ± 13.37	17.03 ± 3.61	79.99 ± 27.27
Злаки					
Фон	73.27 ± 14.65	85.37 ± 43.06	104.33 ± 19.01	87.20 ± 23.39	59.49 ± 14.15
Буфер-1	78.11 ± 40.65	80.83 ± 12.92	33.49 ± 4.36	36.16 ± 17.90	65.04 ± 23.64
Буфер-2	57.65 ± 24.53	93.90 ± 32.92	45.83 ± 19.51	19.76 ± 4.40	51.97 ± 17.83
Импакт-1	52.98 ± 15.30	161.16 ± 49.68	90.65 ± 29.40	52.27 ± 9.76	177.18 ± 39.56
Импакт-2	–	256.10 ± 48.08	234.83 ± 39.58	78.64 ± 19.81	80.30 ± 19.05
Разнотравье					
Фон	61.53 ± 7.26	114.38 ± 21.06	156.16 ± 28.66	133.58 ± 45.20	89.52 ± 19.01
Буфер-1	211.59 ± 76.73	115.36 ± 21.08	121.67 ± 15.51	149.53 ± 48.36	90.47 ± 31.98
Буфер-2	137.15 ± 36.79	91.64 ± 18.13	95.29 ± 22.04	48.75 ± 14.24	66.81 ± 10.60
Импакт-1	24.10 ± 6.95	77.65 ± 28.52	41.10 ± 9.37	54.71 ± 17.57	51.73 ± 21.12
Импакт-2	–	52.96 ± 27.37	62.00 ± 19.33	20.03 ± 5.92	46.42 ± 32.16

Примечание: «–» – нет значений.

Величины фитомассы растений разных агроботанических групп на учетной площадке (в определенный год наблюдения в конкретном исследуемом сообществе) не коррелированы (из 60 значений коэффициентов ранговой корреляции Спирмена только три отличаются от нуля на 5 % уровне значимости). Поэтому правомочен анализ результатов отдельно по каждой агроботанической группе.

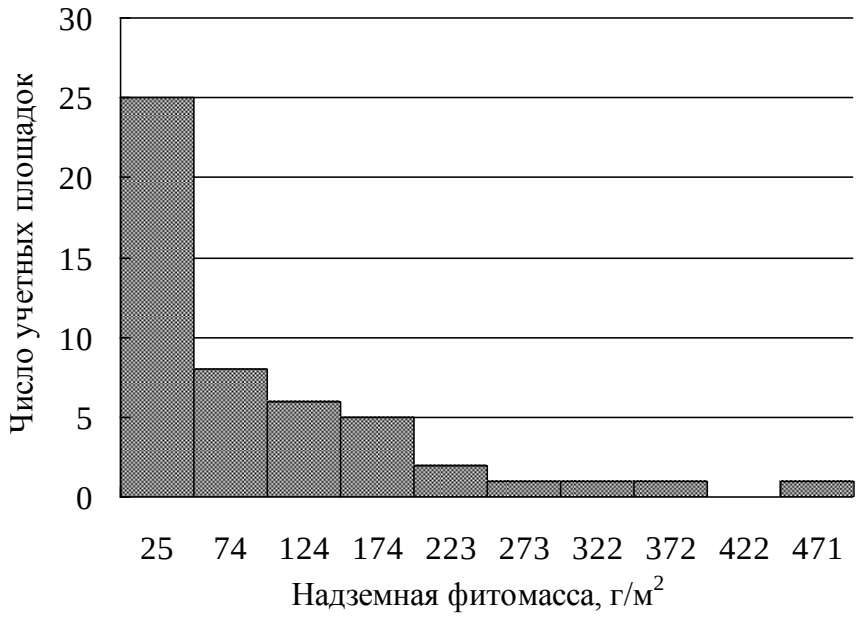


Рисунок 4.6 – Распределение фитомассы бобовых по учетным площадкам в 2012 г. (распределения для разных зон загрязнения не различаются)

Фитомасса разнотравья в разные годы наблюдений на каждом из участков статистически значимо не различается (*КУ*: $p = 0.10–0.78$). По суммарным за 4 года данным с возрастанием токсической нагрузки значения медиан монотонно уменьшаются (Рисунок 4.11; *КУ*: $p = 1.4 \times 10^{-8}$). При попарных сравнениях Фон и Б-1 отличаются от И-1 и И-2 (*ВМУ*: $p = 1.0 \times 10^{-6}–5.8 \times 10^{-4}$), Б-2 отличается от И-2 (*ВМУ*: $p = 1.6 \times 10^{-4}$; в обоих случаях с поправкой Бенферрони разница значима при $p < 0.01$).

Для бобовых величина фитомассы различается в разные годы на участках Ф (*КУ*: $p = 6.4 \times 10^{-3}$), Б-2 (*КУ*: $p = 1.1 \times 10^{-2}$) и на И-1 (*КУ*: $p = 4.7 \times 10^{-3}$), поэтому зависимость фитомассы бобовых от токсической нагрузки анализировали отдельно по годам. Установлено, что фитомасса бобовых не зависела от уровня загрязнения в 2009 г. (*КУ*: $p = 0.13$), 2010 г. (*КУ*: $p = 0.28$) и в 2012 г. (*КУ*: $p = 0.54$).

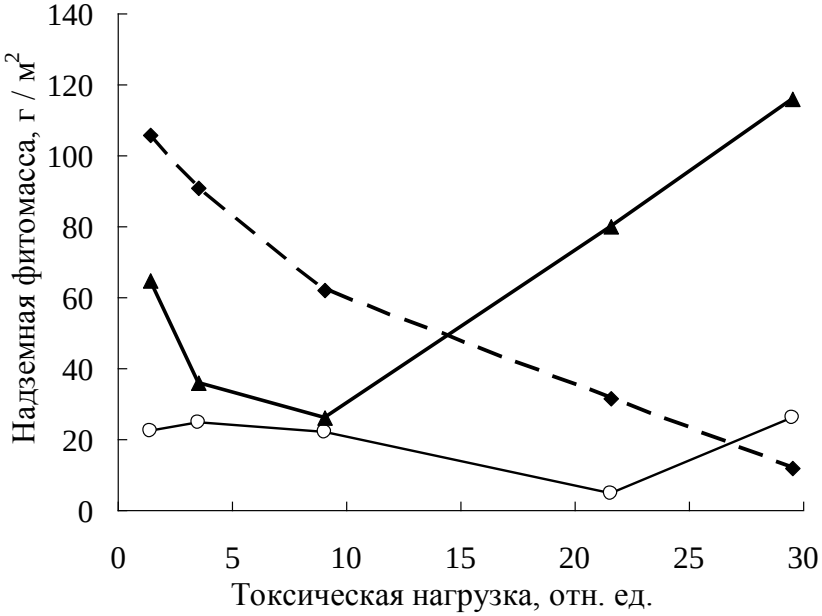


Рисунок 4.7 – Зависимость фитомассы бобовых (*1*), разнотравья (*2*), злаков (*3*) от токсической нагрузки (на рис. приведены медианы)

В 2011 г. эффект загрязнения проявляется (*КУ*: $p = 0.0076$), но не носит систематического характера: фитомасса на И-1 ниже, чем на Б-1 (*ВМУ*: $p = 7.6 \times 10^{-4}$ с поправкой Бонферрони разница значима при $p < 0.01$), и ниже, чем на И-2 (*ВМУ*: $p = 4.7 \times 10^{-3}$ с поправкой Бонферрони разница значима при $p < 0.05$), за счет того, что на 9 из 10 площадках на участке И-1 бобовые отсутствовали. Можно считать, что общая за все годы наблюдений фитомасса бобовых не зависит от уровня токсической нагрузки (Рисунок 4.7).

Фитомасса злаков различается по годам на участках Б-1 (*КУ*: $p = 3.2 \times 10^{-2}$) и И-2 (*КУ*: $p = 1.8 \times 10^{-3}$), поэтому ее зависимость от токсической нагрузки анализировали отдельно в 2009, 2010 гг. и т. д. Изменение фитомассы злаков в градиенте токсической нагрузки значимо в 2009 г. (*КУ*: $p = 0.0057$, из множественных сравнений критерием ВМУ с поправкой Бонферони при $p < 0.05$) значимо только различие Б-1 от И-2 ($p = 0.0028$), в 2010 г. (*КУ*: $p = 0.0005$, из множественных сравнений критерием *ВМУ* с поправкой Бонферрони значимы при $p < 0.05$) Б-1 и Б-2 против И-2 в сторону больших значений на И-2. Значима также разница Ф с Б-1, но с большей величиной на Ф ($p = 1.0 \times 10^{-3} – 3.6 \times 10^{-3}$), в 2011 г. (*КУ*: $p = 0.004$, из множественных сравнений критерием ВМУ с поправ-

кой Бонферрони значима разница Б-2 с И-2 на 5 % уровне, $p = 2.8 \times 10^{-3}$). В 2012 г. различие фитомассы в градиенте токсической нагрузки статистически незначимо ($p = 0.54$). Отмечена тенденция увеличения фитомассы злаков на И-2 и тенденция ее уменьшения на Б-1 и Б-2 по сравнению с Ф (Рисунок 4.7).

В 2009, 2010, 2011 гг. фитомасса злаков почти на всех участках превышала таковую бобовых. Наиболее выражено это было на фоновом участке. При этом она в 2009 и 2010 гг. в 2–3 раза возрастала в градиенте токсической нагрузки, достигая максимальных значений на участке И-2 (256.1 и 234.8 г/ м^2, соответственно). Именно за счет злаков в 2009–2010 гг. наблюдалось повышение надземной и подземной фитомассы на загрязненных участках (Таблицы 4.1 и 4.9).

Во влажные годы (2006 и 2012 гг.) наибольшая фитомасса бобовых была на фоновом участке. В остальные периоды исследования на этом участке показатель был в 3.1–7.5 раз ниже. Отметим, что в эти годы фитомасса бобовых на большинстве участков была выше, чем у злаков. Таким образом, сухие годы оказались благоприятными для злаков, а влажные – для бобовых. Это согласуется с литературными данными (Миркин и др., 1985; Куркин, 1998). Наиболее выражен данный эффект был на участке фоновой зоны, на котором формируется сменно доминантное сообщество.

Известно, что вспышки массового размножения бобовых на лугах приурочены к сезонам с обилием осадков и низкими весенне-летними температурами (Куркин, 1966; 1998). Разрастание бобовых в 2006 и 2012 гг., возможно, было связано с вымыванием нитратов и подавлением процесса нитрификации, это способствовало ослаблению роста злаков. Следовательно, обилие влаги в зимне-весенний период создает оптимальные условия для развития надземной фитомассы бобовых. В свою очередь бобовые, обогащая почву азотом, подавляли деятельность клубеньковых бактерий и тем самым создали благоприятные условия для разрастания злаков. Таким образом, бобовые и злаки изменяют азотный режим почвы в неблагоприятную сторону для себя, но благоприятную для соперника (Куркин, 1998). Можно предположить, что увеличение общей продук-

тивности сообществ травянистых растений с ростом химического загрязнения почвы в 2009 и 2010 гг. обусловлено возрастанием надземной фитомассы злаков.

На Рисунке 4.8 показаны доли фитомассы различных агроботанических групп в общей надземной фитомассе. Соотношение «разнотравье – бобовые – злаки» изменяется в градиенте химического загрязнения почв от 46.8 : 21.3 : 31.9 на участке Ф до 17.7 : 19.1 : 63.2 на И-2.

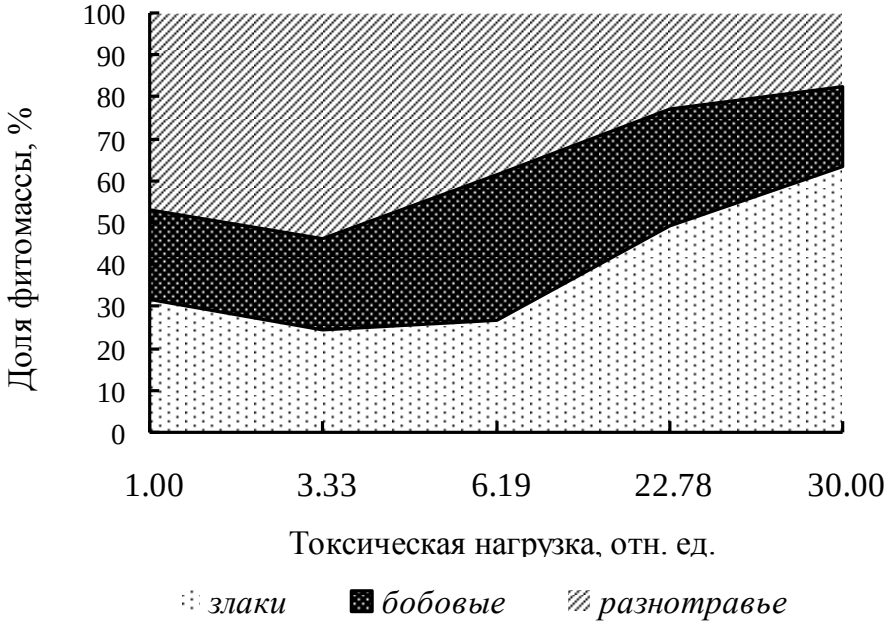


Рисунок 4.8 – Соотношение долей фитомассы разных агроботанических групп в общей надземной фитомассе

В подземной фитомассе сообщества фонового участка распределение по агроботаническим группам следующее: бобовые – 23 %, злаки – 32 %, разнотравье – 45 %. Наибольшие изменения в структуре подземной фитомассы отмечены на загрязненных участках, где наблюдается снижение доли разнотравья до 21 %, бобовых – до 17 % и повышение доли злаков до 62 %. Аналогичные данные о повышенной устойчивости злаков к тяжелым металлам отмечены и другими авторами (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Титов, Таланова, Казнина, 2007; Влияние повышенных концентраций кадмия и цинка …, 2013 и др.).

Таким образом, в градиенте токсической нагрузки фитомасса разнотравья, отнесенная к единице площади, уменьшается, у злаков – возрастает, у бобовых – остается без изменения. При этом общая фитомасса всех агроботанических групп

в пределах агроземов не различается. На техноземах фитомасса злаков при малых нагрузках (Б-2) ниже, чем на агроземах. С нашей точки зрения, своеобразие распределений (J-образное) надземной фитомассы с единицы площади и отдельные нерегулярные в разные годы ее значения при разных нагрузках указывают на неоднородность загрязнения почвы и, вероятно, связанную с этим нерегулярность распределения видов травянистых растений в пределах выделенных фитоценозов, что согласуется с данными других исследователей (Воробейчик, 2002).

Резюме

Надземная и подземная фитомасса исследуемых сообществ зависит от сукцессионного возраста сообществ, почвенных и погодных условий. Анализ средних значений надземной фитомассы изученных сообществ за рассматриваемый период свидетельствует, что определяющим фактором является сукцессионный возраст. На агроземах градиент сукцессионного возраста сообществ совпадает с градиентом химического загрязнения почвы, а на техноземах – эти градиенты противоположно направлены. В нашем случае в градиенте сукцессионного возраста (старение) наблюдается снижение фитомассы сообществ независимо от уровня загрязнения.

Проявление сукцессионных особенностей фитоценозов модифицируют погодные условия. Проанализировано влияние на фитомассу сообществ травянистых растений следующих погодных факторов: среднемесячных температур воздуха, суммы осадков по месяцам (мм), гидротермический коэффициент Т. Г. Селянинова (ГТК). Среди изученных погодных факторов наибольшее влияние на надземную фитомассу исследуемых сообществ оказывают осадки за период октябрь-ноябрь и январь-май месяцы, а также гидротермический коэффициент Селянинова за сентябрь месяц. Не обнаружено влияния среднемесячных температур на надземную и подземную фитомассу исследуемых травяных сообществ.

Во влажные годы (количество осадков с января по май от 175 до 206 мм) надземная фитомасса в градиенте загрязнения снижалась, а в сухие (138–150 мм)

возрастала на максимально загрязненных участках за счет увеличения фитомассы злаков, доминирующих в этих сообществах. Следовательно, сухие вегетационные сезоны благоприятны для развития надземной фитомассы злаков, влажные – для бобовых. Данные эффект наиболее выражен в сменно доминантном сообществе фоновой зоны. Установленные нами различия в надземной фитомассе сообществ фоновой и техногенно нарушенных территорий в разные вегетационные сезоны обусловлены изменением соотношения агроботанических групп (бобовые, злаки, разнотравье), обладающих разной чувствительностью к химическому загрязнению.

Анализ влияния выделенных погодных условий на фитомассу сообществ травянистых растений показал отсутствие статистически значимого влияния этих факторов на надземную и подземную фитомассу сообществ агроземов, в отличие от фитоценозов техноземов, для которых влияние этих факторов статистически значимо. Следовательно, химическое загрязнение повышает чувствительность травяных сообществ к колебанию погодных условий, как в надземной, так и в подземной сфере. Наблюдаемые различия в надземной сфере связаны с особенностями видовой структуры рассматриваемых сообществ. Степень варьирования доли доминанта в надземной фитомассе в сообществах агроземов выше (C_v = 20–21 %), чем фитоценозах техноземов (C_v = 12–19 %). Это свидетельствует о лабильности видовой структуры, которая в большей мере выражена в сообществах агроземов и, несмотря на переменность увлажнения и температуры, обеспечивает стабильность продуктивности фитоценоза как целого (межгодовые колебания надземной фитомассы на агроземах низкие (C_v = 9–15 %) по сравнению с фитоценозами техноземов (C_v = 34–46 %)). Таким образом, меньшая лабильность видовой структуры сообществ техноземов лежит в основе их пониженной устойчивости к погодным факторам, следствием чего является более выраженное изменение их надземной фитомассы в разные годы в сторону увеличения или уменьшения в основном фитомассы злаков. Следовательно, подземная фитомасса обнаруживает большую зависимость от группы почв и степени ее загрязнения тяжелыми металлами, чем надземная.

В целом химическое загрязнение почвы и условия вегетации в большей степени влияют на подземную фитомассу, чем на надземную. Максимальное влияние как на подземную, так и на надземную фитомассу оказывает их сочетанное действие. При этом от условий вегетационного сезона в большей степени зависит надземная фитомасса, а подземная определяется уровнем токсической нагрузки. Зависимость фитомассы от погодных условий возрастает в градиенте токсической нагрузки и наиболее выражена у злаковых сообществ в импактной зоне. В градиенте токсической нагрузки фитомасса разнотравья, отнесенная к единице площади, уменьшается, у злаков – возрастает, у бобовых – остается без изменения. Подземная фитомасса всех агроботанических групп снижается.

ГЛАВА 5. РАЗЛОЖЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ В ТРАВЯНЫХ СООБЩЕСТВАХ ФОНОВЫХ И ТЕХНОГЕННО НАРУШЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ

В ходе создания первичной биологической продукции луговыми сообществами следует различать два идущих одновременно, но противоположно направленных процесса: первичный синтез живого вещества и его разрушение, ведущее к пополнению в почве запасов гумуса и элементов минерального питания. Синтез органического вещества идет на первом трофическом уровне и в пределах растительного сообщества, распад – захватывает другие уровни и выходит за пределы фитоценоза (Продуктивность луговых сообществ, 1978; Андреяшкина, Пешкова, 2003).

В многочисленных работах, связанных с изучением продуктивности сообществ травянистых растений, чаще всего учитывается только первая сторона продукционного процесса без рассмотрения второй (Базилевич, Семенюк, 1983; Рациональное использование степных пастбищ … , 1989; Харитонов, 1991; Харитонов, Бойков, 1999). Кроме того, имеется ряд работ, освещающих только второю его сторону (Воробейчик, 1991, 1995, 1998; Гришкан, 1995; Андреяшкина, Пешкова, 2001; Курачев, Батурина, 2005 и др.). Комплексные исследования, охватывающие обе стороны продукционного процесса, малочисленны (Горчаковский, Коробейникова, 1975; Эколого-лесоводственная характеристика … , 1985; Андреяшкина, 1997; Анреяшкина, Пешкова, 2003).

В данной части работы представлены результаты исследования скорости разложения растительных остатков в сообществах травянистых растений, произрастающих в условиях различного химического загрязнения, с последующим обсуждением соотношения между синтезированной и разложившейся фитомассой на фоновых и техногенно нарушенных территориях.

Деструкция (от лат. *destructio* – «разрушение») – общее название процессов, протекающих с разрывом химических связей в макромолекулах и приводящих к уменьшению полимеризации или молекулярной массы (Химическая эн-

циклопедия, 1990). Деструкция – это разложение органического вещества (A global synthesis reveals biodiversity loss … , 2012). Под скоростью разложения (деструкции) понимают потерю веса образца за определенный период экспонирования, выраженную в долях от исходной массы (%) (Воробейчик, 2007).

Деструкцию (или целлюлозолитическую активность) можно оценить прямыми и косвенными методами. Прямые методы, такие как учет численности целлюлозолитиков методом посева почвенной суспензии на среду Гетчинсона, измерение активности фермента целлюлазы и др., достаточно трудоемки и требуют специального оборудования. Косвенные методы, в частности, аппликационные, более просты и достаточно информативны. Их суть заключается в том, что в почву или подстилку вносят искусственные субстраты. В качестве экспонируемого материала могут использоваться куски льняного или хлопчатобумажного полотен, стандартные образцы целлюлозы (фильтровальная бумага), растительный опад, а также смесь надземной фитомассы (Гришкан, 1995; Курачев, Батурина, 2005; Медведева, Бахмет, Яковлев, 2006; Паршина, 2007 и др.). Практикуют два варианта аппликационного метода – оценка потенциальной (измерение в оптимальных факторостатных условиях в лаборатории) и актуальной (измерение непосредственно в природе) скоростей деструкции целлюлозы (Экологическая токсикология, 2001).

5.1 Потенциальная скорость разложения растительных остатков на почве с разным уровнем химического загрязнения

Для изучения потенциальной скорости деструкции в качестве экспонированного материала нами была использована воздушно-сухая надземная фитомасса. Это позволило оценить влияние химического состава разлагаемого материала на скорость его деструкции и исключить особенности погодных условий. С этой целью в июле 2009 г. в исследуемых сообществах (Ф, Б-2, И-1) травянистых растений была собрана надземная фитомасса трех агроботанических групп (бобовые, злаки, разнотравье). В этих же биотопах из горизонта А1 были взяты образцы почвы. В лабораторном эксперименте, проведенном в течение ноября – декабря 2009 г.,

фитомассу экспонировали в почве с того же участка, с которого она была собрана. Период экспонирования образцов – 2 мес.

Установлено, что в почве фонового участка скорость разложения бобовых, злаков и разнотравья сходная (в пределах 35 %). С ростом химического загрязнения доля разложившихся растительных остатков разнотравья и бобовых возрастает от 36 до 56 % и от 35 до 53 %, соответственно; злаков – снижается от 37 до 22 % (Рисунок 5.1). Зависимость показателя у бобовых и злаков от уровня токсической нагрузки статистически значима (r = 0.69 и -0.48, соответственно; N = 36; p = 0.001–0.003), у разнотравья – находится на уровне тенденции (r = 0.20; N = 36; p = 0.24).

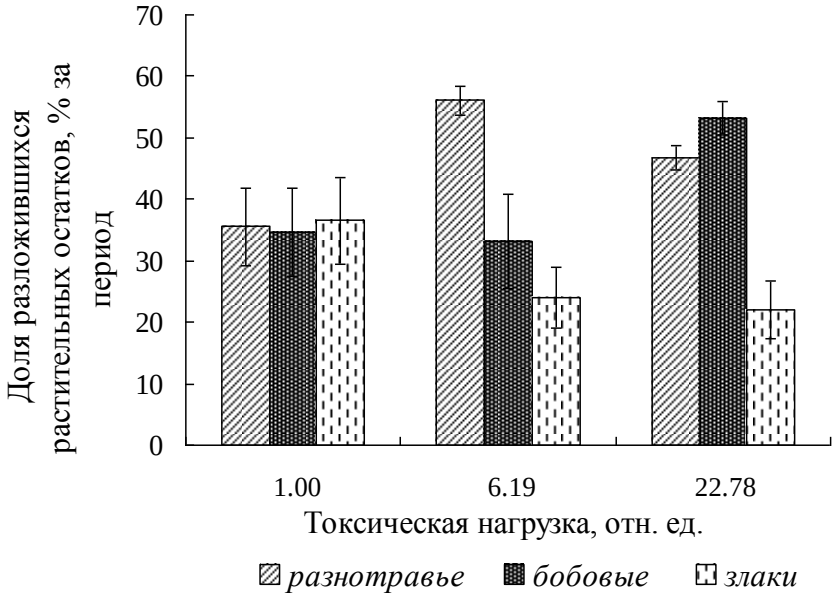


Рисунок 5.1 – Количество разложившихся растительных остатков за два месяца в лабораторном эксперименте

Различия в потенциальной скорости разложения исследуемых агроботанических групп подтверждены методом однофакторного дисперсионного анализа (F = 6.51; df = 2; 26; p = 0.006) (проверка данных на соответствие закону нормального распределения позволила принять H_0 – выборочное распределение соответствует закону нормального распределения (Приложение Д)). Вклад фактора «агроботаническая группа» в скорость деструкции составил 35 %. Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о значительной роли химического загрязнения почвы и состава разлагающегося растительного материала в изменении потенциальной скорости разложения органического вещества.

5.2 Актуальная скорость разложения растительных остатков на фоновых и техногенно нарушенных территориях

5.2.1 Средние темпы разложения растительных остатков

В Таблице 5.1 представлено количество разложившего растительного материала, выраженное в процентах от исходной массы, на участках, подверженных разному уровню химического загрязнения почвы и при различной продолжительности экспонирования образцов (Таблица 5.1).

Таблица 5.1 – Количество разложившихся растительных остатков в градиенте химического загрязнения (% за период)

Агроботанические группы	Токсическая нагрузка, отн. ед.				
	1.00	3.33	6.19	22.78	30.0
	1 период (два месяца экспонирования)				
Б	24.45 ± 1.62 (10)	26.35 ± 3.36 (10)	39.95 ± 2.66 (6)	31.72 ± 1.63 (10)	34.32 ± 2.33 (6)
З	23.66 ± 1.04 (10)	24.72 ± 1.35 (10)	31.18 ± 0.92 (5)	19.96 ± 1.06 (10)	27.26 ± 1.46 (5)
Р	24.58 ± 1.21 (10)	39.68 ± 1.43 (9)	46.34 ± 3.40 (8)	51.89 ± 0.95 (10)	49.46 ± 2.17 (3)
среднее	**24.23 ± 0.74**	**28.93 ± 1.99**	**40.33 ± 2.15**	**34.52 ± 2.54**	**35.05 ± 2.53**
2 период (четыре месяца экспонирования)					
Б	33.96 ± 1.63 (9)	25.48 ± 1.54 (9)	42.73 ± 1.51 (4)	45.69 ± 0.91 (10)	35.14 ± 1.90 (7)
З	32.14 ± 1.13 (10)	31.93 ± 2.96 (10)	37.19 ± 1.81 (7)	45.67 ± 1.86 (10)	32.54 ± 1.81 (10)
Р	37.69 ± 0.65 (9)	43.10 ± 2.44 (8)	60.95 ± 1.77 (5)	65.14 ± 0.93 (10)	51.58 ± 0.93 (10)
среднее	**34.26 ± 0.81**	**33.09 ± 1.94**	**45.30 ± 2.89**	**52.17 ± 1.85**	**40.27 ± 1.92**
3 период (шесть месяцев экспонирования)					
Б	31.96 ± 1.71 (10)	28.55 ± 2.17 (9)	39.94 ± 0.72 (4)	42.25 ± 1.52 (10)	30.77 ± 1.92 (10)
З	26.33 ± 3.05 (8)	32.61 ± 1.58 (10)	35.98 ± 1.23 (5)	39.04 ± 2.77 (10)	31.81 ± 1.22 (10)
Р	33.93 ± 1.32 (9)	45.07 ± 1.17 (10)	61.32 ± 1.19 (7)	59.88 ± 1.10 (10)	43.09 ± 1.27 (10)
среднее	**30.95 ± 1.29**	**35.64 ± 1.63**	**48.06 ± 3.11**	**47.6 ± 2.01**	**35.22 ± 1.33**

Продолжение таблицы 5.1

Агроботанические группы	Токсическая нагрузка, отн. ед.				
	1.00	3.33	6.19	22.78	30.0
	4 период (12 месяцев экспонирования)				
Б	32.59 ± 2.13 (10)	23.53 ± 3.77 (10)	41.87 ± 0.54 (3)	48.79 ± 1.23 (10)	32.88 ± 2.76 (9)
З	27.81 ± 1.90 (10)	30.59 ± 2.59 (10)	41.93 ± 2.67 (5)	45.29 ± 3.81 (8)	29.45 ± 3.58 (10)
Р	36.86 ± 2.08 (8)	33.62 ± 2.44 (10)	55.34 ± 5.29 (3)	54.49 ± 1.54 (9)	45.79 ± 2.50 (9)
среднее	**32.10 ± 1.33**	**29.24 ± 1.87**	**48.47 ± 1.29**	**35.81 ± 2.14**	**30.90 ± 1.85**
5 период (14 месяцев экспонирования)					
Б	28.51 ± 1.25 (10)	22.63 ± 5.33 (9)	39.27 ± 0.01 (3)	55.70 ± 0.95 (10)	31.55 ± 3.57 (8)
З	30.04 ± 1.75 (9)	27.70 ± 1.45 (9)	39.91 ± 0.01 (3)	54.46 ± 3.32 (10)	33.79 ± 2.30 (10)
Р	34.05 ± 3.28 (10)	45.35 ± 2.33 (10)	58.63 ± 1.20 (5)	60.47 ± 1.29 (10)	50.34 ± 1.36 (8)
среднее	**32.37 ± 2.74**	**53.19 ± 3.61**	**53.19 ± 3.61**	**56.88 ± 1.25**	**38.20 ± 2.18**
6 период (16 месяцев экспонирования)					
Б	21.30 ± 0.74 (10)	18.83 ± 2.90 (7)	46.47 ± 1.29 (4)	60.72 ± 1.55 (10)	40.28 ± 2.80 (10)
З	25.09 ± 2.37 (9)	35.17 ± 3.56 (8)	–	62.19 ± 1.78 (10)	36.22 ± 3.67 (9)
Р	37.27 ± 1.90 (9)	44.58 ± 2.99 (9)	66.77 ± 3.51 (4)	64.05 ± 1.36 (10)	52.38 ± 1.72 (9)
среднее	**27.65 ± 1.80**	**33.93 ± 3.04**	**56.62 ± 4.21**	**62.32 ± 0.97**	**42.86 ± 2.04**
7 период (24 месяца экспонирования)					
Б	25.69 ± 1.60 (9)	17.94 ± 3.07 (8)	–	46.43 ± 2.76 (10)	65.72 ± 2.64 (10)
З	25.31 ± 3.39 (10)	28.10 ± 4.05 (8)	–	42.70 ± 2.55 (10)	60.97 ± 3.11 (10)
Р	35.63 ± 2.39 (10)	30.50 ± 2.82 (6)	–	58.50 ± 3.64 (10)	64.63 ± 2.48 (10)
среднее	**28.99 ± 2.18**	**25.06 ± 2.25**	**–**	**49.21 ± 2.10**	**63.77 ± 1.51**

Примечание: Р – разнотравье, *Б* – бобовые, *З* – злаки. Приведено в числителе – среднее арифметическое ± ошибка среднего арифметического, в знаменателе в скобках – количество образцов; учетная единица – образец.

Проверка данных на соответствие закону нормального распределения (Приложение Е) позволила принять нулевую гипотезу и использовать методы параметрической статистики для анализа этих данных.

В большинстве случаев (за исключением 7 периода) количество разложившихся растительных остатков за определенный период экспонирования, выраженное в % от исходной массы, повышается с ростом техногенной нагрузки до средних ее уровней и снижается на максимально загрязненном участке импактной зоны. Зависимость количества разложившихся растительных остатков от уровня токсической нагрузки аппроксимируется уравнениями линейной регрессии (Таблица 5.2). Коэффициенты корреляции между исследуемым показателем и уровнем загрязнения почв во всех случаях статистически значимы. В большей степени эта зависимость выражена после двух лет экспонирования растительных остатков (седьмой период).

Таблица 5.2 – Результаты регрессионного анализа зависимости количества разложившихся растительных остатков (% от исходной массы) (y) от уровня загрязнения почв (x)

Период исследования	Срок экспонирования, мес.	r	R^2	Уравнение регрессии $y = a + bx$
Первый	2	0.37***	0.14	$y = (23.60 \pm 2.11) + (3.01 \pm 0.69)x$
Второй	4	0.40***	0.16	$y = (31.32 \pm 2.19) + (3.20 \pm 0.65)x$
Третий	6	0.25***	0.06	$y = (32.84 \pm 2.18) + (1.91 \pm 0.64)x$
Четвертый	12	0.35***	0.12	$y = (29.41 \pm 2.05) + (2.68 \pm 0.63)x$
Пятый	14	0.42***	0.18	$y = (28.30 \pm 2.75) + (4.15 \pm 0.82)x$
Шестой	18	0.54***	0.29	$y = (25.22 \pm 2.95) + (5.93 \pm 0.86)x$
Седьмой	24	0.79***	0.62	$y = (14.67 \pm 2.38) + (9.19 \pm 0.68)x$

Примечание: *** – $p << 0.001$.

В целом на техноземах деструкционные процессы идут быстрее, чем на агроземах (Рисунок 5.2).

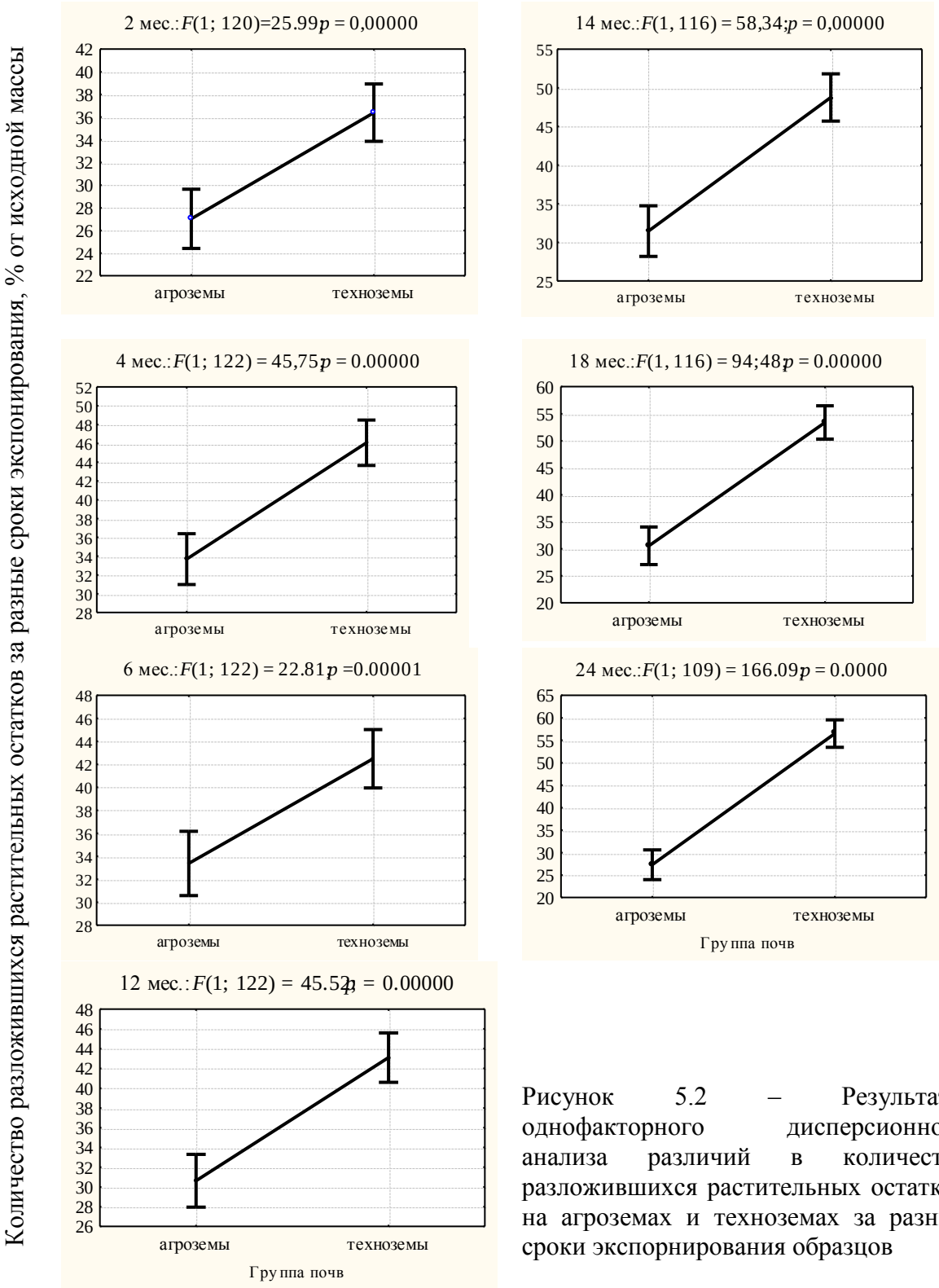


Рисунок 5.2 – Результаты однофакторного дисперсионного анализа различий в количестве разложившихся растительных остатков на агроземах и техноземах за разные сроки экспорнирования образцов

Различия между количеством разложившихся растительных остатков на агроземах и техноземах статистически значимы во все сроки экспонирования об-

разцов, что подтверждено однофакторным дисперсионным анализом (Рисунок 5.2) и *S*-методом Шеффе: 1 период: $F = 3.45$; 2 период: $F = 4.64$; 3 период: $F = 3.77$; 4 период: $F = 5.08$; 5 период: $F = 6.05$; 6 период: $F = 7.46$; $df = 4$; 145; 7 период: $F = 8.77$; $df = 3$; 116; $p = 0.01– 0.001$. На первый взгляд установленный факт противоречит литературынм данным, которые, как правило, свидетельствуют о снижении скорости деструкции опада в почвах, подверженных загрязнению тяжелыми металлами и соединениями серы (Воробейчик, 2002; Reduction of decomposition rate ... , 1991 и др.). Вместе с тем в литературе показан возможный обратный эффект. Исследования процессов деструкции в агроэкосистемах обнаружили, что на загрязненных почвах процессы разложения растительного материала могут протекать быстрее, чем на незагрязненных (Помазкина, 2011). Нами было показано, что при высоких концентрациях микроэлементов в почвах возрастает роль устойчивых к загрязнению деструкторов (бактерий и грибов), что ведет к ускорению процессов разложения (Почвенный микробиоценоз как показатель стабильности... , 2014).

5.2.2 Темпы разложения растительных остатков бобовых, злаков и разнотравья в природных условиях

Большое влияние на темпы деструкции оказывает химический состав разлагающегося растительного материала, который является питательным субстратом для микроорганизмов – основных деструкторов органического вещества (Аристовская, 1980; Кобак, 1988 и др.). В связи с этим на первом этапе нами были рассмотрены темпы разложения растительных остатков бобовых, злаков и разнотравья в градиенте загрязнения почв (*см.* Таблица 5.1).

Установлено, что количество разложившихся растительных остатков бобовых, злаков и разнотравья, выраженное в % от исходной массы, возрастает в градиенте токсической нагрузки независимо от сроков экспонирования образцов. В ходе двухфакторного дисперсионного анализа подтверждены статистически значимые различия в количестве разложившихся растительных остатков на неодинаковых по уровню загрязнения участках и в разные периоды их экспони-

рования (Таблица 5.3). Изменчивость исследуемого признака у всех агроботанических в большей степени определяется токсической нагрузкой, в меньшей – периодом экспонирования образцов. Вклад фактора «токсическая нагрузка» в общую дисперсию признака «количество разложившейся фитомассы» максимальный – у бобовых, минимальный – у злаков, а «периода исследования», наоборот, наибольший у злаков и наименьший у бобовых. Последнее обусловлено химическим составом разлагаемого материала, в частности, высокой лигнификацией клеточных оболочек у злаков. Велико также влияние взаимодействия исследуемых факторов.

Таблица 5.3 – Результаты двухфакторного дисперсионного анализа различий в количестве разложившихся растительных остаков бобовых, злаков и разнотравья на разных по уровню загрязнения участках и разные сроки экспонирования

Фактор	*df*	*F*	*p*	% объясненной дисперсии
Бобовые				
Срок экспонирования образцов	5; 281	2.76	<< 0.001	1.55
Токсическая нагрузка	3; 281	121.90		40.97
Взаимодействие факторов	23; 281	9.75		25.13
Злаки				
Срок экспонирования образцов	5; 281	8.17	<< 0.001	8.97
Токсическая нагрузка	3; 281	28.73		18.94
Взаимодействие факторов	23; 281	2.46		12.45
Разнотравье				
Срок экспонирования образцов	5; 281	9.12	<< 0.001	7.15
Токсическая нагрузка	3; 281	74.87		35.21
Взаимодействие факторов	23; 281	4.38		15.81

На втором этапе было проведено сравнение скорости разложения трех агроботанических групп, экспонируемых в сходных условиях. На фоновом участке в первые два месяца количество разложившегося растительного материала

бобовых, злаков и разнотравья сходное, в пределах 25 % от исходной массы (см. Таблица 5.1). Это согласуется с результатами, полученными при исследовании потенциальной скорости разложения этих агроботанических групп за аналогичный период экспонирования образцов (см. Рисунок 5.1). В последующие периоды исследования по темпам разложения растительных остатков на фоновом участке стабильно сохраняется ряд: разнотравье > бобовые ≥ злаки. На загрязненных территориях бобовые по этому показателю могут меняться местами со злаками либо количество разложившегося растительного материала за определенный период у этих двух агроботанических групп может быть равным. При этом исследуемый показатель у разнотравья всегда остается больше, чем у бобовых и злаков.

В качестве примера рассмотрим годовую скорость разложения бобовых, злаков и разнотравья (Безель и др., 2016). Установлено, что скорости разложения бобовых и злаков (% от исходной массы/год) не различаются ни на одном участке (Рисунок 5.3). Учитывая это, мы сочли возможным проводить сравнение скоростей разложения разнотравья с объединенной выборкой «бобовые и злаки». На Рисунке 5.4 все точки кривой скорости деструкции разнотравья лежат выше, чем суммы бобовых и злаков.

Сравнение средних значений, представленных на Рисунке 5.4, *t*-тестом для независимых неравночисленных переменных показывает, что различия между парами «разнотравье» и «бобовые + злаки» во всех случаях статистически значимы (Таблица 5.4).

Таблица 5.4 – Результаты статистического анализа годовой скорости деструкции агроботанических групп («разнотравье» и «бобовые + злаки») при разной техногенной нагрузке

Участки	*df*	*t*	*p*
Ф	54	23.07	<< 0.001
Б-1	58	14.94	<< 0.001
Б-2	20	17.46	<< 0.001
И-1	52	33.09	< 0.001
И-2	54	16.08	<< 0.001

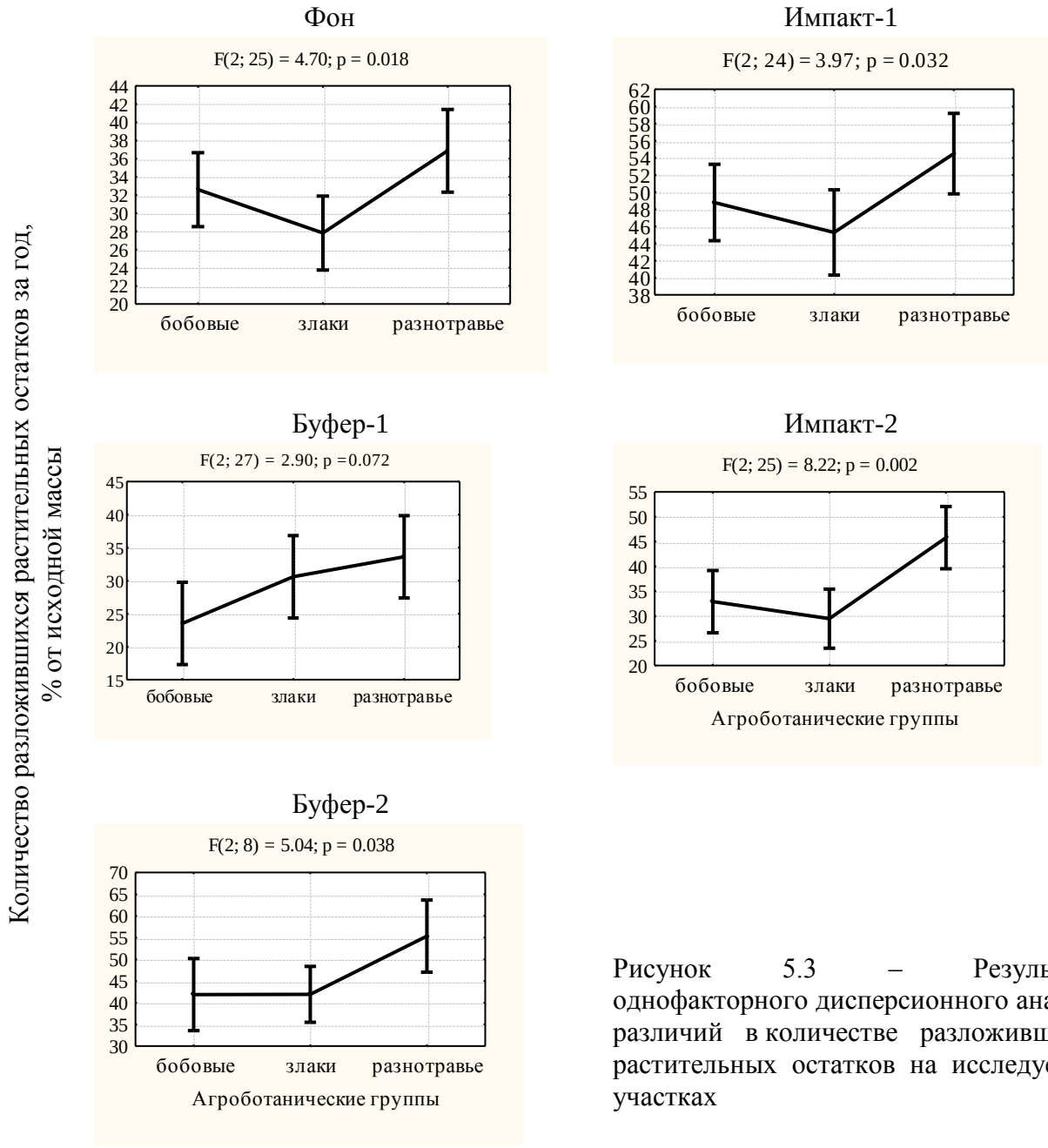


Рисунок 5.3 – Результаты однофакторного дисперсионного анализа различий в количестве разложившихся растительных остатков на исследуемых участках

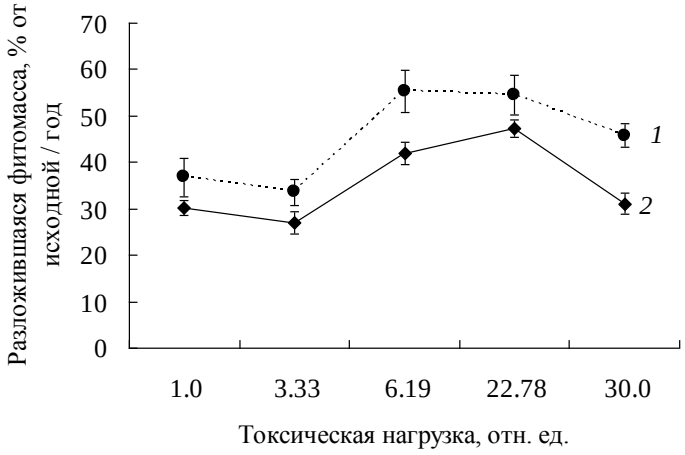


Рисунок 5.4 – Количество разложившейся фитомассы при разных техногенных нагрузках (на рис. медиана) (*1* – разнотравье, *2* – объединенная выборка «бобовые + злаки»)

Различия в темпах разложения агроботанических групп могут быть обусловлены качественным составом растительного субстрата, который является важнейшим фактором, определяющим величину потери его веса (Гришкан, 1995; Курачев, Батурина, 2005; Heal, French, 1974). Зависимость скорости разложения растительных остатков обратно пропорциональна количеству целлюлозы, гемицеллюлозы и лигнина в их клеточных оболочках. Виды растений, содержащих в клеточных стенках большое количество целлюлозы и гемицеллюлозы, имеют низкую скорость разложения.

По данным Н. П. Ремезова с соав. (Ремезов, Быкова, Смирнова, 1959; Ремезов, 1961), скорость разложения растительного материала находится в прямой зависимости от содержания в нем зольных элементов и азота. Так, например, бобовые богаты зольными элементами, легко гидролизуемыми углеводами, имеющими узкое соотношение C : N. С точки зрения А. О. Джалиловой (1973), в первую очередь разлагаются быстрорастворимые и более доступные микроорганизмам вещества (растворимые углеводы или сахара, протеин, крахмал), во вторую очередь – более устойчивые соединения (целлюлоза, часть гемицеллюлозы), последними минерализуются наиболее стойкие формы (лигнин, жиры, смолы, воски).

Сравнение скорости разложения растительных остатков представителей трех агроботанических групп: клевер луговой (*Trifolium pratense* L.), лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis* L.) и манжетка горная (*Alchemilla monticola* L.) – показало, что деструкция листовых пластинок и черешков у *Trifolium pratense* происходит быстрее, чем у двух других видов. Это обусловлено высоким содержанием в клевере протеина и большей зольностью его тканей (Разложение растительной массы … , 1972). Злаки, наоборот, имеют низкое содержание зольных элементов, широкое соотношение C : N. Отдельные виды разнотравья могут характеризоваться большим количеством восков, смол, дубильных веществ, что обусловливает их низкую скорость разложения.

Кроме химического состава на темпы деструкции влияют анатомо-морфологические особенности видов, входящих в состав разлагающегося мате-

риала. Прежде всего это соотношение мощности развития листа и стебля, имеющих разную тканевую организацию. Стебель в связи с выполняемыми им функциями (опорная и проводящая) имеет более развитые механические и проводящие ткани с вторично утолщенными клеточными оболочками, часто лигнифицированными. У листа в большей степени развита ассимиляционная ткань, клетки которой не имеют вторично утолщенных оболочек («мягкая ткань»).

Высокие темпы разложения растительных остатков разнотравья в нашем случае, возможно, обусловлены рассматриваемыми анатомо-морфологическими особенностями видов ее образующих. В группу разнотравья на исследуемых участках вошли такие виды растений, как манжетка обыкновенная (*Alchimilla vulgaris* L.), мать-и-мачеха (*Tussilago farfara* L.), тмин обыкновенный (*Garum carvi* L.), бедренец камнеломковый (*Pimpinella saxsifraga* L.), пижма обыкновенная (*Tanacetum vulgare* L.), иван-чай (*Chamaenerium angustifolium* Adans.), тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium* L.), бодяг щетинистый (*Cirsium setosum* (Willd.) Bess.), горчак желтый (*Picris hieracioides* L.).

Группа бобовых представлена следующими видами: клевер луговой (*Trifolium pratense* L.), чина луговая (*Lathyris pratensis* L.), клевер средний (*Trifolium medium* L.), горошек мышиный (*Vicia cracca* L.).

В группу злаков входят мятлик узколистный (*Poa angustifolia* L.), вейник наземный (*Calamangrostis epigeios* (L.) Roth.), овсянница луговая (*Galium malligo* L), мятлик болотный (*Poa palustris* L.), щучка дернистая (*Deschampsia caespitosa* (L.) P. Beauv.).

Учитывая видовой состав агроботанических групп исследуемых травяных сообществ, можно предположить, что вероятность попадания в закладываемые в ходе эксперимента образцы с представителями разнотравья, имеющими «мягкие ткани», больше, чем у бобовых, которые имеют маленькую листовую пластику и более развитый стебель. Все выше сказанное является одним из факторов, влияющих на выявленные различия в темпах разложения растительных остаков агроботанических групп.

Пранализируем изменение годовой скорости разложения растительных остатков агроботанических групп в градиенте химического загрязнения (Рисунок 5.4). На участке Б-2 скорость деструкции растительных остатков «разнотравья» и «бобовые + злаки» значимо увеличивается по сравнению с Ф и Б-1 (Таблица 5.5). Аналогичное повышение этого показателя отмечено у исследуемых групп на участке И-1 по сравнению с Ф и на участке И-2 по сравнению с Б-1 только в случае «разнотравья». Статистически значимо также снижение скорости деструкции на И-2 по сравнению с И-1 для «бобовые + злаки», аналогичное снижение для разнотравья статистически не значимо.

Таблица 5.5 – Результаты множественных сравнений Шеффе годовой скорости разложения растительных остатков

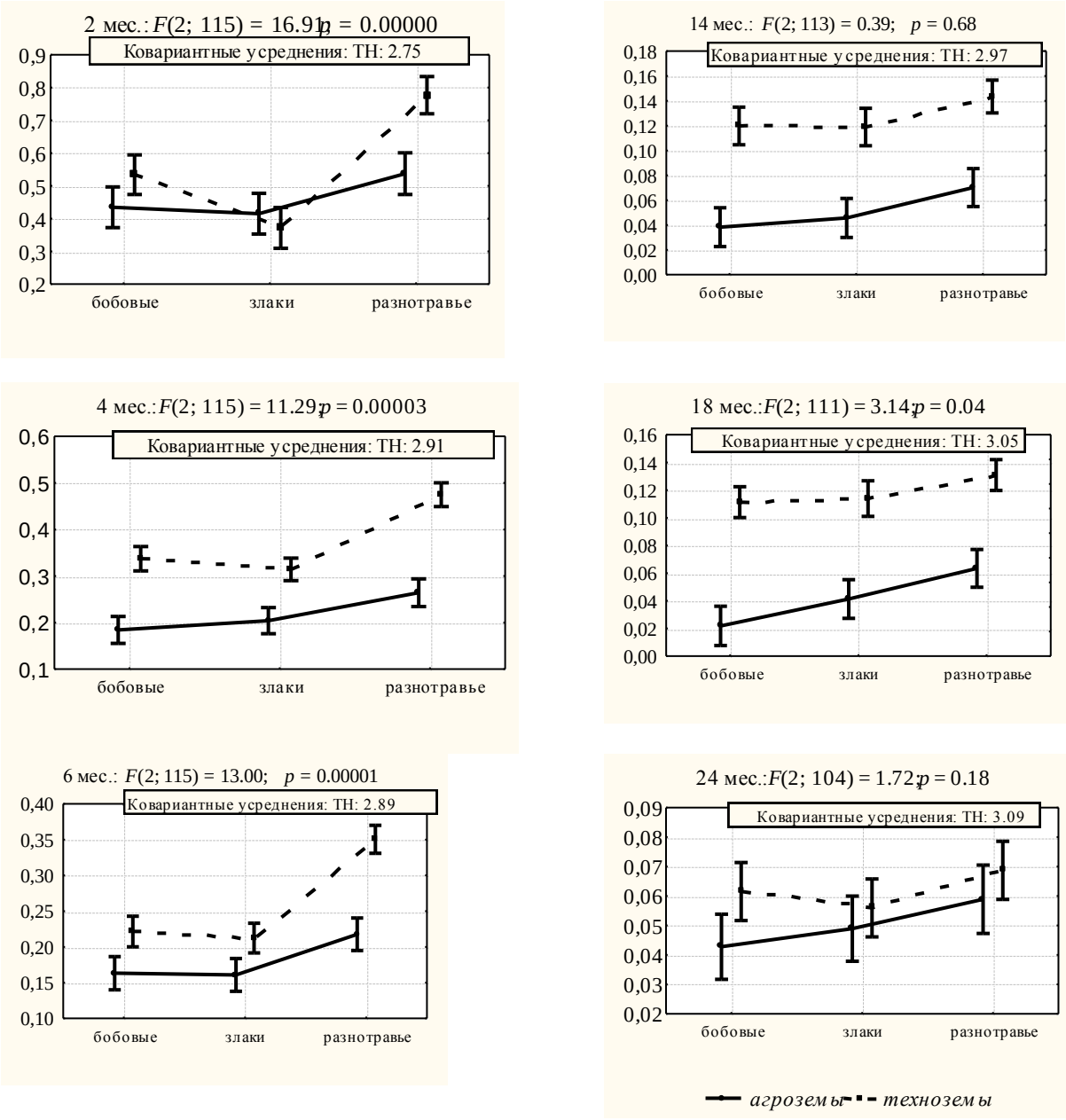
Участки	Ф	Б-1	Б-2	И-1	И-2
«разнотравье» (*df* = 34)					
Ф	–	0.9	7.5×10^{-3}**	2.2×10^{-4}***	0.1
Б-1	0.9	–	8.4×10^{-4}***	5.0×10^{-5}***	1.0×10^{-2}*
Б-2	7.5×10^{-3}**	8.4×10^{-4}***	–	1.0	0.4
И-1	2.2×10^{-4}***	5.0×10^{-5}***	1.0	–	0.1
И-2	0.1	1.0×10^{-2}*	0.4	0.1	–
«бобовые + злаки» (*df* = 80)					
Ф	–	0.9	4.0×10^{-2}*	3.0×10^{-6}***	1.0
Б-1	0.9	–	3.7×10^{-3}**	1.0×10^{-7}***	0.7
Б-2	4.0×10^{-2}*	3.7×10^{-3}**	–	0.7	7.4×10^{-2}
И-1	3.0×10^{-6}***	1.0×10^{-7}***	0.7	–	1.5×10^{-5}***
И-2	1.0	0.7	7.4×10^{-2}	1.5×10^{-5}***	–

Примечание: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

Таким образом, в пределах агроземов (Ф и Б-1) годовые темпы разложения растительных остатков агроботанических групп не изменяются и одинаковы для группы «бобовые + злаки». При переходе к техноземам (Б-1 от Б-2) этот показатель возрастает, что наиболее выражено у разнотравья. Отметим также значимое уменьшение скорости деструкции для суммы «бобовые + злаки» при переходе от И-1 к И-2.

Методом двухфакторного («группа почв» и «агроботаническая группа») ковариационного анализа с «нагрузкой» в качестве ковариаты оценили влияние

на деструкцию растительных остатков каждого отдельно взятого фактора (Рисунок 5.5, Таблица 5.6).



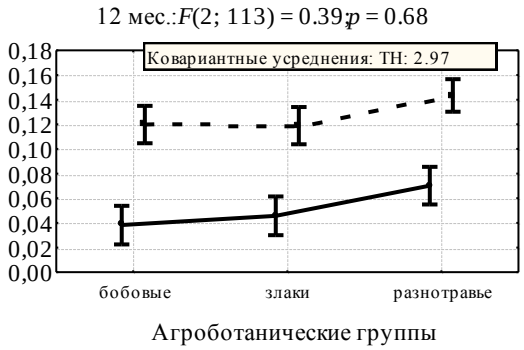


Рисунок 5.5 – Результаты двухфакторного (группа почв × агроботаническая группа) ковариационного анализа (ковариата – токсическая нагрузка) различий в количестве разложившихся растительных остатков агроботанических групп на агроземах и техноземах за разные сроки экспонирования образцов

Результаты анализа показали, что интенсивность разложения бобовых и злаков, как правило, сходная, за исключением первых двух месяцев на техноземах, когда скорость деструкции бобовых выше, чем злаков. Независимо от срока экспонирования образцов в большей степени от физико-химических свойств почв и токсической нагрузки зависит количество разложившихся растительных остатков разнотравья, чем бобовых и злаков.

Сравнение исследуемого показателя на агроземах и техноземах выявило, что на второй группе почв он выше, чем на первой, в течение всего периода наблюдения (Рисунок 5.5). Данные различия статистически значимы во все сроки экспонирования образцов. Химическое загрязнение почв в большей степени оказывает влияние на количество разложившихся растительных остатков на техноземах, чем на агроземах.

Таблица 5.6 – Результаты двухфакторного («группа почв» и «агроботаническая группа») ковариационного анализа с «нагрузкой» в качестве ковариаты различий в количестве разложившихся растительных остатков на разных по уровню загрязнения участках в разные сроки экспонирования

Фактор	*df*	*F*	*p*	% объясненной дисперсии
1 период (один месяц экспонирования)				
Токсическая нагрузка	1; 121	1.59	0.21	0.47
Группа почв	1; 121	5.15	0.025	3.55
Агроботанические группы	2; 121	60.38	<< 0.001	36.45
Группа почв*АБГ	2; 121	16.91	<< 0.001	10.21
2 период (два месяца экспонирования)				
Токсическая нагрузка	1; 121	12.31	<< 0.001	2.99
Группа почв	1; 121	66.68	<< 0.001	10.22
Агроботанические группы	2; 121	67.04	<< 0.001	32.60
Группа почв*АБГ	2; 121	11.29	<< 0.001	5.49
3 период (шесть месяцев экспонирования)				
Токсическая нагрузка	1; 121	1.61	0.21	0.43
Группа почв	1; 121	26.98	<< 0.001	7.17
Агроботанические группы	2; 121	76.42	<< 0.001	40.63
Группа почв*АБГ	2; 121	13.00	<< 0.001	6.91
4 период (12 месяцев экспонирования)				
Токсическая нагрузка	1; 121	22.22	<< 0.001	9.60
Группа почв	1; 121	58.37	<< 0.001	25.20
Агроботанические группы	2; 121	14.42	<< 0.001	12.46
Группа почв*АБГ	2; 121	1.86	0.16	1.61

Продолжение таблицы 5.6

Фактор	*df*	*F*	*p*	% объясненной дисперсии
5 период (14 месяцев экспонирования)				
Токсическая нагрузка	1; 119	12.50	<< 0.001	5.18
Группа почв	1; 119	43.47	<< 0.001	18.0
Агроботанические группы	1; 119	16.29	<< 0.001	13.49
Группа почв*АБГ	1; 119	0.37	0.68	0.32
6 период (16 месяцев экспонирования)				
Токсическая нагрузка	1; 117	12.16	<< 0.001	3.9
Группа почв	1; 117	61.06	<< 0.001	19.58
Агроботанические группы	1; 117	22.93	<< 0.001	14.71
Группа почв*АБГ	1; 117	3.14	< 0.05	2.02
7 период (24 месяца экспонирования)				
Токсическая нагрузка	1; 110	9.96	< 0.001	2.99
Группа почв	1; 110	10.75	< 0.001	35.04
Агроботанические группы	2; 110	7.92	< 0.001	4.76
Группа почв*АБГ	2; 110	1.71	0.18	1.03

Вклад фактора «группа почв», скоррелированого с химическим загрязнением, в темпы разложения растительных остатков с увеличением продолжительности их экспонирования (2, 4, 6, 12, 14, 18 и 24 мес.) существенно возрастает: от 3.55 % после первых двух месяцев до 35.04 % к концу второго года экспонирования (Рисунок 5.6). При этом вклад фактора «агроботаническая группа» уменьшается от первого к 24-му месяцу в 7.7 раз.

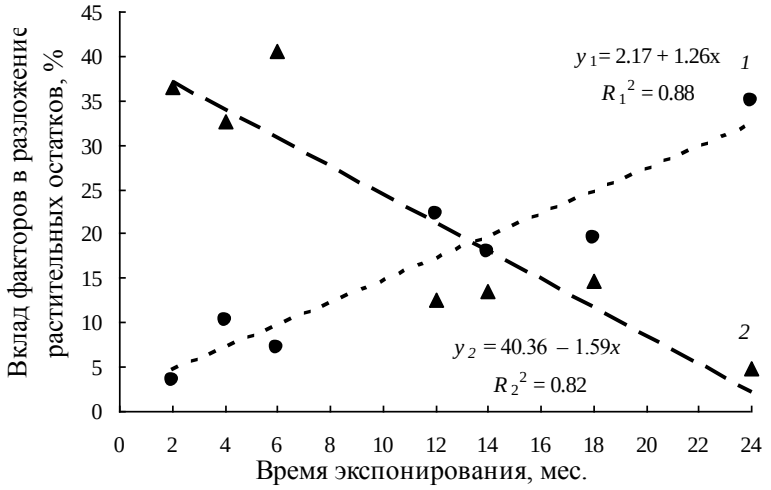


Рисунок 5.6 – Вклад факторов «группа почв» (*1*) и «агроботаническая группа» (*2*) в разложение растительных остатков

Таким образом, на начальных этапах разложения (первый год экспонирования) значительно влияние структуры и химического состава разлагаемого материала, а на заключительных (второй год) – физико-химических особенностей почв.

5.2.3 Анализ суточной скорости разложения растительных остатков агроботанических групп на агроземах и техноземах

Наиболее активно процессы разложения идут на начальных этапах экспонирования (Рисунок 5.7, 5.8). Самая высокая суточная скорость разложения у всех агроботанических групп зафиксирована в первые два месяца. В последующие четыре месяца деструкционные процессы затухают и после 12 месяцев экспонирования растительных образцов практически стабилизируются как на агроземах, так и на техноземах. Показана отрицательная корреляция между суточной скоростью разложения агроботанических групп и продолжительностью экспонирования растительных образцов: бобовые: r_s = -0.88; N = 282; злаки: r_s = -0.89; N = 286; разнотравье: r_s = -0.91; N = 287; $p < 0.001$.

Рассмотрим суточную скорость разложения трех агроботанических групп, экспонируемых в пределах агроземов и техноземов (Рисунок 5.7). В первые шесть месяцев экспонирования независимо от группы почв показатель выше у разнотравья, чем у злаков и бобовых. Это различие в большей степени выражено на техноземах. В последующем различие в суточной скорости разложения, экспонируемого в пределах каждой исследуемой группы почв растительного материала, стирается. Начиная со второго года экспонирования образцов исследуемый показатель становится почти равным у бобовых, злаков и разнотравья.

Сравним суточную скорость разложения каждой отдельно взятой агроботанической группы, экспонируемой на агроземах и техноземах (Рисунок 5.8). В первые два месяца у разнотравья исследуемый показатель почти в два раза больше на техноземах, чем на агроземах (0.80 и 0.49 %, соответственно). У бобовых различие в суточной скорости разложения на техноземах и агроземах в этот же период наблюдения менее выражено (0.57 и 0.41 %, соответственно),

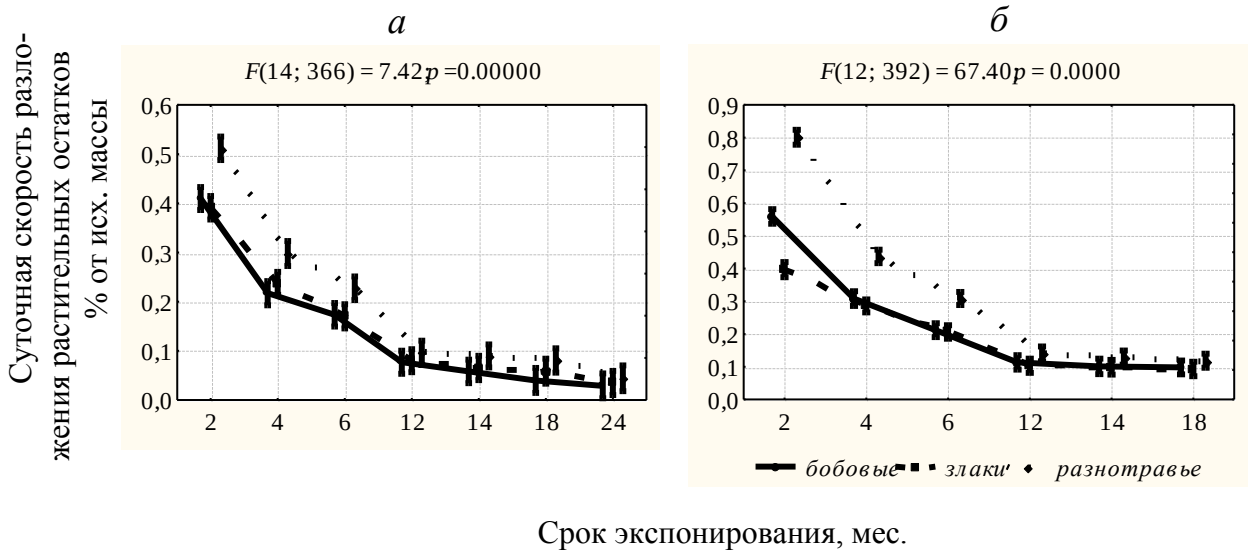


Рисунок 5.7 – Суточная скорость разложения агроботанических групп на агроземах (*а*) и техноземах (*б*)

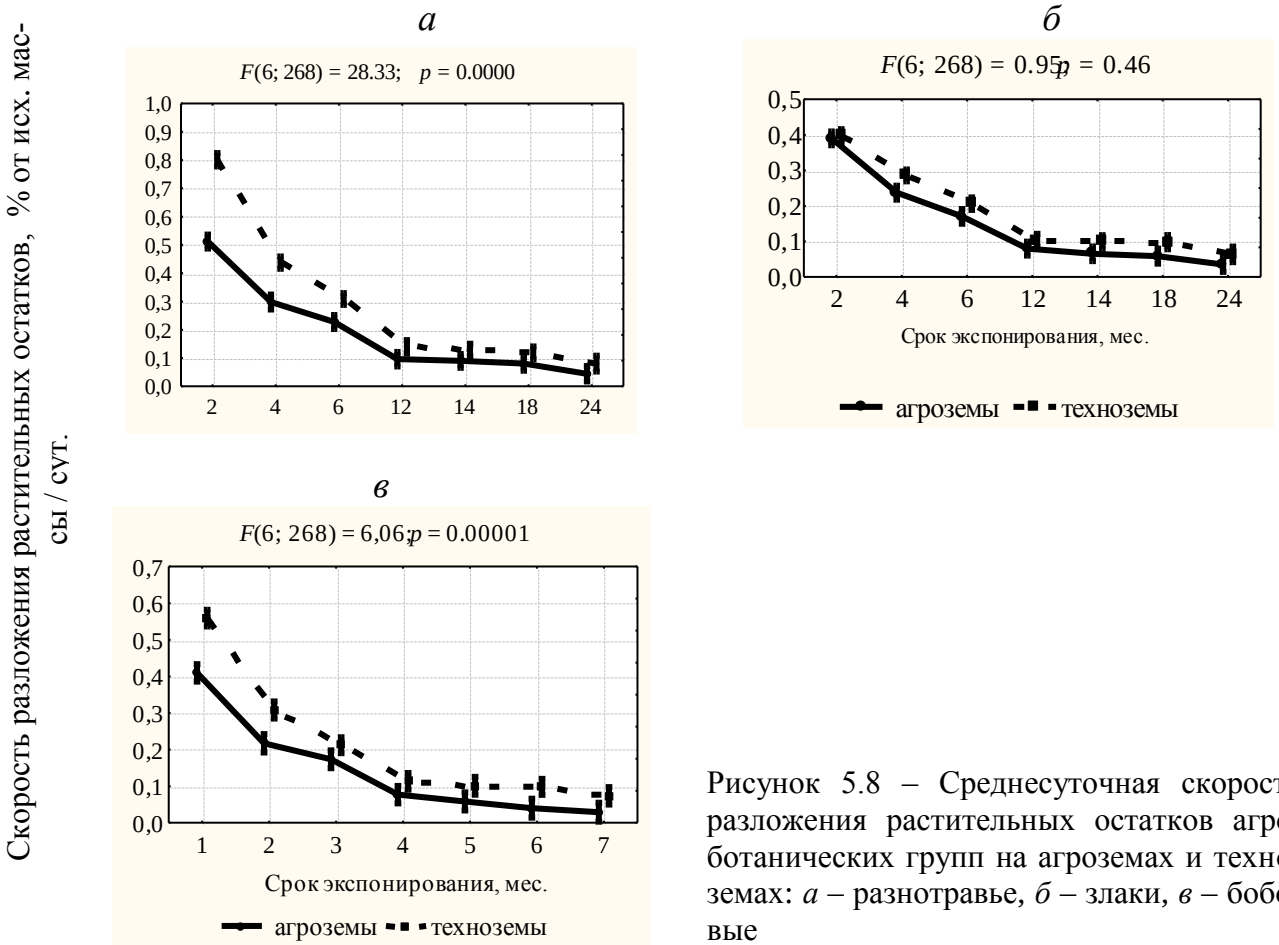


Рисунок 5.8 – Среднесуточная скорость разложения растительных остатков агроботанических групп на агроземах и техноземах: *а* – разнотравье, *б* – злаки, *в* – бобовые

у злаков – практически отсутствует (0.42 и 0.39 %, соответственно). В последующие периоды различие в скорости разложения как бобовых, так и разнотравья, экспонируемых на агроземах и техноземах, уменьшается.

Отметим, что у злаков на протяжении всего периода исследования суточная скорость разложения на агроземах и техноземах в среднем различается не более чем на 0.03 %. В целом суточная скорость разложения бобовых и разнотравья на техноземах выше, чем на агроземах ($p << 0.001$). Для злаков статистически значимой зависимости скорости их разложения от группы почв не установлено, при этом более низкие значения данного показателя также характерны для агроземов.

Таким образом, суточная скорость разложения в первый и второй годы исследования значительно различается. Это позволило обобщить данные по трем агроботаническим группам за первые шесть и последующие 12–24 месяцев экспонирования (Рисунок 5.9).

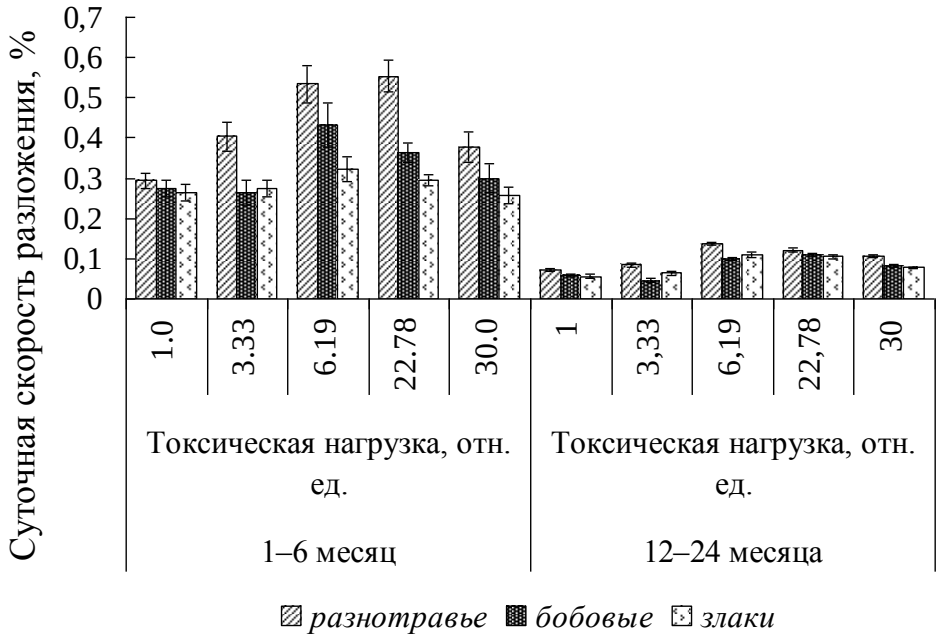


Рисунок 5.9 – Суточная скорость разложения растительных остатков в градиенте токсической нагрузки в первый (1–6 мес.) и во второй (12–24 мес.) годы исследования

На начальных этапах разложения (первый год) суточная деструкция максимальна и варьирует в среднем от 0.26 % у бобовых до 0.55 % у разнотравья (Участие почвенной микробиоты … , 2012). При этом уже во второй год показатель сильно снижен и изменяется от 0.06 % у бобовых и злаков до 0.14 % у разнотравья. Полученные нами результаты исследования согласуются с данными других авторов (Воробейчик, 2007; Bienkowski, 1990; 1999; Drewnik , 2006;

Fischer, Niewinna, Yasulbutaeva, 2006; The cascading effects of heather moorland … , 2007). По данным А. А. Титляновой (1977), интенсивность минерализации растительных остатков на начальных этапах максимальна и может достигать 60–80 % от исходной.

Отметим, что зависимость суточной скорости разложения растительных остатков от градиента химического загрязнения наиболее выражена в первый год наблюдения (Рисунок 5.9): с ростом загрязнения почвы показатель возрастает у всех агроботанических групп, однако максимальный уровень загрязнения приводит к его снижению. Во второй год исследования подобная зависимость суточной скорости разложения от уровня загрязнения сохраняется, но выражена в меньшей степени. Кроме того, различия в суточной скорости разложения трех агроботанических групп также наиболее выражены в первые шесть месяцев.

Результаты оценки нормальности распределения признака «суточная скорость разложения» представлены в Приложении Ж. Анализируемые распределения в 92 % не отличались от нормального ($p > 0.05$). Это дало нам основание применить для анализа данных трехфакторный дисперсионный анализ, в котором в качестве действующих факторов выступали «период экспонирования», «токсическая нагрузка» и «агроботаническая группа». Установлено, что суточная скорость разложения растительных остатков в большей степени зависит от срока экспонирования образцов, в меньшей – от уровня химического загрязнения почв и состава разлагающихся образцов (признак «агроботаническая группа») (Таблица 5.7).

Таблица 5.7 – Результаты трехфакторного дисперсионного анализа различий в суточной скорости разложения растительных остатков

Фактор	*df*	*F*	*p*	% объясненной дисперсии
Период экспонирования	6; 854	715.56	<< 0.001	73.5
Токсическая нагрузка	4; 854	62.76	<< 0.001	4.3
Агроботанические группы	2; 854	113.19	<< 0.001	3.9

Таким образом, показатель «количество разлагающихся растительных остатков» (% от исходной массы/период) зависит от физико-химических свойств почв и химического состава разлагающегося материала. При оценке же суточной скорости разложения растительных остатков необходимо учитывать срок экспонирования образцов.

5.2.4 Участие надземной фитомассы в биогенном обмене

Важным показателем интенсивности биологического круговорота является скорость обращения химических элементов. Имеется значительное количество публикаций, посвященных данной проблеме (Макаревич, 1978; Мирошниченко, 1973; Воробейчик, 2007; Паршина, 2009; Помазкина, 2011; Swift, Heal, Anderson, 1976: Fischer, Niewinna, Yasulbutaeva, 2006 и др.). В качестве показателя этой интенсивности можно использовать скорость накопления и разложения мертвого органического вещества. Чем меньше разность между синтезированной и разложившейся фитомассой, тем интенсивней биогенный обмен и сбалансированней обменные процессы. Таким образом, под биогенным обменом мы понимаем соотношение между первичной продуктивностью и скоростью деструкции фитомассы в растительных экосистемах.

В качестве примера интенсивноси биогенного обмена в исследуемых сообществах рассмотрим соотношение синтезированной и разложившейся за год надземной фитомассы. Как было показано ранее, на агроземах синтезированная надземная фитомасса выше, а разложившаяся ниже, по сравнению с техноземами. Следовательно, сбалансированность биогенных процессов и интенсивность биогенного обмена на техноземах выше, чем на агроземах (Рисунок 5.10).

В пределах агроземов и техноземов наблюдается повышение уровня сбалансированности обменных процессов в градиенте сукцессионного возраста, что отражает общие закономерности протекания сукцессии при зарастании техногенных отвалов (Титлянова, Тесаржова, 1991). Наиболее интенсивно эти процессы протекают на участке с Б-2 (Z = 6.19 отн. ед.), где развивается луговое сообщество,

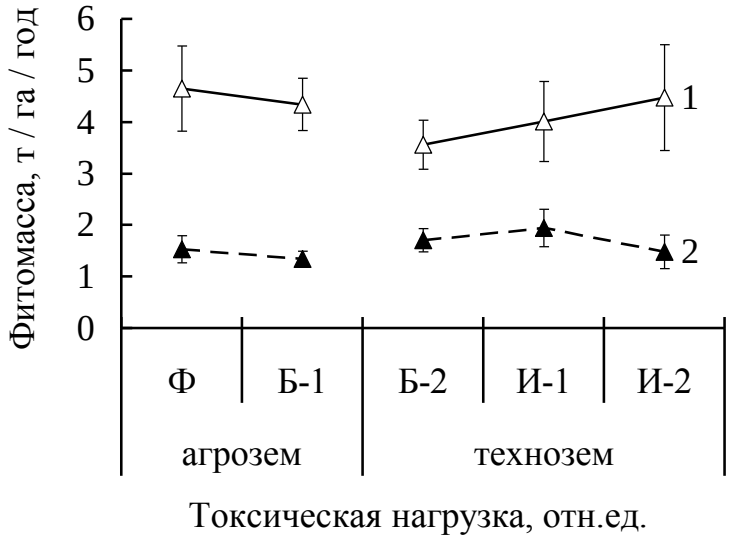


Рисунок 5.10 – Общая синтезированная (*1*) и разложившаяся (*2*) за год надземная фитомасса на почвах разных типов

в отличие от участков И-1 и И-2, где развиваются злаковые сообщества. Больший дисбаланс между синтезированной и разложившейся фитомассой наблюдается в биогеоценозе участка И-2, что и определяется более высоким уровнем химического загрязнения почв и тем, что фитоценоз этого участка является сукцессионно более молодым (*см.* Глава 3).

Анализ соотношения синтезированной и разложившейся фитомассы отдельных агроботанических групп показал, что на фоновом участке большое количество неразложившейся надземной фитомассы определяется бобовыми, злаками и разнотравьем в относительно равных долях, на участке Б-1 преимущественно разнотравьем, а на импактных – злаками (Рисунок 5.11). Это соответствует особенностям видовой структуры изучаемых сообществ, которая была описана в Главе 4. В фитоценозе фонового участка в состав доминирующей группы входят представители всех трех агроботанических групп (клевер средний, чина луговая, мятлик узколистный, кострец безостый, овсяница луговая, бедренец камнеломковый, манжетка обыкновенная, тмин обыкновенный). В состав сообщества участка Б-1 входит постоянный доминант манжетка обыкновенная – представитель разнотравья. В сообществе импактных участков в качестве постоянного доминанта выступает злак – вейник наземный с долей доминирования от 35 до 69 %.

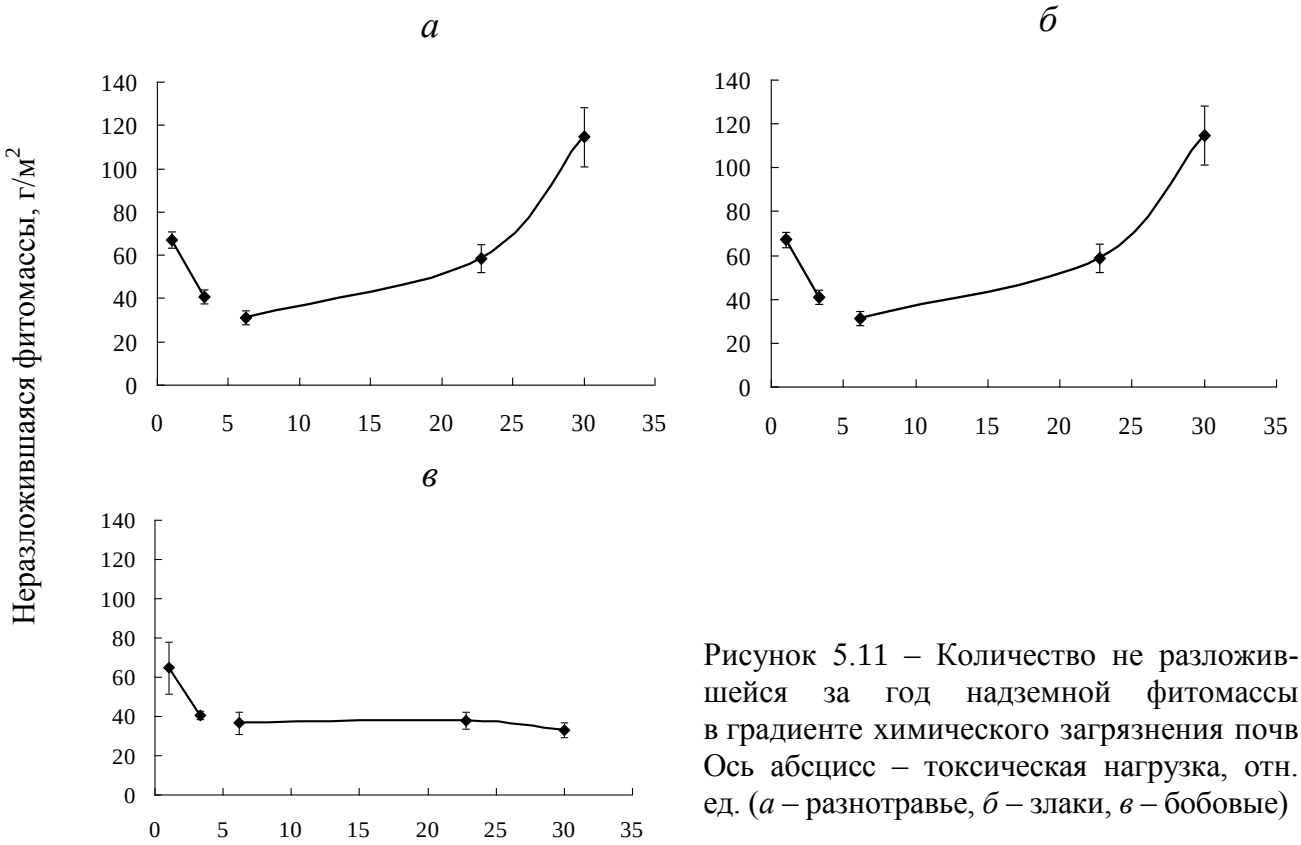


Рисунок 5.11 – Количество не разложившейся за год надземной фитомассы в градиенте химического загрязнения почв Ось абсцисс – токсическая нагрузка, отн. ед. (*а* – разнотравье, *б* – злаки, *в* – бобовые)

Приведенные в данной главе результаты исследования темпов разложения свидетельствуют о том, что в течение года разлагается лишь часть отмирающей годовой продукции фитоценоза. Для полного ее разложения требуется большее время (Надземная биомасса и скорость деструкции…, 2015).

Если предположить, что в последующие годы доля разлагающейся фитомассы на агроземах и техноземах остается неизменной, то на фоновом участке через три года останется 25 % неразложившейся фитомассы, на загрязненных участках – всего 16 %. С учетом того, что на незагрязненных участках агроземов продукция растительных сообществ выше, для полного ее разложения требуется большее время, чем на загрязненных участках техноземов.

Резюме

В ходе исследования аппликационными методами были изучены потенциальная и актуальная скорости разложения растительных остатков в сообществах травянистых растений фоновых и техногенно нарушенных территорий и факторы, определяющие скорость деструкционных процессов.

В лабораторном эксперименте по изучению потенциальной скорости разложения агроботанических групп (бобовые, злаки, разнотравье) было установлено, что скорость деструкции на 35 % зависит от состава разлагающегося материала. Максимальная скорость разложения характерна для бобовых и разнотравья, минимальная – для злаков. В почве фонового участка скорость разложения бобовых, злаков и разнотравья сходная (в пределах 35 %). С ростом химического загрязнения потенциальная скорость разложения разнотравья и бобовых возрастала от 36 до 56 % и от 35 до 53 %, соответственно, злаков – снижалась от 37 до 22 %.

При изучении актуальной скорости разложения агроботанических групп в природных условиях установлено, что независимо от срока экспонирования растительных образцов количество разложившегося растительного материала возрастает в градиенте химического загрязнения почв до средних уровней и снижается на участке И-2. В целом независимо от срока экспонирования количество разложившихся растительных остатков на техноземах выше, чем на агроземах.

Актуальная скорость деструкции, аналогично потенциальной, зависит от структуры и химического состава разлагающегося растительного материала. Зависимость скорости разложения растительных остатков обратно пропорциональна количеству целлюлозы, гемицеллюлозы и лигнина в их клеточных оболочках. По скорости разложения агроботанические группы образуют следующий ряд: разнотравье > бобовые ≥ злаки. Независимо от срока экспонирования образцов в большей степени от физико-химических свойств почв и токсической нагрузки зависит количество разложившихся растительных остатков разнотравья, чем бобовых и злаков. Влияние химического загрязнения почв на количество разложившихся растительных остатков наиболее выражено на техноземах, чем на агроземах.

Так как скорость разложения агроботанических групп различна, то количество не разложившейся за год надземной фитомассы в градиенте увеличивающегося химического загрязнения почв у разнотравья и бобовых снижается,

у злаков – возрастает. Кроме того, установлено, что доля разложившейся фитомассы зависит от длительности экспонирования образцов (процент объясненной дисперсии – 2–9 %).

На начальных этапах (первый год экспонирования) наряду с токсической нагрузкой значительно влияние на скорость разложения структуры и химического состава разлагаемого материала, а на заключительных (второй год) – физико-химических особенностей почв. Вклад фактора «группа почв» в темпы разложения с увеличением продолжительности экспонирования растительных остатков существенно возрастает: от 3.55 % после первых двух месяцев до 35.04 % к концу второго года экспонирования. При этом вклад фактора «агроботаническая группа» уменьшается от 1-го к 24-му месяцу в 7.7 раз.

При анализе суточной скорости разложения растительных остатков установлено, что она также определяется химическим составом разлагающегося материала, сроком экспонирования образцов и уровнем химического загрязнения почв. Максимальная деструкция разнотравья, бобовых и злаков отмечается в первые два месяца экспонирования. Самый высокий исследуемый показатель у разнотравья. На техноземах он в два раза больше, чем на агроземах (0.80 и 0.49 %, соответственно). У бобовых суточная скорость разложения на техноземах и агроземах в этот же период наблюдения 0.57 и 0.41 %, у злаков – 0.42 и 0.39 %, соответственно. В последующие четыре месяца процессы затухают. В среднем в течение первого года суточная деструкция варьирует от 0.26 % у бобовых до 0.55 % у разнотравья. Во второй год показатель сильно снижен и изменяется от 0.06 % у бобовых и злаков до 0.14 % у разнотравья. В целом суточная скорость разложения бобовых и разнотравья на техноземах выше, чем на агроземах ($p << 0.001$). Для злаков статистически значимой зависимости скорости их разложения от группы почв не установлено, при этом более низкие значения данного показателя также характерны для агроземов.

Установлено, что суточная скорость разложения растительных остатков в большей степени зависит от срока экспонирования образцов, в меньшей – от уровня химического загрязнения почв и состава разлагающихся образцов. Сле-

довательно, при оценке суточной скорости разложения растительных остатков важно учитывать срок экспонирования образцов.

Устойчивое функционирование природных биоценозов определяется интенсивностью биогенного обмена, контролируемого как процессами синтеза, так и разложением органического вещества. В ходе исследования установлено, что интенсивность биогенного обмена, выраженного через соотношение синтезированной и разложившейся фитомассы, у разнотравья выше в импактной зоне, а злаков – в фоновой и буферной.

В большей степени биогенный обмен зависит от физико-химических свойств почв. Стабильность обмена фитомассы на техноземах выше, чем на агроземах, так как на агроземах синтезированная надземная фитомасса выше, а доля разложившейся ниже по сравнению с техноземами. В пределах агроземов и техноземов наблюдается повышение уровня сбалансированности обменных процессов в градиенте сукцессионного возраста. Наиболее интенсивно эти процессы протекают на участке с $Z = 6.19$ отн. ед., где развивается луговое сообщество, в отличие от участков И-1 и И-2, где развиваются злаковые сообщества. Больший дисбаланс между синтезированной и разложившейся фитомассой наблюдается в биогеоценозе участка И-2, что и определяется более высоким уровнем химического загрязнения почв этого участка и молодостью сообщества.

ГЛАВА 6. ХАРАКТЕРИСТИКА МИКРОБОЦЕНОЗОВ ФОНОВЫХ И ТЕХНОГЕННО НАРУШЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ И УЧАСТИЕ ПОЧВЕННОЙ МИКРОБИОТЫ В ПРОЦЕССАХ РАЗЛОЖЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ

В результате антропогенного загрязнения в почву поступают различные поллютанты, среди которых наиболее опасны тяжелые металлы (Добровольский, 1980; Микробиологические и биохимические показатели … , 1997; Щелчкова, Стручкова, 2008). Это приводит к изменению ее физических и агрохимических свойств: pH, обменной емкости, гумусного состояния и структуры (Жуйкова и др., 2014). Изменяются также характеристики почвенной микробиоты: численность, состав, метаболическая активность и продуктивность микроорганизмов, биохимическая активность почв, чувствительность, устойчивость и адаптация микробных сообществ к поллютантам (Евдокимова, Кислых, Мозгова, 1984; Никитина, 1991; Gadd, 1993). Вместе с тем микроорганизмы играют огромную роль в круговороте веществ в экосистемах Земли, являясь связующими звеньями в биологических циклах (Чундерова, Исламов, 1976; Лавретьева, 2008; Семенова, Ильбулова, Суюндуков, 2011).

Реакция почвенной микробиоты на химическое загрязнение среды может иметь разнонаправленный характер. С одной стороны, она проявляется в усилении активности почвенных микроорганизмов на техногенных субстратах вследствие гибели чувствительных и развития устойчивых к тяжелым металлам форм. Последние используют в качестве пищевой базы энергетический материал погибших клеток (Загуральская, Зябченко, 1994; Семенова, Ильбулова, Суюндуков, 2011; Bioavailability and effects…, 1995). С другой стороны, тяжелые металлы приводят к ослаблению экофизических показателей и микробиологической активности почв, вследствие чего нарушаются круговороты веществ в экосистемах, в том числе важнейшие циклы азота и углерода (Минкина, 2005; Мотузова, Безуглова, 2007; Семенова, Ильбулова, Суюндуков, 2011; Williams, Volum, 1981; Fliessbach, Martens, Reber, 1994). Высокой лабильностью характеризуется чис-

ленность микроскопических грибов, а также бактерий различных трофических групп: аммонифицирующих, азотфиксирующих, нитрифицирующих, олиготрофных, целлюлозоразрушающих (Загуральской, Зябченко, 1994). Наряду с этим есть сведения о стабильности количественных показателей микроорганизмов в загрязненных почвах (Благодатская, Пампура, Богомолова, 2003; Wang, 1984; Reber, 1992; Insam, Hutchinson, Reber, 1996).

В большинстве работ причины изменения микробного комплекса на техногенно нарушенных территориях сводятся к токсическому эффекту без учета возможного воздействия факторов природного характера. Между тем многочисленные исследования доказывают ведущую роль увлажнения, температуры и аэрации почв в формировании структурно-функциональных параметров микробоценозов (Евдокимова, Зенкова, 2003; Русанов, Анилова, 2009 и др.). В данной части работы представлены результаты исследования структурно-функционального состояния почвенной микробиоты и ее влияние на разложение растительных остатков в сообществах травянистых растений, подверженных загрязнению тяжелыми металлами в различные вегетационные сезоны.

6.1 Реакция почвенной микробиоты на химическое загрязнение

Варьирование численности и соотношения микробиологических групп относятся к числу чувствительных параметров, свидетельствующих об изменении состояния окружающей среды (Андреюк, 1981; Загуральская, Зябченко 1994; Гузев, Левин, 2001; Свирскене, 2003; Мамай, 2014; Brooks, 1995; Stenberg, 1999; A comparative study … , 2001; Enhanced phytoremediation … , 2010; The influence of different types … , 2013).

Анализ показателей, характеризующих почвенные микробные сообщества техногенно нарушенных территорий, включал в себя определение численности бактерий физиологических групп, участвующих в циклах N, C, S и Fe-Mn. В Таблице 6.1 представлены количественные характеристики физиологических групп микроорганизмов, участвующих в циклах превращения азота, углерода, серы, железа, марганца, а также основных агентов деструкции целлюлозы после

одного (2011 г.) и двух (2012 г.) лет экспонирования растительных образцов, около которых была отобрана почва для микробиологического анализа.

Рассмотрим особенности погодных условий вегетационных сезонов 2011 и 2012 гг. с учетом периода отбора проб (Таблица 6.2). Весенние месяцы 2012 г. были более теплые, особенно апрель: среднемесячная температура воздуха была на 3.0 °С выше, сумма эффективных температур, оказывающих положительное влияние на развитие микроорганизмов, была почти в 10 раз больше, чем в 2011 г.

Таблица 6.2 – Характеристика погодных условий в районе исследования

Показатели	Месяц (даты)	Период наблюдения, год	
		2011	2012
Средняя температура воздуха, °С	апрель (1.04–30.04)	3.9	7.0
	май (1.05–15.05)	8.0	8.7
Сумма эффективных температур (> 10 °С), °С	апрель (01.04–30.04)	12.4	116.0
	май (1.05–15.05)	64.5	90.0
Сумма осадков, мм	зимний период (01.11–30.04)	154.1	152.8
	апрель (01.04–30.04)	15.8	78.7
	май (1.05–15.05)	6.3	19.7
Сумма осадков за период с температурой > 10 °С, мм	апрель (01.04–30.04)	0	0
	май (1.05–15.05)	0	15.5

В качестве интегрального показателя увлажнения традиционно используют гидротермический коэффициент Г. Т. Селянинова (Романова, Куракова, Ермакова, 1993). Однако он характеризует увлажнение только теплой части года и не учитывает весенние запасы влаги в почве, которые могут оказать существенное влияние на микробиологическую активность. Для оценки весенних запасов влаги учитывали сумму осадков за зимний период (Таблица 6.2). В целом за зиму 2011 и 2012 гг. в районе исследования выпало примерно равное количество осадков. Однако если принять во внимание осадки, выпавшие в апреле, то запасы влаги в почве в 2012 г. были в 5 раз больше. Сумма осадков в первой половине мая бы-

ла также значительно выше в 2012 г. Таким образом, период, предшествующий изучению микробиологической активности почв в 2012 г., характеризуется как более теплый и влажный по сравнению с 2011 г.

Общая численность микроорганизмов. По данным люминесцентной микроскопии в холодный и сухой весенний период 2011 г., численность почвенных бактерий на участках Ф и Б-1 характеризуются как низкая (Рисунок 6.1). На участке Б-2 этот показатель в 1.2–2.8 раз превышает таковую по сравнению с другими исследованными территориями. Дальнейшее увеличение токсической нагрузки приводит к снижению общей численности микробных клеток. В теплый и влажный весенний период 2012 г. отмечено возрастание в 3.6 раза общей численности на участках с высоким уровнем загрязнения по сравнению с фоновым и минимально нарушенным биотопом буферной зоны.

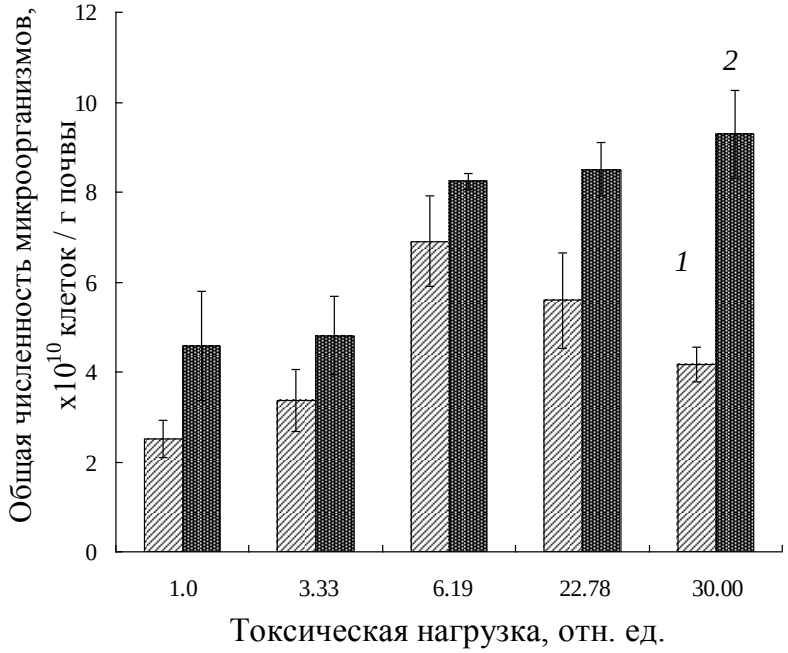


Рисунок 6.1 – Общая численность микроорганизмов в условиях химического загрязнения (период, предшествующий отбору проб: *1* – холодный и сухой, *2* – теплый и влажный.)

Сезонно-динамические наблюдения выявили увеличение общей численности в теплый и влажный весенний период 2012 г.по сравнению с весенними месяцами 2011 г.: Ф – в 1.8 раз, Б-1 – в 1.4 раза, Б-2 – в 1.2 раза, И-1 – в 1.5 раза и И-2 – в 2.2 раз. С помощью непараметрического критерия Крускала – Уоллиса (*H*) были установлены статистически значимые различия между общей числен-

ностью микроорганизмов при одно- и двухлетнем сроке экспонирования растительных остатков, около которых были отобраны образцы почвы: H (1; N = 30) = 20.25; $p < 0.001$.

В целом в течение всего периода исследования общая численность бактерий в почвенных микробоценозах агроземов не превышала 5.0×10^{10} клеток/г почвы (Рисунок 6.1), тогда как в техноземах данный показатель был в два раза больше (9.3×10^{10} клеток/г почвы). Методом множественных сравнений Шеффе выявлено статистически значимое различие между общей численностью микроорганизмов в почвах агроземов и техноземов в исследуемые сезоны 2011 и 2012 гг. (F (4; 11) = 3.43–5.26; $p < 0.05$–0.01, соответственно).

Выявленные различия, возможно, связаны с физико-химическими особенностями почв исследуемых территорий. Известно, что наибольшее влияние на численность микроорганизмов оказывают режимы влажности и аэрации почв. Почва участка Ф характеризуется высокой плотностью (*см*. Главу 2, Таблица 2.9), что ухудшает режим аэрации. Почва участка Б-1 относится к подтипу глееватой (*см.* Главу 2, Таблица 2.8) и характеризуется избыточным увлажнением. Изучаемые почвы группы техноземов обладают меньшей плотностью по сравнению с фоновой и не характеризуются избыточным увлажнением, то есть являются более благоприятными для развития микроорганизмов.

В неблагоприятный год на техноземах с увеличением химического загрязнения наблюдается снижение общей численности микроорганизмов. Это свидетельствует о повышении в градиенте загрязнения чувствительности микробоценозов к сочетанному действию неблагоприятных факторов (высокое содержание в почве тяжелых металлов, низкие температуры воздуха и недостаточное количество осадков). В благоприятный год общая численность почвенных микроорганизмов на всех участках повышается и достигает одинаковой для микробоценозов агроземов и техноземов величины, которая определяется отмеченными выше физико-химическими свойствами этих групп почв. Увеличение численности микробиоты в почвах загрязненных биотопов, возможно, объясняется увеличением численности узкой группы микроорганизмов устойчивой к химическому

загрязнению, на что указывает ряд публикаций (Влияние загрязнения тяжелыми металлами … , 1997; Колесников, Казеев, Вальков, 2000; Сорокина, Павлова, Киселев, 2008).

Таким образом, результаты исследования свидетельствуют о том, что общая численность микроорганизмов определяется в большой степени погодными условиями (она выше в более влажный и теплый год), физико-химическими особенностями почв (выше на техноземах, чем агроземах); при неблагоприятных гидротермических условиях на техноземах проявляется отрицательное влияние загрязнения тяжелыми металлами.

Численность гетеротрофных и олиготрофных бактерий. Высокая численность гетеротрофных бактерий (5.2×10^9 клеток/г почвы) отмечена в холодный и сухой весенний период (2011 г.) в почве фоновой зоны, тогда как с увеличением уровня техногенного загрязнения почвы происходит снижение данного показателя в 1000 раз (*S*-метод: F (4; 10) = 6.21; $p < 0.01$). Низкий уровень численности гетеротрофных микроорганизмов показан на всех исследованных участках в теплый и влажный весенний период 2012 г. (Таблица 6.1; F (4; 10) = 1.56; $p > 0.05$).

Численность олиготрофных бактерий в весенние месяцы 2011 г. на агроземах была ниже, чем на техноземах (*S*-метод: (F (4; 10) = 5.74; $p < 0.05$). В образцах проб, отобранных в аналогичный период 2012 г., данный показатель (10^8 клеток/г почвы) существенно (до 50 раз) увеличивался на всех исследованных участках независимо от уровня токсической нагрузки ($r_s = 0.1$; $N = 15$; $p > 0.05$). Численность бактерий снижалась в градиенте токсической нагрузки в луговых сообществах и увеличивалась в злаковых. Тенденция увеличения численности олиготрофных бактерий в отношении загрязнения почв тяжелыми металлами (Cr, Mn, Cu, Ni) отражена в работах Г. А. Евдокимовой и И. В. Зенковой (2003). К противоположному выводу приходит другая группа авторов (Обухов, Бабьева, Гринь, 1980; Булавко, 1982).

Таблица 6.1 – Численность (клеток/г почвы) эколого-трофических и физиологических групп микроорганизмов в почве исследуемых территорий в 2011 (*1*) и 2012 (*2*) гг. ($M \pm m$)

Группы микроорганизмов	Год наблюдения	Токсическая нагрузка, отн. ед.				
		1.00	3.33	6.19	22.78	30.00
Гетеротрофы (n = 3)	*1*	$(5.2 \pm 1.0)\cdot 10^{9}$	$(5.1 \pm 3.1)\cdot 10^{6}$	$(6.4 \pm 0.9)\cdot 10^{6}$	$(8.9 \pm 0.6)\cdot 10^{6}$	$(9.4 \pm 0.2)\cdot 10^{6}$
	2	$(5.2 \pm 1.9)\cdot 10^{6}$	$(2.5 \pm 1.0)\cdot 10^{6}$	$(2.8 \pm 1.3)\cdot 10^{6}$	$(5.0 \pm 1.8)\cdot 10^{6}$	$(1.8 \pm 0.7)\cdot 10^{7}$
Олиготрофы (n = 3)	*1*	$(3.7 \pm 0.9)\cdot 10^{6}$	$(2.1 \pm 1.3)\cdot 10^{6}$	$(1.1 \pm 0.3)\cdot 10^{7}$	$(9.5 \pm 0.3)\cdot 10^{6}$	$(10.4 \pm 0.3)\cdot 10^{6}$
	2	$(5.9 \pm 1.9)\cdot 10^{8}$	$(2.1 \pm 0.6)\cdot 10^{8}$	$(1.7 \pm 0.1)\cdot 10^{8}$	$(3.4 \pm 1.5)\cdot 10^{8}$	$(5.1 \pm 0.5)\cdot 10^{8}$
УОБ (n = 3)	*1*	$(3.2 \pm 0.5)\cdot 10^{9}$	$(9.3 \pm 3.5)\cdot 10^{8}$	$(8.0 \pm 0.6)\cdot 10^{7}$	$(1.3 \pm 0.4)\cdot 10^{9}$	$(7.7 \pm 4.2)\cdot 10^{8}$
	2	$(0.9 \pm 0.06)\cdot 10^{7}$	$(0.1 \pm 0.05)\cdot 10^{9}$	$(1.3 \pm 0.0)\cdot 10^{9}$	$(5.0 \pm 1.9)\cdot 10^{8}$	$(9.4 \pm 3.8)\cdot 10^{8}$
Азотфиксаторы, % (n = 15)	*1*	0.0 ± 0.0	2.3 ± 0.7	0.0 ± 0.0	72.7 ± 11.1	66.8 ± 12.6
	2	23.6 ± 11.3	0.7 ± 0.3	9.8 ± 3.2	97.8 ± 1.1	100.0 ± 0.0
Аммонификаторы (n = 9)	*1*	$(1.8 \pm 0.4)\cdot 10^{10}$	$(2.7 \pm 0.6)\cdot 10^{9}$	$(1.0 \pm 0.8)\cdot 10^{10}$	$(2.5 \pm 0.0)\cdot 10^{9}$	$(2.5 \pm 0.0)\cdot 10^{9}$
	2	$(1.0 \pm 0.05)\cdot 10^{8}$	$(0.2 \pm 0.1)\cdot 10^{8}$	$(9.0 \pm 3.8)\cdot 10^{7}$	$(0.2 \pm 0.04)\cdot 10^{9}$	$(0.2 \pm 0.08)\cdot 10^{9}$
Денитрификаторы (n = 9)	*1*	$(9.9 \pm 7.6)\cdot 10^{3}$	$(1.9 \pm 0.7)\cdot 10^{6}$	$(8.7 \pm 2.2)\cdot 10^{6}$	$(9.3 \pm 4.8)\cdot 10^{6}$	$(1.8 \pm 0.7)\cdot 10^{7}$
	2	$(0.2 \pm 0.02)\cdot 10^{3}$	$(0.9 \pm 0.2)\cdot 10^{5}$	$(0.2 \pm 0.07)\cdot 10^{4}$	$(4.4 \pm 0.7)\cdot 10^{7}$	$(2.3 \pm 0.4)\cdot 10^{7}$
Нитрификаторы I фазы (n = 3)	*1*	$2.5\cdot 10^{7}$	$6.5\cdot 10^{4}$	$4.0\cdot 10^{4}$	$2.5\cdot 10^{6}$	$2.5\cdot 10^{7}$
	2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Нитрификаторы II фазы (n = 3)	*1*	$2.5\cdot 10^{7}$	$9.5\cdot 10^{6}$	$2.5\cdot 10^{6}$	$2.5\cdot 10^{7}$	$2.5\cdot 10^{7}$
	2	$(8.0 \pm 6.0)\cdot 10^{5}$	$(3.7 \pm 0.7)\cdot 10^{6}$	$(2.0 \pm 0.3)\cdot 10^{8}$	$(2.0 \pm 0.5)\cdot 10^{8}$	$(2.0 \pm 0.5)\cdot 10^{8}$

Продолжение таблицы 6.1

Группы микроорганизмов	Год наблюде-ния	Токсическая нагрузка, отн. ед.				
		1.00	3.33	6.19	22.78	30.00
Сульфатредукторы (n = 9)	*1*	0.0	$(1.1 \pm 0.7)\cdot 10^{2}$	$(0.3 \pm 0.01)\cdot 10^{2}$	$(7.3 \pm 0.4)\cdot 10^{3}$	$(2.5 \pm 0.0)\cdot 10^{2}$
	2	0.0	2.5 ± 0.0	1.8 ± 0.7	2.5 ± 0.0	2.5 ± 0.0
Железовосстанавливающие бактерии (n = 3)	*1*	$(2.5 \pm 0.0)\cdot 10^{6}$	$(2.5 \pm 0.0)\cdot 10^{7}$	$(2.5 \pm 0.0)\cdot 10^{7}$	$(9.5 \pm 0.0)\cdot 10^{6}$	$(9.5 \pm 0.0)\cdot 10^{6}$
	2	$(4.7 \pm 4.1)\cdot 10^{6}$	$(0.9 \pm 0.4)\cdot 10^{6}$	$(0.1 \pm 0.06)\cdot 10^{7}$	$(1.0 \pm 0.1)\cdot 10^{7}$	$(4.7 \pm 4.1)\cdot 10^{8}$
Марганецвосстанавливающие бактерии (n = 3)	*1*	$(2.5 \pm 0.0)\cdot 10^{7}$	$(2.5 \pm 0.0)\cdot 10^{7}$	$(2.5 \pm 0.0)\cdot 10^{7}$	$(2.5 \pm 0.0)\cdot 10^{7}$	$(2.5 \pm 0.0)\cdot 10^{7}$
	2	$(3.1 \pm 1.4)\cdot 10^{7}$	$(1.3 \pm 0.2)\cdot 10^{7}$	$(1.3 \pm 0.6)\cdot 10^{7}$	$(11.0 \pm 0.0)\cdot 10^{7}$	$(4.5 \pm 0.0)\cdot 10^{7}$
Целлюлозоразрушающие аэробные бактерии (n = 9)	*1*	$(1.8 \pm 0.4)\cdot 10^{4}$	$(1.9 \pm 0.6)\cdot 10^{4}$	$(2.6 \pm 0.8)\cdot 10^{4}$	$(3.7 \pm 0.7)\cdot 10^{4}$	$(5.1 \pm 1.0)\cdot 10^{4}$
	2	$(1.9 \pm 0.4)\cdot 10^{4}$	$(1.9 \pm 0.6)\cdot 10^{4}$	$(5.0 \pm 0.6)\cdot 10^{4}$	$(3.7 \pm 0.3)\cdot 10^{4}$	$(4.4 \pm 1.1)\cdot 10^{4}$
Целлюлозоразрушающие анаэробные мезофиллы (n = 9)	*1*	–	–	–	–	–
	2	$(5.5 \pm 2.1)\cdot 10^{2}$	$(9.5 \pm 0.0)\cdot 10^{2}$	$(9.0 \pm 3.0)\cdot 10^{4}$	$(3.8 \pm 0.6)\cdot 10^{5}$	$(4.0 \pm 1.0)\cdot 10^{4}$
Целлюлозоразрушающие анаэробные термофилы (n = 9)	*1*	–	–	–	–	–
	2	$(2.8 \pm 1.3)\cdot 10^{3}$	$(3.2 \pm 0.7)\cdot 10^{3}$	$(3.4 \pm 1.0)\cdot 10^{4}$	$(9.5 \pm 0.0)\cdot 10^{3}$	$(6.4 \pm 3.0)\cdot 10^{3}$
Микроскопические грибы (n = 3)	*1*	–	–	–	–	–
	2	$(2.4 \pm 1.1)\cdot 10^{6}$	$(4.1 \pm 0.2)\cdot 10^{6}$	$(7.3 \pm 3.0)\cdot 10^{4}$	$(8.5 \pm 4.5)\cdot 10^{3}$	$(2.4 \pm 0.6)\cdot 10^{5}$

Примечание: n – число биологических повторностей; M – среднее арифметическое; m – ошибка среднего арифметического; «–» – нет данных.

Численность углеводородокисляющих бактерий (*УОБ*). По нашим данным, в неблагоприятный по погодным условиям весенний период 2011 г. уровень химического загрязнения не оказывал существенного влияния на численность УОБ (F (4; 10) = 0.99; $p > 0.05$). В благоприятный в образцах почв, отобранных на фоновом участке, регистрировали низкий уровень численности УОБ по сравнению с таковым в образцах почв, отобранных с остальных участков (F (4; 10) = 5.04; $p < 0.001$).

Численность бактерий цикла азота. Попадающие в почву металлы нарушают функционирование микробоценоза, задерживают круговорот азота и углерода (Булавко, 1982; Williams, Volum, 1981). В литературе отмечено нарушение важнейших свойств почвы (аммонификации, нитрификации, денитрофикации), а также снижение способности бактерий фиксировать азот под воздействием тяжелых металлов (Мотузова, Безуглова, 2007).

Во время исследования не выявлено зависимости численности аммонифицирующих бактерий от уровня загрязнения почв тяжелыми металлами (2011 и 2012 гг. раложения растительных остатков: r_s = -0.25 и 0.49, соответственно; N = 15; $p > 0.05$), в отличие от денитрифицирующих бактерий, численность которых была минимальна на фоновом участке и положительно коррелировала с уровнем токсической нагрузки независимо от года наблюдения (весенние месяцы 2011 и 2012 гг: r_s = 0.70–0.85; N = 15; $p < 0.05$–0.001). Однако во теплыеи влажные весенние месяцы 2012 г. численность аммонификаторов и денитрификаторов в почве участков И-1, И-2 была выше по сравнению с остальными территориями (S-метод: F = 4.24 и F = 6.32; df = 4; 10; $p < 0.05$–0.01, соответственно).

Обилие нитрифицирующих бактерий *I фазы* нитрификации снижалось в градиенте загрязнения на агроземах и повышалось на техноземах в неблагоприятный сезон, тогда как в теплый и влажный весенний период 2012 г. данная эколого-трофическая группа микроорганизмов в образцах исследованных почв не обнаружена. Нитрификаторы *II фазы* в холодный и сухой весенний период 2011 г. имели сходную численность (разница не превышала 10 раз) на всех участках (2.5×10^7 клеток/г почвы) с незначительным снижением в буферной зоне

(Таблица 6.1; r_s = 0.22; N = 15; p = 0.72). В весенний период 2012 г. по сравнению аналогичным периодом 2011 г. наблюдали ее резкое снижение на агроземах до 10^5–10^6 клеток/г почвы, тогда как на техноземах происходило увеличение численности микроорганизмов данной группы до 10^8 клеток/г почвы. В теплый и влажный весенний период 2012 г. наблюдается увеличение численности бактерий данной группы в градиенте токсической нагрузки. Взаимосвязь между показателями статистически значима (r_s = 0.74; N = 15; p < 0.001).

Наряду с этим в литературе встречаются сведения об ингибировании медью и кадмием процессов денитрификации (Bollag, Barabasz, 1979). Кроме того, отсутствует единое мнение о чувствительности процесса почвенной нитрификации к металлам. Некоторые авторы (Шелюг, 1968; Букреева, 1972; Перцовская, Тонких, Григорьева , 1975; Евдокимова, Кислых, Мозгова, 1984) считают этот процесс достаточно чувствительным к металлам, другие говорят об обратном (Использование…, 1976; Badura, Galimska-Stypa, Mrozowska, 1977). В литературе имеются данные о негативном влиянии в малых концентрациях свинца (Перцовская, Тонких, Григорьева , 1975; Шелюг, 1968), хрома в концентрации 8 мг/100 г почвы (Букреева, 1972), цинка (Lees, 1948). Достоверное снижение этого показателя наблюдалось на 30-е сутки эксперимента при содержании хрома в почве 100 мг/кг, меди – 50 мг/кг (Евдокимова, Кислых, Мозгова, 1984). Также ингибирование нитрифицирующей активности отмечено для меди и никеля в концентрациях 500–800 мг/кг, при этом наблюдается снижение численности и активности нитрифициующих бактерий (Евдокимова, Кислых, Мозгова, 1984).

В литературе неоднократно отмечен факт устойчивости бактерий, потребляющих минеральные формы азота, к загрязнению почвы промышленными выбросами (Евдокимова, 1982). Численность азотфиксирующих бактерий в почвах фоновой и буферной зон на протяжении всего периода исследования оставалась на достаточно низком уровне (1−24 % комочков обрастания), тогда как в образцах почвы, отобранной с импактной территории, данный показатель возрастал до 67−100 % (S–метод: 2011 г.: F (4; 75) = 10.76; 2012 г.: F (4; 45) = 62.15;

$p < 0.01$) (рисунок 6.2). Подтверждена тесная корреляционная связь между долей бактерий рода *Azotobacter* и уровнем химического загрязнения, наиболее выраженная в теплый и влажный весенний период 2012 г. ($r_s = 0.61–0.79$; $p < 0.001$).

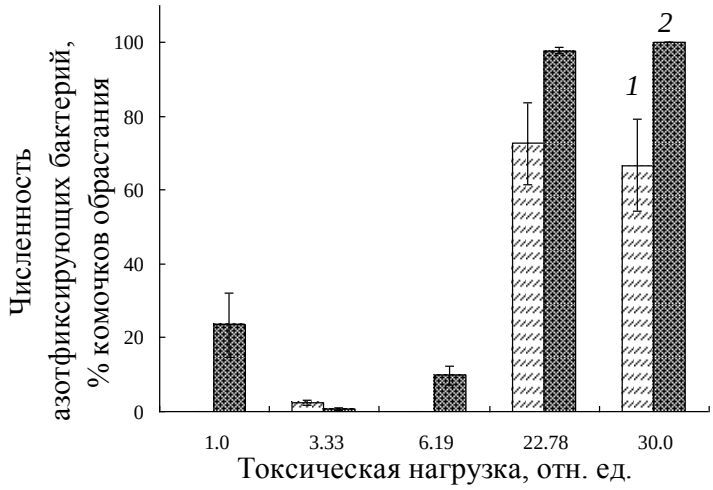


Рисунок 6.2 – Численность азотфиксирующих бактерий в градиенте химического загрязнения (*1* – 2011 г., *2* – 2012 г.)

Полученные результаты согласуются с данными других авторов. Д. Г. Звягинцев (1997) показал 2–5 кратное увеличение активности азотфиксации при загрязнении почвы Cd, Cu, Pb и Zn по сравнению с фоновым. О меньшей чувствительности и легкой стимуляции со стороны загрязнения почв свинцом бактерий рода *Azotobacter* отмечено в работах М. М. Умарова и Е. Е. Азиевой (1980). Одной из причин увеличения численности микроорганизмов может быть использование бактериями в качестве питания энергетического материала погибших микроорганизмов, высокочувствительных к токсикантам (Булавко, 1982; Кобзев, 1980).

Как правило, устойчивые к тяжелым металлам микроорганизмы оказываются наиболее толерантными и к другим условиям среды, например, к колебанию погодных факторов (Биомасса и дыхательная активность почвенных микроорганизмов … , 2014). Высокие дозы поллютантов также могут нивелировать влияние природных факторов (Умаров, Азиева, 1980). В нашем случае установлено, что варьирование обилия аммонификаторов, денитрификаторов, олиго-

и гетеротрофных бактерий в разные по погодным условиям годы в почве максимально загрязненного участка техноземов (И-2) ниже, чем на Ф (C_v = 41–107 % и 118–196 %, соответственно).

Численность бактерий, участвующих в круговоротах серы, железа и марганца. Далее была определена численность сульфатредуцирующих, железо- и марганецвосстанавливающих бактерий (Таблица 6.1). Сульфатвосстанавливающие бактерии не обнаруживались в образцах почв фоновой зоны на протяжении всего периода исследования, тогда как на загрязненных территориях выявлена низкая численность сульфатредукторов по сравнению с таковой других эколого-трофических групп бактерий (Таблица 6.1). В холодный и сухой весенний период 2011 г. слабое присутствие (0.3–1.1 × 10^2 клеток/г почвы) бактерий данной группы характерно для территорий буферной зоны, максимальная численность (7.3 × 10^3 клетки/г почвы) – для сильно загрязненных биотопов. В теплый и влажный весенний период 2012 г. отмечено снижение численности сульфатредукторов на этих территориях по сравнению с сухим и холодным весенний периодом 2011 г. и более равномерное распределение численности в градиенте загрязнения (10^1 клеток/г почвы). Положительная корреляция между численностью сульфатвосстанавливающих бактерий и уровнем химического загрязнения почвы (r_s = 0.68–0.74; N = 15; p < 0.001) сохраняется на протяжении всего периода исследований.

Необходимо отметить, что аналогичная реакция на уровень химического загрязнения почвы отмечена и для железоредуцирующих бактерий в весенний период 2012 г. Количество бактерий данной группы в градиенте возрастающего загрязнения увеличивается от 10^6 клеток/г почвы фоновой зоны до 10^8 клеток/г почвы импактной зоны (Таблица 6.1). Установленная зависимость численности железовосстанавливающих бактерий от интегрального показателя подтверждена коэффициентом ранговой корреляции Спирмена (r_s = 0.59; N = 15; p < 0.001), что согласуется с данными Д. Ю. Сорокина (1990).

Группа марганецвосстанавливающих бактерий оказалась наиболее устойчивой к загрязнению почв тяжелыми металлами и агрохимическому составу

почвенного субстрата (Таблица 6.1), численность которых незначительно увеличивалась на участках импактной зоны в теплый и влажный весенний период 2012 г. по сравнению с остальными территориями (S–метод: F (4; 10) = 9.6; $p < 0.01$).

Отметим, что в весенние месяцы 2011 г. численность железо- и марганец-восстанавливающих бактерий в почвах всех исследуемых участков находилась в пределе 10^6–10^7 клеток/г почвы и не зависела от уровня токсической нагрузки.

Одной из наиболее активных групп микроорганизмов в почвах являются *микроскопические грибы*. Они чувствительны к воздействию антропогенных факторов и заметно влияют на образование биологически активных веществ в почвах (Кобзев, 1980; Лугаускас, Шляужене, Репечкене, 1981). В то же время микроскопические грибы являются одними из основных деструкторов целлюлозы (Звягинцев, 1987). Численность сапротрофных грибов почв участков Ф и Б-1 в 10–1000 раз выше (10^6 клеток/г почвы) по сравнению с остальными более загрязненными территориями (10^5 клеток/г почвы). Установлена статистически значимая зависимость численности данной группы от уровня химического загрязнения почв: $r_s = -0.67$; $N = 15$; $p < 0.001$.

Описанная выше реакция микроскопических грибов на химическое загрязнение почвы согласуется с литературными данными (Колесников, Казеев, Вальков, 2000; Олишевская и д., 2006). Это может быть связано с развитием узкой группы микроорганизмов, толерантных к действию тяжелых металлов (Колесников, Казеев, Вальков, 2000).

Наряду с этим Г. А. Евдокимова и И. В. Зенкова (2003) в своей работе показали достоверное снижение численности и биомассы микроскопических грибов по мере возрастания загрязнения почвы выбросами алюминиевого завода (Кандалакшский алюминиевый завод, Кольский п-ов). Количество грибных колониеобразующих единиц в органогенном горизонте почвы, расположенной в 2 км от завода, в 5 раз меньше чем в почве, находящейся в 10 и 20 км от завода, и в 9 раз меньше, чем на контрольном участке. Кроме того, О. А. Сорокина с соавт. (2008) приводят данные о влиянии повышенных концентраций метал-

лов (As, Cu, Pb, Zn) на исследуемую группу, снижающих биологическую активность (показатель КОЕ/1 г). Низкие же концентрации (0.5 ПДК) тяжелых металлов (Cu, Zn, Pb) не влияют на численность микроскопических грибов (Щелчкова, Стручкова, 2008).

Целлюлозолитические бактерии. Кроме микроскопических грибов, в процессе деструкции органического вещества почв важную роль играют анаэробные и аэробные целлюлозолитические бактерии. Многие авторы отмечают торможение скорости процесса деструкции органического вещества при загрязнении почвы тяжелыми металлами и соединениями серы (Воробейчик, 2007; Reduction of decomposition rate … , 1991; Giller, Witter, Mcgrath, 1998), что обусловлено подавлением целлюлозолитической активности (Колесников, Казеев, Вальков, 2000; Евдокимова, Корнейкова, Мозгова, 2013), а также снижением численности бактерий этой эколого-трофической группы.

В нашем случае установлена прямая зависимость численности аэробных и анаэробных целлюлозолитиков от уровня загрязнения почв ТМ (аэробы: $r_s = 0.65–0.74$; анаэробы: мезофиллы – $r_s = 0.79$; термофилы – $r_s = 0.60$; $N = 15$; $p < 0.05–0.001$) (Таблица 6.1, Рисунок 6.3). Численность микроорганизмов на участках Б-2, И-1, И-2 (техноземы) в 2.5 раза превышает таковое на участке Ф и Б-1 (агроземы). Максимальная численность целлюлозолитиков в холодный и сухой весенний период 2011 г. отмечена на участке И-2, в теплый и влажный весенний период 2012 г. – на Б-2.

С целью оценки сходства микробоценозов по составу эколого-трофических и функциональных групп в почвах с различным уровнем химического загрязнения проведен кластерный анализ данных (Рисунок 6.4). В анализ включены группы бактерий, присутствующие на исследуемых участках как за все анализируемые периоды (2011–2012 гг.) (бактерии цикла азота, сульфатредукторы, Fe- и Mn-восстанавливающие, углеводородокисляющие, аэробные целлюлозоразрущающие бактерии).

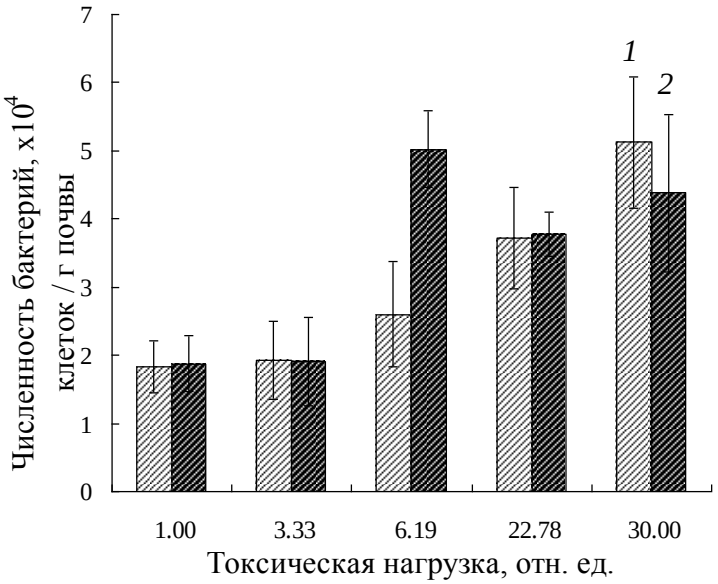


Рисунок 6.3 – Численность аэробных целлюлозоразрущающих микроорганизмов на исследуемых участках (*1* – 2011 г.; *2* – 2012 г.)

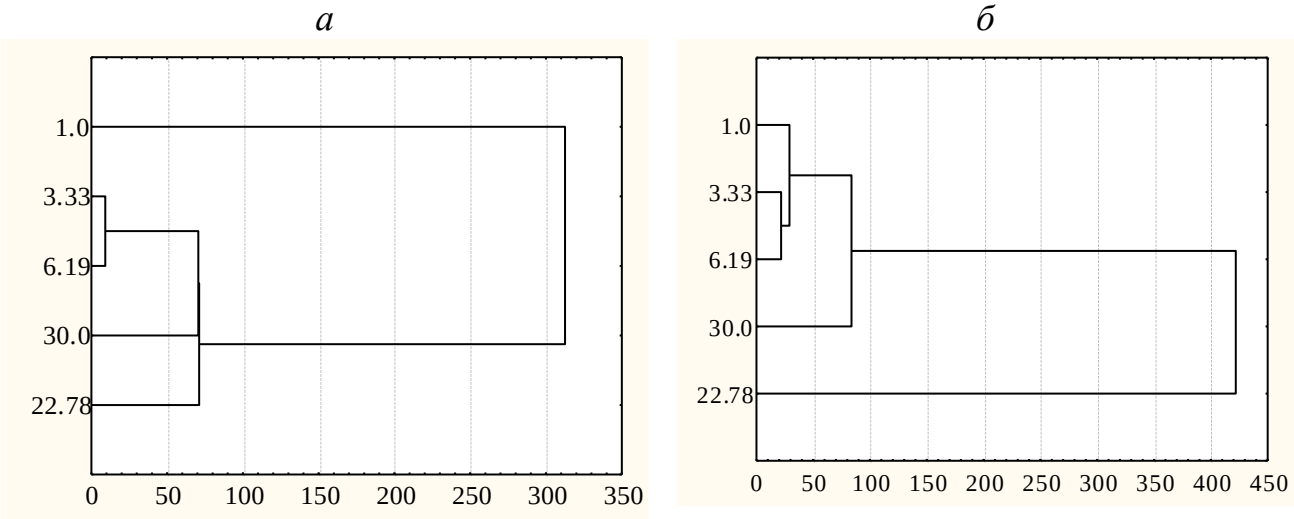


Рисунок 6.4 – Дендрограмма сходства почвенной микробиоты на исследуемых участках (*а* – 2011 г., *б* – 2012 г.)

В качестве интегрального показателя сходства сообществ бактерий использовали Евклидову дистанцию (Таблица 6.3).

Таблица 6.3 – Евклидова дистанция, характеризующая близость почвенной микробиоты на исследуемых участках

Период исследования	Токсическая нагрузка, отн. ед.	Токсическая нагрузка, отн. ед.				
		1.00	3.33	6.19	22.78	30.00
2011 г.	1.00	0				
	3.33	313	0			
	6.19	317	9	0		
	22.78	324	105	107	0	
	30.00	319	71	73	71	0
2012 г.	1.00	0				
	3.33	29	0			
	6.19	30	22	0		
	22.78	454	460	459	0	
	30.00	84	109	99	422	0

Обращает внимание сходство микробоценозов двух буферных участков, которые независимо от года наблюдения попадают в один общий кластер и характеризуются примерно равным Евклидовым расстоянием за исследуемые периоды в 2011 и 2012 гг. Кроме того, сходство микробоценоза максимально загрязненного участка с буферными также постоянно в период исследования. Однако в холодный и сухой весенний период 2011 г. от сообществ буферной и импактной зон резко отличается микробоценоз фоновой территории. При этом в теплый и влажный весенний период 2012 г. в общий кластер объединяются микробоценозы буферной и фоновой зон, к которым приближено сообщество участка И-2 и резко отличается от всей этой группы микробиота участка И-1.

Таким образом, можно предположить, что в описанном выше проявляется реакция почвенных микробоценозов не только на химическое загрязнение. Возможно, выявленные различия в численности и соотношении эколого-трофических групп в исследуемые периоды 2011 и 2012 гг. связаны не только с разным сроком экспонирования растительных остатков, но и с погодными особенностями вегетационных сезонов. Оба эти фактора определяют различную реакцию микробоценозов на химическое загрязнение в первый и второй годы наблюдения.

6.2 Характеристика интегральных показателей функциональной структуры сообщества почвенных микроорганизмов

Используя полученные данные о численности микроорганизмов разных эколого-трофических групп, мы рассчитали интегральные показатели функциональной структуры сообщества почвенной микробиоты: коэффициенты олиготрофности (K_O) и сукцессии (K_C) (Свирскене, 2003; Сорокина, Павлова, Киселев, 2008; Семенова, Ильбулова, Суюндуков, 2011) (Таблица 6.4).

Таблица 6.4 – Коэффициенты (K_O) и (K_C) в почвах в градиенте загрязнения тяжелыми металлами

Показатель	Год наблюдения	Токсическая нагрузка, отн. ед.				
		агроземы		техноземы		
		Ф	Б-1	Б-2	И-1	И-2
Коэффициент олиготрофности ($Ko \times 10^6$)	*1*	0.001	0.41	1.72	1.07	1.11
	2	114.8	82.0	59.4	68.7	28.3
Коэффициент сукцессии ($Kc \times 10^9$)	*1*	4.8	6800.0	10781.3	6404.5	4468.1
	2	23269.2	51200.0	78214.3	45200.0	13555.6

Примечание: 1 – 2011 г., *2* – 2012 г.

Различие этих коэффициентов в годы наблюдений (K_O: F (1; 29) = 34.40; K_C: F (1; 29) = 66.76; $p < 0.001$) свидетельствуют о том, что наряду с активно функционирующими группами микроорганизмов в почвах содержится значительное количество пассивных группировок, так называемый микробный пул, или запас микроорганизмов, которые могут проявить свою активность и увеличивать число генераций в зависимости от условий вегетационного сезона и изменения химического состава растительных остатков в ходе их разложения. Микробный пул обеспечивает поддержание гомеостатического состояния почвы, то есть постоянство характерных для нее химических и биологических параметров.

Если принять, что коэффициент олиготрофности отражает активное протекание процессов глубокой минерализации органики и связывания азота

в микробной биомассе почвы (Свистова, 2005), то, согласно данным, представленным в Таблице 6.4, наиболее активно эти процессы идут на второй год экспонирования растительных образцов (2012 г.) и уменьшаются в градиенте токсической нагрузки. В первый год экспонирования образцов коэффициенты олиготрофности, наоборот, выше на техноземах, чем на агроземах. Полученные данные согласуются с материалами по актуальной скорости разложения растительных остатков (*см.* Глава 5, Таблица 5.2). В связи с тем, что в первые шесть месяцев скорость разложения образцов на техноземах выше, чем на агроземах, процессы глубокой минерализации в условиях загрязнения наступают раньше, о чем свидетельствуют коэффициенты олиготрофности, полученные в 2011 г. Так как значения коэффициента олиготрофности во второй год наблюдения ниже на техноземах, чем на агроземах, и уменьшаются в градиенте увеличивающегося загрязнения на этой группе почв независимо от года наблюдения, можно сделать вывод об ингибирующем влиянии тяжелых металлов на процессы глубокой минерализации растительных остатков.

Различие почв проявляется и в уровне развития микробного сообщества, отражением которого является коэффициент сукцессии. Низкое значение данного коэффициента свидетельствует о возрастающей роли быстрорастущих видов с *r*-стратегией (их активное размножение взможно в случае доступной органики, но они малопродуктивны в отношении биомассы), отражая тем самым более ранние этапы сукцессии микробоценоза, высокие свидетельствуют о более поздних стадиях развития микробных сообществ с преобладанием микроорганизмов с *K*-стратегией (Microbial community structure … , 1995; Soil respiration … , 2002).

Значения коэффициента сукцессии, представленные в Таблице 6.4, с одной стороны, показывают закономерное его повышение в зависимости от периода экспонирования (в 2011 г. показатель на всех участках ниже, чем в 2012 г.), а с другой – различие между участками. Высокие значения *K*с на участках Б-1 и Б-2, вероятно, отражают более поздние стадии развития микробных сообществ. Среднее значение характерно для микробоценоза участка И-1. Низ-

кие значения данного коэффициента, отражающие более ранние этапы сукцессии микробоценоза, наблюдаются на участках Ф и И-2.

Таким образом, градиент сукцессионного возраста микробоценозов на агроземах и техноземах совпадает с градиентом сукцессионного возраста фитоценозов. формирующихся на этих почвах.

Однофакторный дисперсионный анализ, проведенный отдельно для каждого года наблюдения, позволил оценить вклад в общую дисперсию двух исследуемых факторов: «токсической нагрузки» и «группы почв» (Таблица 6.5). Показано высоко значимое влияние токсической нагрузки на *К*о и *К*с, максимальное для коэффициента сукцессии. Влияние почвенного субстрата менее значимо для обоих показателей.

Таблица 6.5 – Оценка влияния группы почвы и химического загрязнения на K_O и K_C

Период исследования	Фактор	*F*	*df*	*p*	Доля объясненной дисперсии, %
Коэффициент олиготрофности (K_O)					
2011 г.	*1*	13.11	1; 14	0.003	52.2
	2	4.36	4; 14	0.03	63.5
2012 г.	*1*	11.90	1; 14	0.004	42.8
	2	7.01	4; 14	0.006	73.7
Коэффициент сукцессии (K_C)					
2011 г.	*1*	4.37	1; 14	0.057	25.1
	2	24.78	4; 14	0.0001	90.8
2012 г.	*1*	0.40	1; 14	0.54	3.0
	2	47.50	4; 14	0.0001	95.0

Примечание: 1 – группа почв, *2* – токсическая нагрузка.

6.3 Участие деструкционного микробиологического комплекса в разложении растительных остатков

Рассмотрим зависимость количества разложившихся растительных остатков от общей численности микроорганизмов, численности сапротрофных грибов и аэробных и анаэробных целлюлозолитиков (термофилов и мезофиллов).

После первого года экспонирования зависимость количества разложившихся растительных остатков от общей численности микроорганизмов в почве

выражена слабо ($p > 0.05$) (Рисунок 6.5*а*). Однако при двухлетнем сроке экспонирования между исследуемыми показателями установлена прямая корреляционная связь (Рисунок 6.5*б*).

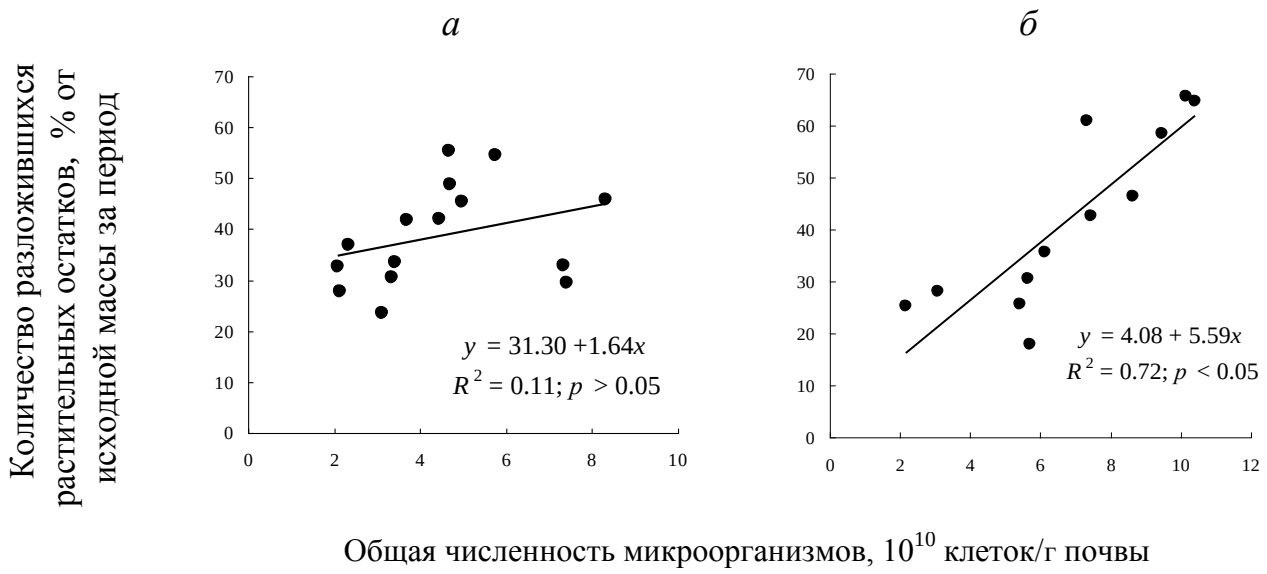


Рисунок 6.5 – Зависимость количества разложившихся растительных остатков от общей численности микроорганизмов в исследуемые периоды (периоды экспонирования: *а* – один год, *б* – два года)

При анализе зависимости количества разложившихся растительных остатков от численности аэробных целлюлозоразрушающих микроорганизмов более тесная корреляционная связь также наблюдается при двухлетнем сроке экспонирования (Рисунок 6.6). С точки зрения И. Б. Гришкан (1995), в первый год экспонирования потеря веса растительных остатков связана не с биологическим показателем, а преимущественно с физико-химической природой, в частности, с выщелачиванием из трудноминерализуемых частей легкорастворимых фракций. К аналогичным выводам приходят и другие авторы, изучавшие разложение растительных субстратов в тундровых биоценозах (Паринкина, 1989; Heal, French, 1974). Следовательно, процессы деструкции, связанные с деятельностью микробиологического деструктивного комплекса, проявляются на более поздних сроках.

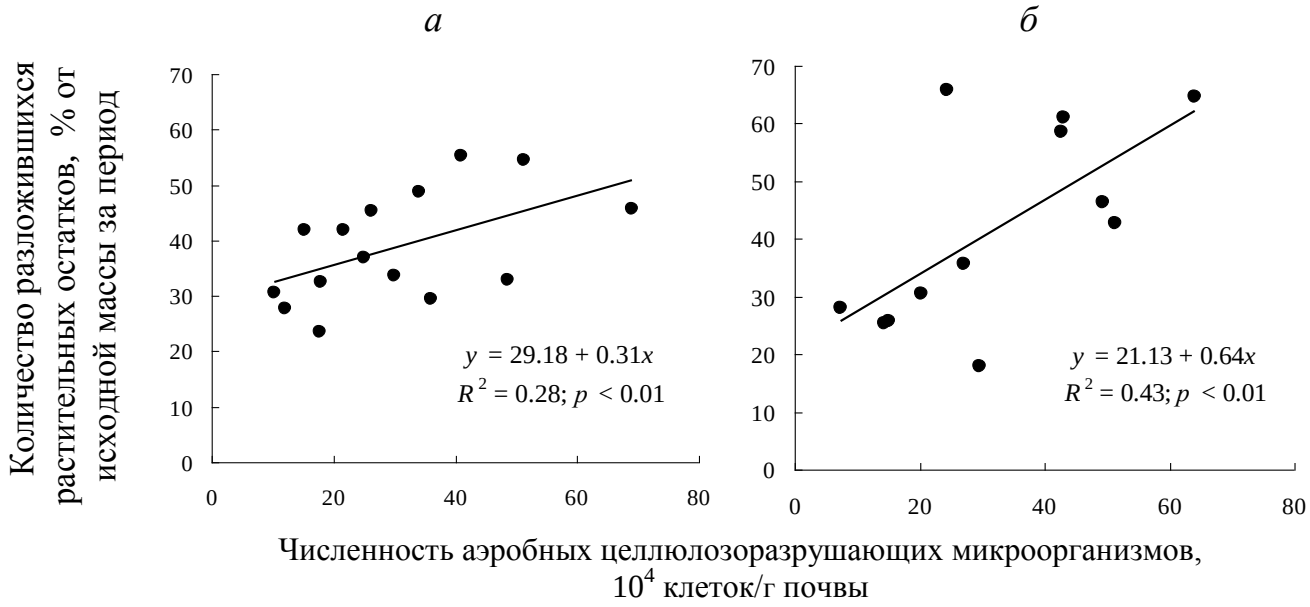


Рисунок 6.6 – Зависимость скорости разложения растительных остатков от численности аэробных целлюлозоразрушающих микроорганизмов: *а* – 2011 г., *б* – 2012 г.

В связи с этим после двух лет экспонирования растительных образцов нами был расширен спектр исследований почвенного деструкционного комплекса, который дополнительно включал анаэробные целлюлозоразрушающие бактерии (термофилы и мезофиллы) и микроскопические грибы. Показано, что количество разложившихся растительных остатков напрямую зависит от численности анаэробных целлюлозолитиков (Рисунок 6.7).

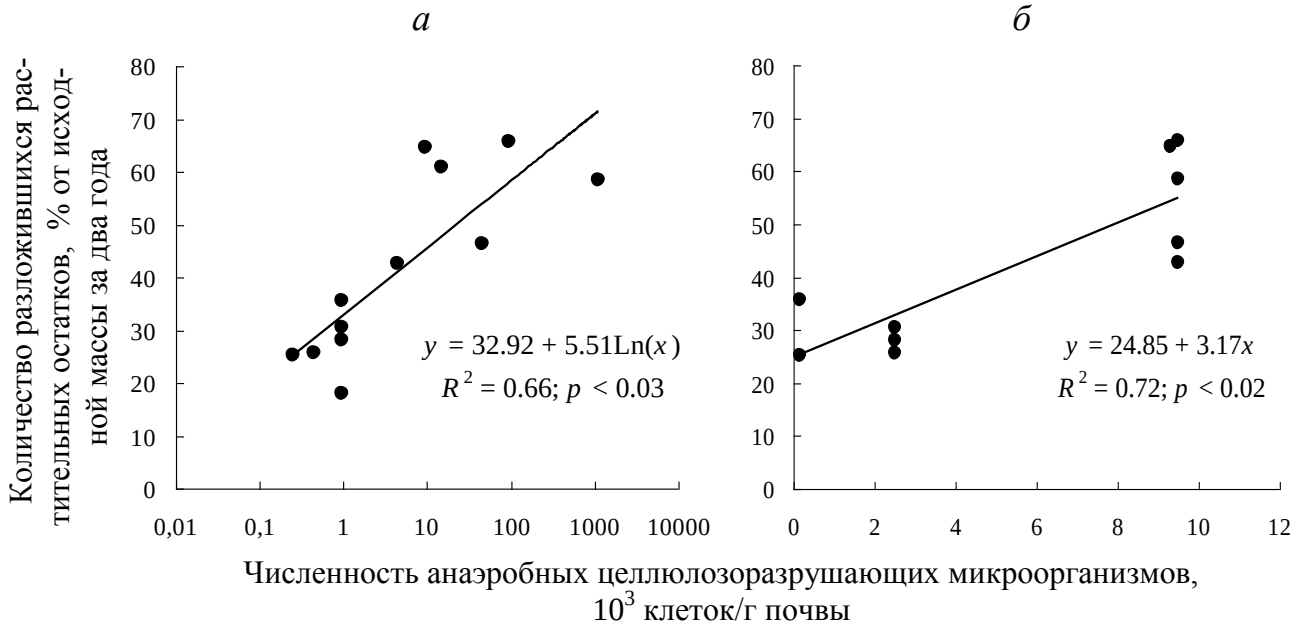


Рисунок 6.7 – Зависимость количества разложившихся растительных остатков от численности анаэробных целлюлозоразрушающих микроорганизмов (после второго года экспонировани): *а* – мезофиллы, *б* – термофилы

В рамках регрессионного анализа подтверждена обратная зависимость между численностью сапротрофных грибов и количеством разложившихся за два года экспонирования растительных остатков (Рисунок 6.8). Все вышесказанное согласуется с литературными данными (Евдокимова, Кислых, Мозгова, 1984).

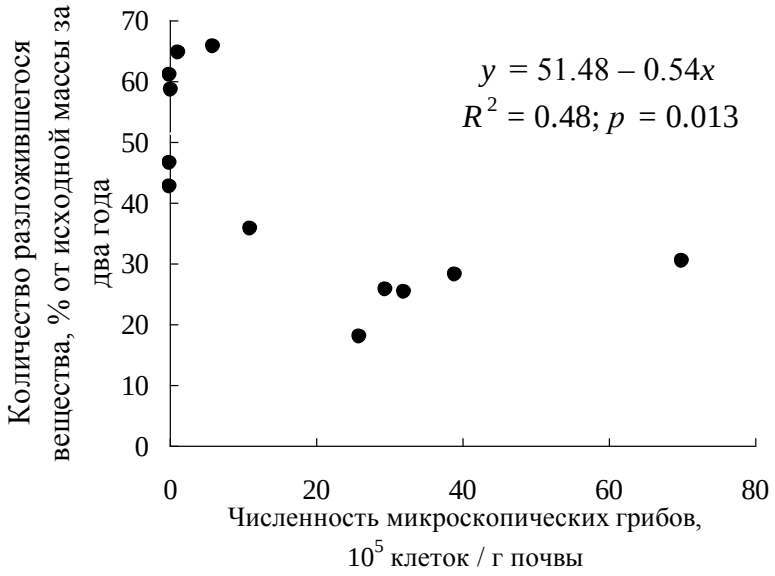


Рисунок 6.8 – Зависимость количества разложившихся растительных остатков после двух лет экспонирования образцов от численности сапротрофных грибов, 10^5 клеток/г почвы

Таким образом, можно предположить, что сапротрофные грибы участвуют в разложении растительных остатков на начальных этапах. На заключительных этапах их роль ослабевает, и на смену им приходит целлюлозоразрушающий бактериальный комплекс. Величина потери веса образцов после первого года экспонирования в меньшей степени зависит от общей численности микроорганизмов и от числа аэробных целлюлозоразрушающих бактерий, чем после второго. При двухлетнем сроке экспонирования наблюдается сукцессия микробоценозов, свидетельствующая о стадийности в разложении растительных тканей. Следовательно, процесс разложения приобретает биологический характер на более поздних этапах. Так, в наших исследованиях установлено, что после двух лет экспонирования растительных остатков количество разложившегося вещества напрямую зависит от численности анаэробных целлюлозолитиков

(термофилы, мезофиллы) и обратно пропорционально количеству сапротрофной микрофлоры почвы. Наблюдение за скоростью убыли веса растительных остатков в течение двух лет позволяет в значительной степени выявить участие микрофлоры в деструкционном процессе.

Резюме

В ходе исследования установлено влияние химического среды тяжелыми металлами на почвенные микробоценозы изучаемых территорий. В течение двух лет наблюдения общая численность бактерий в почвенных микробоценозах агроземов не превышала 5.0×10^{10} клеток/г почвы, тогда как в техноземах данный показатель был в два раза больше. Увеличение общей численности микроорганизмов в градиенте загрязнения почвы связано с увеличением численности разных групп. После первого года экспонирования показатель возрастает за счет увеличения численности олиготрофов, денитрифицирующих бактерий, азотфиксаторов, сульфатвосстанавливающих бактерий, аэробных целлюлозолитиов. Наряду с этим в этот год выделены группы микроорганизмов, численность которых не зависит от загрязнения (нитрификаторы (I фазы), аммонификаторы, железо и марганецвосстанавливающие бактерии) и даже уменьшается (УОБ). После второго года экспонирования образцов общая численность увеличивается за счет углеводородокисляющих бактерий, денитрификаторов, нитрификаторов (II фазы), азотфиксирующих бактерий, сульфатрудукторов, железовосстанавливающих бактерий, а также анаэробных и аэробных целлюлозолитиков. Численность гетеротрофы, олиготрофы и аммонификаторы остается постоянной в градиенте загрязнения в этот год, а микроскопических грибов уменьшается. Подобная разнонаправленная реакция почвенной микробиоты на химическое загрязнение описана в литературе (Загуральская, Зябченко, 1994; Мотузова, Безуглова, 2007; Семенова, Ильбулова, Суюндуков, 2011; Fliessbach, Martens, Reber, 1994 и др.).

В литературе имеются данные о том, что микробиологическая активность почвы может в большей степени коррелировать с ее физико-химическими свой-

ствами, чем с уровнем тяжелых металлов (Микробиологические и биохимические показатели … , 1997). Полученные результаты исследований общей численности почвенных микробоценозов агроземов и техноземов, подверженных различным уровням загрязнения тяжелыми металлами, подтверждают данное положение. Численность микробоценозов техноземов, характеризующихся более благоприятным режимом влажности и аэрации, выше, чем агроземов. Кроме того, на общую численность микроорганизмов влияют погодные условия вегетационных сезонов: в благоприятный год исследуемый показатель определяется прежде всего физико-химическими свойствами почв, в неблагоприятный – сочетанным действием погодных факторов и химическим загрязнением.

Устойчивость микроорганизмов техногенно нарушенных территорий к высоким дозам может быть неспецифичной. Установлено, что варьирование обилия аммонификаторов, денитрификаторов, олиго- и гетеротрофных бактерий в разные по погодным условиям годы в почве максимально загрязненного участка техноземов (И-2) ниже, чем на Ф (C_v = 41–107 % и 118–196 %, соответственно).

Подобная многофакторность условий неизбежно ведет к высокой вариабельности структуры микробоценоза. Кроме того, данные по численности, полученные в разные сроки экспонирования в отношении бактерий отдельных микробиологических групп (гетеротрофов, олиготрофов и нитрификаторов), значительно отличаются. Все это усложняет комплексную оценку ответных реакций микробоценоза на техногенное воздействие. Достоверно можно говорить о более высоком общем обилии микроорганизмов на техноземах по сравнению с агроземами за счет увеличения численности железовосстанавливающих, денитрифицирующих, азотфиксирующих, сульфатредуцирующих бактерий и повышенной целлюлозолитической активности, а также о зависимости этих показателей от уровня токсической нагрузки. Отмечено также подавление активности сапротрофных грибов.

Коэффициент олиготрофности отражает активное протекание процессов глубокой минерализации органики и связывания азота в микробной биомассе

почвы. Установлено, что химическое загрязнение оказывает ингибирующее влияние на процессы глубокой минерализации растительных остатков.

На основании коэффициента сукцессии наиболее сформированными являются микробоценозы буферной зоны. Близок к ним микробоценоз участка И-1. Менее сформированы микробоценозы участков Ф и И-2. Это в определенной мере согласуется с показателями скорости биогенного обмена фитомассы на этих территориях и общей численностью микробоценозов в неблагоприятный по погодным условиям год.

При наиболее высоком общем обилии микроорганизмов в техноземах, по сравнению с таковым в агроземах, в градиенте загрязнения почвы ТМ формируется упрощенная структура микробного сообщества с преобладанием *r*-стратегов, что отражает более ранние этапы сукцессии микробоценозов в условиях техногенно нарушенных территорий. Химическое загрязнение в большей степени, чем группа почв, оказывает влияние на коэффициенты олиготрофности и сукцессии микробных сообществ. Высокая способность к саморегуляции в сочетании с избыточной биомассой почвенных микроорганизмов и разнообразием их эколого-трофических групп способствует стабильному функционированию травянистых фитоценозов в градиенте загрязнения почв ТМ.

Показана прямая зависимость скорости разложения растительных остатков от общей численности микроорганизмов и численности анаэробных и аэробных целлюлозолитиков. По мере изменения разлагающихся растительных остатков наблюдается сукцессия деструкционного микробиологического комплекса. Это проявляется в стадийности деструкции растительных тканей. Наиболее тесная связь скорости процессов разложения и численности выше обозначенных групп бактерий установлена при двухлетнем сроке экспонирования растительных образцов. Однако в этот период наблюдения актуальная скорость деструкции обратно пропорциональна численности микроскопических грибов. На более поздних этапах разложения растительных остатков роль бактериального микробиологического комплекса усиливается, а микроскопических грибов – ослабевает.

Проведенное исследование позволяет сделать заключение, что численность микроорганизмов и скорость осуществляемых ими деструкциионных процессов, протекающих на двух рассматриваемых группах почв, существенно отличаются: по результатам одно- и двулетнего периода экспонирования растительных образцов техноземы характеризуются высокой численностью и скоростью разложения растительных остатков в отличие от агроземов.

ВЫВОДЫ

1. Величина фитомассы травяных фитоценозов, формирующихся на агроземах в среднем за период исследования выше (надземная: 249–267; подземная: 315–322 г/м^2), чем на техноземах (надземная: 205–257; подземная: 163–273 г/м^2) и снижается в обоих случаях в градиенте сукцессионного возраста. Химическое загрязнение приводит к уменьшению фитомассы в большей степени выраженному для подземной сферы (надземная: от 267 до 257 г/м^2; подземная: от 322 до 273 г/м^2, Ф и И-2 соответственно).

2. Погодные условия вегетации модифицируют проявление зависимости фитомассы от сукцессионного возраста и физико-химических свойств почвы. В отдельные годы величина фитомассы отклоняется от среднего тренда. Методом главных компонент показано, что для условий Среднего Урала ведущими погодными факторами, определяющими фитомассу являются ГТК сентября, сумма осадков октября–ноября и января-мая. Сообщества агроземов, обладающие высоким видовым богатством и лабильной видовой структурой, характеризуются низкой чувствительностью к указанным погодным факторам по показателю фитомассы по сравнению с техноземами.

3. Темпы деструкции растительных остатков зависят от физико-химических свойств почв и структуры разлагаемого материала, вклад которых в деструкционные процессы различен в зависимости от сроков разложения. На начальных этапах значительна роль структуры разлагаемого материала, на конечных – фактора «группа почв», скоррелированного с химическим загрязнением (доля влияния первого фактора изменяется за период 2–24 месяца от 36,45 до 4,76%, второго от 3,55 до 35,04 %). На всех этапах экспонирования темпы разложения на техноземах выше, чем на агроземах.

4. Количество разложившегося вещества зависит от общей численности микроорганизмов ($R^2 = 0.72$; $p < 0.05$), численности аэробных ($R^2 = 0.43$; $p < 0.01$) и анаэробных целлюлозолитиков (термофилы ($R^2 = 0.66$; $p < 0.03$), мезофиллы

(R^2 = 0.72; p < 0.02)). Наиболее выражена данная зависимость во второй год разложения растительных остатков.

5. Общая численность бактерий в почвах агроземов не превышает 5.0×10^{10}, на техноземах 9.3×10^{10} клеток/г почвы и зависит от условий вегетационного сезона. На фоновом участке высокая общая численность достигается за счет олиготрофных и азотфиксирующих бактерий, на максимально загрязненном – за счет гетеротрофных, олиготрофных, азотфиксирующих, нитрифицирующих, железовосстанавливающих микроорганизмов. Численность аэробных и анаэробных целлюлозолитиков зависит от уровня загрязнения почв ТМ (аэробы: r_s = 0.65–0.74; анаэробы: мезофиллы – r_s = 0.79; термофилы – r_s = 0.60; N = 15; p < 0.05–0.001).

6. Разность между годовой синтезированной и разложившейся надземной фитомассой на агроземах выше (Ф – 3.12, Б-1 – 2.83 т / га), чем на техноземах (Б-2 – 1.86, И-1 – 2.07, И-2 – 3.00 т / га / год). В пределах агроземов и техноземов наблюдается повышение уровня сбалансированности обменных процессов в градиенте сукцессионного возраста. Максимальный уровень токсической нагрузки на техноземах приводит к наибольшему дисбалансу между синтезированной и разложившейся фитомассой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроклиматические ресурсы Свердловской области ресурсы Свердловской области : справочник / И. Г. Качева О. Б. Федотова, Г. С. Халевицкая и др.; Гос. ком. СССР по гидрометеорологии и контролю природной среды. – Л. : Гидрометеоиздат, 1978. – 158 с.

2. Александрова, В. Д. Опыт определения надземной и подземной массы растительности в арктической тундре / В. Д. Александрова // Ботанический журнал. – 1958. – Т. 43, № 12. – С. 1748–1761.

3. Алексеева-Попова, Н. В. Токсическое действие свинца на высшие растения (обзор) / Н. В. Алексеева-Попова // Устойчивость к тяжелым металлам дикорастущих видов ; под ред. Н. В. Алексеевой-Поповой. – Л. : Наука, 1991. – С. 92–100.

4. Алексеенко, Л. Н. Продуктивность некоторых луговых растений и луговых фитоценозов в зависимости от условий среды / Л. Н. Алексеенко // Общие теоретические проблемы биологической продуктивности : сб. статей ; Н. И. Базилевич (ред.). – Л. : Наука, 1969. – С. 88–93.

5. Андреев, Н. Г. Луговодство / Н. Г. Андреев. – 4-е изд. перераб. и доп. – М. : Колос, 1981. – 383 с.

6. Андреюк, Е. И. Микробные сообщества и их функционирование в почве / Е. И. Андреюк. – Киев : Наук. думка, 1981. – С. 91–94.

7. Андреяшкина, Н. И. Влияние тяжелого гусеничного транспорта на растительный покров подзоны типичных тундр / Н. И. Андреяшкина // Экология. – 1997. – № 2. – С. 143–145.

8. Андреяшкина, Н. И. Изменение основных характеристик фитоценозов с участием *Larix sibirica* Ledeb. в экотоне верхней границы древесной растительности на Полярном Урале / Н. И. Андреяшкина // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. – 2014. – № 3 (27). – С. 53–67.

9. Андреяшкина, Н. И. К оценке темпов разложения растительного опада и стандартных образцов целлюлозы в тундровых сообществах / Н. И. Андреяшкина, Н. В. Пешкова // Экология. – 2001. – № 1. – С. 57–60.

10. Андреяшкина, Н. И. К характеристике продукционного и деструкционного процессов в равнинных и горных тундрах Крайнего Севера / Н. И. Андреяшкина, Н. В. Пешкова // Экология. – 2003. – № 2. – С. 108–114.

11. Андреяшкина, Н. И. Разложение и накопление растительных остатков в лесотундре Зауралья / Н. И. Андреяшкина // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре : сб. статей ; АН СССР, Уральский научный центр ; ред. П. Л. Горчаковский, В. С. Смирнов. – Свердловск : УНЦ АН СССР, 1974. – С. 129–134.

12. Андреяшкина, Н. И. Состав растительных сообществ естественных и техногенно нарушенных экотопов на водоразделах Ямала: флористическое разнообразие / Н. И. Андреяшкина // Экология. – 2012. – № 1. – С. 22–26.

13. Анилова, Л. В. Роль растительного покрова в экологии гумусообразования лесостепных и степных черноземов Оренбургского Предуралья : автореф. дис. … канд. биол. наук : 03.00.05; 03.00.16 / Анилова Людмила Вячеславовна. – Оренбург, 2007. – 18 с.

14. Антропогенные изменения настоящих степей / Р. И. Злотин, К. С. Ходашова, Н. С. Казанская, И. В. Грузнова, Е. В. Снегирева // Известия АН СССР. Серия географ. – 1979. – № 5. – С. 5–19.

15. Аристовская, Т. В. Микробиология процессов почвообразования / Т. В. Аристовская ; отв. ред. акад. Е. Н. Мишустин. – Л. : Наука, 1980. – 187 с.

16. Арманд, Д. Л. Опыт математического анализа связи между типами растительности и климатом / Д. Л. Арманд // Известия Всесоюз. геогр. общ-ва. – 1950. – Т. 82, Вып. 1. – С. 19–50.

17. Бабьева, И. П. Изменение численности микроорганизмов в почвах, загрязненных тяжелыми металлами / И. П. Бабьева, С. В. Левин, И. С. Решетова // Тяжелые металлы в окружающей среде. – 1980. – № 14. – С. 115–120.

18. Базилевич, Н. И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии / Н. И. Базилевич. – М. : Наука, 1993. – 293 с.

19. Базилевич, Н. И. Биотический круговорот па пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах / Н. И. Базилевич, А. А. Титлянова. – Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2008. – 376 с.

20. Базилевич, Н. И. Запасы азота и зольных элементов в наземных экосистемах Евразии / Н. И. Базилевич, А. А. Титлянова, С. В. Шибарева // Известия РАН. Сер. геогр. – 2002. – № 1. – С. 28–35.

21. Базилевич, Н. И. Опыт количественной оценки природной и антропогенной составляющих функционирования пастбищных экосистем / Н. И. Базилевич, Н. В. Семенюк // Известия АН СССР, Серия географ. – 1983. – № 6. – С. 46–62.

22. Базилевич, Н. И. Особенности круговорота зольных элементов и азота в некоторых почвенно-растительных зонах СССР / Н. И. Базилевич. – Почвоведение. – 1955. – № 4. – С. 1–32.

23. Баканов, А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах / А. И. Баканов. – Пос. Борок : Ин-т биологии внутренних вод АН СССР, 1987. – 46 с.

24. Бактыбаева, Э. Б. Влияние загрязнения тяжелыми металлами на растительные сообщества реки Таналык (Башкирское Зауралье) // Э. Б. Бактыбаева, С. М. Ямалов, Я. Т. Суюндуков // Экология. – 2011. – № 5. – С. 351–354.

25. Безель, В. С. Структура ценопопуляций одуванчика и специфика накопления тяжелых металлов / В. С. Безель, Т. В. Жуйкова, В. Н. Позолотина // Экология. – 1998. – № 5. – С. 376–382.

26. Безель, В. С. Химическое загрязнение среды: участие травянистой растительности в биогенных циклах химических элементов / В. С. Безель, Т. В. Жуйкова // Экология. – 2007. – № 4. – С. 259–267.

27. Безель, В. С. Экологическая токсикология: популяционный и биоценотический аспекты / В. С. Безель ; отв. ред. Е. Л. Воробейчик ; РАН, УрО, Ин-т экологии растений и животных. – Екатеринбург : Гощицкий, 2006. – 279 с.

28. Бигон, М. Экология. Особи, популяции и сообщества / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд ; пер. с англ. В. Н. Михеева, М. А. Снеткова ; под ред. А. М. Гилярова. – М. : Мир, 1989. – Т. 2. – 477 с.

29. Биологическая продуктивность и биохимический состав фитоценозов Иволгинской котловины (Западное Забайкалье) / В. И. Убугунова, М. Г. Меркушева, Л. Л. Убугунов, И. Н. Лаврентьева // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – 2007. – № 9. – С. 5–12.

30. Биомасса и дыхательная активность почвенных микроорганизмов в анропогенно-измененных экосистемах (Московская область) / К. В. Иващенко, Н. Д. Ананьева, В. И. Васенев, В. Н. Кудеяров, Р. Валентини // Почвоведение. – 2014. – № 9. – С. 1077–1088.

31. Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера / Под ред. К. С. Бобковой, Э. П. Галенко. – СПб. : Наука, 2001. – 278 с.

32. Благодатская, Е. В. Влияние загрязнения соединениями свинца на микробиологическую активность серой лесной почвы под сеяным лугом / Е. В. Благодатская, Т. В. Пампура, И. Н. Богомолова // Агрохимия. – 2003. – № 4. – С. 74–78.

33. Бобкова, К. С. Биологическая продуктивность и компоненты баланса углерода в молодняках сосны / К. С. Бобкова // Лесоведение. – 2005. – № 6. – С. 30–37.

34. Бобкова, К. С. Содержание углерода и калорийность органического вещества в лесных экосистемах Севера / К. С. Бобкова, В. В. Тужилкина // Экология. – 2001. – № 1. – С. 69–71.

35. Богородская, А. В. Влияние пожаров на микробные комплексы почв сосновых лесов Средней Сибири : автореф. дис. … канд. биол. наук : 03.00.16, 03.00.07 / Богородская Анна Викторовна. – Красноярск, 2006. – 22 с.

36. Бондаренко-Зозулина, М. И. Особенности почвенной микрофлоры корневых сфер некоторых доминантов растительного покрова средней части лесостепи / М. И. Бондаренко-Зозулина // Труды Центр.-Чернозем. запов. – Курск, 1959. – Вып. 5. – С. 338–372.

37. Будыко, М. И. Об учете закономерностей физики атмосферы и агрометеорологических исследований / М. И. Будыко, Л. С. Гандин // Метеорология и гидрология. – 1964. – № 11. – С. 3–11.

38. Будыко, М. И. Тепловой баланс земной поверхности / М. И. Будыко. – Л. : Гидрометеоиздат, 1956. – 255 с.

39. Букварева, Е. Н. Принцип оптимального разнообразия биосистем / Е. Н. Букварева, Г. М. Алещенко ; науч. ред. А. С. Северцов. – М. : Товарищество научных изд-ний КМК, 2013. – 521 с.

40. Букреева, Н. Е. Действие ванадия, титана и хрома на нитрифицирующую и аммонифицирующую способность почвы / Н. Е. Букреева // Науч. труды Свердловского гос. пед. ин-та. – 1972. – № 161. – С. 31–36.

41. Булавко, Г. И. Влияние различных соединений свинца на почвенную микрофлору / Г. И. Булавко // Известия Сиб. отд. АН СССР. – 1982. – Вып. 1. – Сер. биологич. – № 5. – С. 79–86.

42. Булахов, В. Л Роль млекопитающих в восстановлении экологических функций почв при техногенном загрязнении их тяжелыми металлами / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов, А. А. Рева // Экология и биология почв : матер. междунар. научн. конф. – Ростов н/Д. : Изд-во Ростовского гос. ун-та, 2005. – С. 74–78.

43. Булахов, В. Л. Роль экскреторной деятельности млекопитающих в развитии микрофлоры почв пойменных дубрав Присамарья / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов // Вопросы степного лесоведения и лесной рекультивации земель. – Днепропетровск : Изд-во Днепропетровского ун-та, 1997. – С. 126–134.

44. Буянтуева, Л. Б. Микробиологическая деструкция растительного опада в степных экосистемах Восточного Забайкалья [Электронный ресурс] / Л. Б. Буянтуева, И. Б. Санданова, Б. Б. Намсараев. – Режим доступа: http://www.rusnauka.com/14_NPRT_2010/Biologia/67161.doc.htm.

45. Буянтуева, Л. Б. Микробиологическая деструкция растительного опада лесостепных экосистем Восточного Забайкалья : автореф. дис. … канд. биол. наук : 03.00.16 / Буянтуева Любовь Батомункуевна. – Улан-Удэ, 1999. – 21 с.

46. Бызов, Б. А. Особенности микробного разложения углеводов в системе микроорганизмы – сапротрофные беспозвоночные / Б. А. Бызов // Проблемы почвенной зоологии : материалы докл. IX Всесоюз. совещания ; отв.ред. Б. Е. Курашвили. – Тбилиси : Мецниереба, 1987. – С. 50–51.

47. Вальков, В. Ф. Географические аспекты биологической активности почв Северного Кавказа / В. Ф. Вальков, К. Ш. Казеев, С. И. Колесников // Экологический вестник Юга России. – 2000. – № 1. – С. 42–49.

48. Видовой состав и продуктивность степных фитоценозов Монголии / Л. Б. Буянтуева, Баярмаа Баттогтох, Е. В. Лаврентьева, Л. В. Будажапов // Вестник Бурятского государственного университета. – 2011. – № 4. – С. 81–85.

49. Влияние аэротехногенного загрязнения на состояние сосновых лесов Северной Карелии / И. П. Лазарева, А. А. Кучко, А. В. Кравченко, В. В. Габукова и др. – Петрозаводск : Карельский науч. центр РАН, 1992. – 52 с.

50. Влияние загрязнения тяжелыми металлами на микроскопические грибы и *Azotobacter* чернозема обыкновенного / В. Ф. Вальков, С. И. Колесников, К. Ш. Казеев, С. С. Тащиев // Экология. – 1997. – № 5. – С. 388−390.

51. Влияние повышенных концентраций кадмия и цинка на некоторые физиологические показатели дикорастущих видов злаков / Ю. В. Батова, Н. М. Казнина, А. Ф. Титов, Г. Ф. Лайдинен, А. Д. Рыхлова // Современная ботаника в России : труды XIII съезда русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти, 16–22 сент. 2013 г.) : в 3-х т. – Т. 3 : Охрана растительного мира. Ботаническое ресурсоведение. Культурные растения. Интродукция растений. Экологическая физиология растений. Ботаническое образование. Серия Экологическая физиология. – Тольятти : Кассандра, 2013. – С. 198–199.

52. Влияние промышленного загрязнения почвы тяжелыми металлами на моофологические признаки растений *Phleum pretense L.* / Н. М. Казнина,

А. Ф. Титов, Г. Ф. Лайдинен, Ю. Б. Батова // Труды Каральского научного центра РАН. – Петрозаводск : КарНЦ РАН. – 2009. – № 3. – С. 50–55.

53. Влияние тяжелых металлов на фауну пахотных земель в округе Хеттштедт. – НПО Тайфун. – 16 с. ; пер. Zum Einfluss von Schwermetallen / M. Schrodter, G. Machula // Wissenschaftliche Zeitschrift der Martin-Luther-Universitat Halle-Wittenberg. – 1990. – Vol. 39, № 2. – P. 71–80.

54. Водяницкий, Ю. Н. Биогеохимия тяжелых металлов в загрязненных переувлажненных почвах (аналитический обзор) / Ю. Н. Водяницкий, И. О. Плеханова // Почвоведение. – 2014. – № 3. – С. 273–282.

55. Воробейчик, Е. Л. Изменение интенсивности деструкции целлюлозы под воздействием техногенной нагрузки / Е. Л. Воробейчик // Экология. – 1991. – № 6. – С.73–75.

56. Воробейчик, Е. Л. Реакция лесной подстилки и ее связь с почвенной биотой при токсическом загрязнении / Е. Л. Воробейчик // Лесоведение. – 2003. – № 2. – С. 32–42.

57. Воробейчик, Е. Л. Влияние отдельных деревьев на скорость деструкции целлюлозы в почвах в условиях промышленного загрязнения / Е. Л. Воробейчик, П. Г. Пищулин // Почвоведение. – 2011. – № 5. – С. 597–610.

58. Воробейчик, Е. Л. Изменение мощности лесной подстилки в условиях химического загрязнения / Е. Л. Воробейчик // Экология. – 1995. – № 4. – С. 278–284.

59. Воробейчик, Е. Л. Изменение пространственной структуры деструкционного процесса в высотном и токсичных градиентах: природно-техногенные аналоги / Е. Л. Воробейчик // Экологические проблемы горных территорий : матер. междунар. науч. конф. (Екатеринбург, 18–20 июня 2002 г.) / ИЭРиЖ УрО РАН ; науч. ред. А. Г. Васильев. – Екатеринбург : Академкнига, 2002. – С. 224–232.

60. Воробейчик, Е. Л. Население дождевых червой (*Lumbricidae*) лесов Среднего Урала в условиях загрязнения выбросами медеплавильных комбинатов / Е. Л. Воробейчик // Экология. – 1998. – № 2. – С. 102–108.

61. Воробейчик, Е. Л. Реакция лесных фитоценозов на техногенное загрязнение: зависимости доза – эффект / Е. Л. Воробейчик, Е. В. Хантемирова // Экология. – 1994. – С. 31–43.

62. Воробейчик, Е. Л. Сезонная динамика пространственного распределения целлюлозолитической активности почвенной микрофлоры в условиях атмосферного загрязнения / Е. Л. Воробейчик // Экология. – 2007. – № 6. – С. 427–437.

63. Гашева, А. Э. Запасы фитомассы некоторых сообществ стационара «Харп» / А. Э. Гашева // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре : сб. статей / АН СССР, Уральский науч. центр ; ред. П. Л. Горчаковский, В. С. Смирнов. – Свердловск : УНЦ, 1974. – С. 106–107.

64. Гедгафова, Ф. В. Тяжелые металлы в природных и техногенных экосистемах Центрального Кавказа / Ф. В. Гедгафова, Т. С. Улигова // Экология. – 2007. – № 4. – С. 317–320.

65. Гиляров, М. С. Индекс разнообразия и экологическая сукцессия / М. С. Гиляров // Журнал общей биологии. – 1969. – Т. 30, № 6. – С. 652–657.

66. Гиляров, М. С. Количественные методы в почвенной зоологии / М. С. Гиляров, Б. Р. Стриганова. – М. : Наука, 1978. – 286 с.

67. Гиляров, М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых : к изучению дисциплины / М. С. Гиляров. – М-Л. : АН СССР, 1949. – 279 с.

68. Гиляров, М. С. Роль почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков в круговороте веществ / М. С. Гиляров, Б. Р. Стриганова // Итоги науки и техники. Сер. Зоология беспозвоночных. – М. : ВИНИТИ, 1978. – Т. 5. – С. 8–69.

69. Гиляров, М. С. Почвенная фауна и жизнь почвы / М. С. Гиляров // Почвоведение. – 1939. – № 6. – С. 3–15.

70. Глазунов, В. А. Антропогенное воздействие на растительный покров в лесостепной зоне Тюменской области / В. А. Глазунов // Успехи современного естествознания. – 2005. – № 11. – С. 80–81.

71. Гласс, Дж. Статистические методы в педагогике и психологии / Дж. Гласс, Дж. Стенли. – М. : Прогресс, 1976. – 495 с.

72. Головацкая, Е. А. Разложение растительных остатков в торфяных почвах олиготрофных болот / Е. А. Головацкая, Л. Г. Никонова (Абзалимова) // Вестник Томского гос. ун-та ; Биология. – 2013. – № 3 (23). – С. 137–151.

73. Гонгальский, К. Б. Связь пространственного распределения численности почвенных беспозвоночных и содержания тяжелых металлов в почве в окрестностях Косогорского металлургического комбината (Тульская обл.) / К. Б. Гонгальский, Ж. Б. Филимонова, А. С. Зайцев // Экология. – 2010. – № 1. – С. 70–73.

74. Гордеева, В. А. Продуктивность травянистых сообществ в условиях сочетанного действия химического загрязнения и погодно-климатических факторов / В. А. Гордеева, Т. В. Жуйкова // Тобольск научный – 2014 : материалы X Всерос. (с междунар. участ.) науч.-практич. конфер. (Тобольск, 7–8 нояб. 2014 г.). – Тобольск : Тобольская типография филиал ОАО «Тюменский издательский дом», 2014. – С. 58–61.

75. Горчаковский, П. Л. Первичная продуктивность некоторых луговых сообществ Южного Урала / П. Л. Горчаковский, В. П. Коробейникова // Экология. – № 3. – 1975. – С. 5–17.

76. Горчаковский, П. Л. Антропогенная трансформация и восстановление продуктивности луговых фитоценозов : монография / П. Л. Горчаковский ; отв. ред. д-р биол. наук С. Г. Шиятов ; РАН, УрО, Ин-т экологии растений и животных. – Екатеринбург : Екатеринбург, 1999. – 156 с.

77. ГОСТ 17.4.3.01–83 Охрана природы. Почвы. Общие требования к отбору проб. – М. : Стандартинформ, 2004. – 4 с.

78. ГОСТ 17.4.4.02–84 Охрана природы. Почвы. Методы отбора и подготовки проб для химического, бактериологического, гельминтологического анализа. – М. : Стандартинформ, 2008. – 8 с.

79. ГОСТ 28168–89 Почвы. Отбор проб. – М. : Стандартинформ, 2008. – 7 с.

80. Григорьев, А. А. О периодическом законе географической зональности / А. А. Григорьев, М. И. Будыко // Доклады АН СССР. – 1956. – Т. 110, № 1. – С. 129–132.

81. Григорьев, А. А. Географическая зональность и некоторые ее закономерности / А. А. Григорьев / Известия АН СССР. – Сер. геогр. – 1954. – № 5. – С. 35–37.

82. Григорьев, А. А. Связь балансов тепла и влаги с интенсивностью географических процессов / А. А. Григорьев, М. И. Будыко // Доклады АН СССР. – 1965. – Т. 162, № 1. – С. 151–154.

83. Гришина, Л. А. Использование метода микроморфологии для оценки процессов трансформации органического вещества / Л. А. Гришина, Г. Н. Копцик // Микробиологическая деструкция органических остатков в биогеоценозе : Всесоюз. совещание : тезисы докладов. – М. : Науч. центр биол. исследований, 1987. – С. 28–29.

84. Гришкан, И. Б. Разложение растительного опада в основных сообществах бассейна верховий Колымы / И. Б. Гришкан // Экология. – 1995. – № 1. – С. 9–12.

85. Гришко, В. Н. Микробоценоз почв, подверженных загрязнению фторсодержащими промышленными эмиссиями кислого характера / В. Н. Гришко // Микробиология. – 1998. – Т. 67, № 3. – С. 416–421.

86. Гродзинский, А. М. Аллелопатия растений и почвоведение : избр. труды / А. М. Гродзинский ; вступит. ст. Э. А. Головко, В. В. Кваши ; АН УССР, Центр. респ. ботан. сад. – Киев : Наук. думка. – 1991. – 429 с.

87. Гузев, В. С. Техногенные изменения сообщества почвенных микроорганизмов / В. С. Гузев, С. В. Левин // Перспективы развития почвенной биологии : всерос. конф. (Москва, 22 февр. 2001 г.) : труды ; отв. ред. Д. Г. Звягинцев. – М. : МАКС-Пресс, 2001. – С. 178–219.

88. Джалилова, А. О. О нарастании, отмирании и разложении растительной массы злаков / А. О. Джалилова // Ботанический журнал. – 1973. – Т. 58, № 4. – С. 545–552.

89. Динамика травяных сообществ на отвалах горно-металлургической промышленности Нижнего Тагила / Э. В. Мелинг, Т. В. Жуйкова, Е. В. Голушкина, В. А. Гордеева // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования : материалы V Всерос. научн.-практ. конф. Нижний Тагил, 1–4 марта 2017 г. / отв. ред. Т. В. Жуйкова. – Нижний Тагил: Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт (филиал) ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет», 2017. – С. 237-245.

90. Добровольский, В. В. Тяжелые металлы: загрязнение окружающей среды и глобальная геохимия / В. В. Добровольский // Тяжелые металлы в окружающей среде. – М. : Изд-во МГУ, 1980. – С. 3–12.

91. Дроздов, А. В. Продуктивность зональных наземных растительных сообществ и показатели водно-теплового режима территории / А. В. Дроздов // Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. – М.-Л. : Наука, 1969. – С. 33–39.

92. Дронин, Н. М. Анализ многолетних трендов продуктивности агроландшафтов юга Восточной Европы по материалам дистанционного зондирования / Н. М. Дронин, Н. О. Тельнова, Н. Н. Калуцкова // Геополитика и экогеодинамика регионов : периодическое издание Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. – 2014. – Т. 10, № 1. – С. 529–538.

93. Дружинина, Н. П. Фитомасса степных сообществ Юго-Восточного Забайкалья / Н. П. Дружинина ; отв. ред. акад. В. Б. Сочава. – Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1973. – 152 с.

94. Дымова, Т. В. Сукцессионная динамика растительного покрова дельты р. Волги под влиянием деятельности человека / Т. В. Дымова // Альманах современной науки и образования. – № 11 (30): в 2-х ч. – Тамбов : Грамота, 2009. – Ч. 1. – С. 127–129.

95. Евдокимова, Г. А. Биоэкология: почвенная биота в техногенных зонах (биомасса, предельные техногенные нагрузки, критерии самовосстановле-

ния и устойчивости почв к загрязнению) / Г. А. Евдокимова // Инженерная экология. – 2007. – № 4. – С. 35–44.

96. Евдокимова, Г. А. Биологическая активность почв в условиях аэротехногенного загрязнения на Крайнем Севере / Г. А. Евдокимова, Е. Е. Кислых, Н. П. Мозгова. – Л. : Наука, 1984. – 121 с.

97. Евдокимова, Г. А. Влияние выбросов алюминиевого завода на биоту почв Кольского полуострова / Г. А. Евдокимова, И. В. Зенкова // Почвоведение. – 2003. – № 8. – С. 973–979.

98. Евдокимова, Г. А. Изменения свойств почв и почвенной биоты в зоне воздействия аэротехногенных выбросов Кандалакшского алюминиевого завода / Г. А. Евдокимова, М. В. Корнейкова, Н. П. Мозгова // Почвоведение. – 2013. – № 10. – С. 1274–1280.

99. Ефремова, С. Ю. Экологический мониторинг загрязнения почв / С. Ю. Ефремова, Т. А. Шарков, О. В. Лукъянец // Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В. Г. Белинского. Естественные науки. – 2011. – № 25. – С. 568– 571.

100. Жуйкова Т. В. Биоэкологическая структура флоры растительных сообществ техногенно нарушенных территорий / Т. В. Жуйкова, Э. В. Мелинг // Экология и жизнь : сб. статей XIV Междунар. науч.-практич. конфер. (Пенза, 24–25 апр. 2008 г.). – Пенза, 2008а. – С. 153–156.

101. Жуйкова, В. А. Изменение надземной фитомассы луговых сообществ при сочетанном действии химического загрязнения и погодно-климатических факторов / В. А. Жуйкова, Т. В. Жуйкова, Э. В. Мелинг // Антропогенная трансформация природной среды : материалы междунар. конф. (Пермь, 18–21 окт. 2010 г.) : в 3-х т. – Пермь : Перм. гос. ун-т, 2010. – Т. 1, Ч. 1. – С. 287–293.

102. Жуйкова, Т. В. Первичная продуктивность природных и техногенно нарушенных луговых сообществ при сочетанном действии химического загрязнения и погодно-климатических факторов / Т. В. Жуйкова, В. А. Жуйкова, Э. В. Мелинг // Принципы и способы сохранения биоразнообразия : материалы

IV Всерос. науч. конф. с межд. участ. (Йошкар-Ола, 22–26 сент. 2010 г.) ; отв. ред. Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола : Марийск. гос. ун-т, 2010. – С. 118–121.

103. Жуйкова, Т. В. Продуктивность луговых сообществ в условиях химического загрязнения среды / Т. В. Жуйкова // Проблемы биоэкологи и пути их решения (вторые Ржавитинские чтения) : материалы междунар. науч. конф. – Саранск : Мордов. ун-т, 2008. – С. 374–376.

104. Жуйкова, Т. В. Реакция луговых сообществ на токсическое действие среды / Т. В. Жуйкова, Э. В. Мелинг, В. С. Безель // Урбоэкосистемы : проблемы и перспективы развития : материалы III Междунар. науч.-практ. конф., 21–22 марта 2008 г. – Ишим, 2008. – Вып. 3. – С. 90–92.

105. Жуйкова, Т. В. Реакция луговых сообществ на токсическое действие среды / Т. В. Жуйкова, Э. В. Мелинг, В. С. Безель // Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития : материалы III Междунар. науч.-практич. конф. ; отв. ред. Н. Н. Никитина. – Вып. 3. – Ишим : Изд-во ИГПИ им П. П. Ершова, 2008. – С. 90–92.

106. Жуйкова, Т. В. Реакция ценопопуляций и травянистых сообществ на химическое загрязнение среды : автореф. дис. … д-ра биол. наук : 03.00.16, 03.00.05 / Жуйкова Татьяна Валерьевна. – Екатеринбург, 2009. – 40 с.

107. Жуйкова, Т. В. Роль антропогенной трансформации почвенного покрова в формировании видового состава и продуктивности травянистых сообществ / Т. В. Жуйкова, Э. В. Мелинг, В. А. Гордеева // Тобольск научный – 2013 : материалы X Всерос. науч.-практич. конфер. с международ. участ. (Тобольск, 25–26 окт. 2013 г.). – Тобольск : Тобольская типография филиал ОАО «Тюменский издательский дом», 2013. – С. 101–104.

108. Жуйкова, Т. В. Химическое загрязнение среды: продуктивность луговых сообществ и запас биомассы / Т. В. Жуйкова, Э. В. Мелинг // Мониторинг и оценка состояния растительного мира : материалы междунар. научн. конфер. (Минск, 22–26 сент. 2008 г.) / Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НИН Беларуси. – Минск : Право и экономика, 2008б. – С. 311–314.

109. Жуйкова, Т. В. Фитоценозы техногенно нарушенных территорий и их роль в биогенных циклах химических элементов / Т. В. Жуйкова, В. С. Безель, Е. С. Мордвина // Ученые записки НТГСПА. Естественные науки : коллектив. монограф. по материалам науч. конф. «Экология промышленного региона и экологическое образование ; гл. ред. В. И. Смирнов. – Нижний Тагил : НТГСПА, 2006. – С. 31–73.

110. Журавель, Е. В. Микробная индикация загрязнения прибрежных вод Охотского моря и Авачинской бухты / Е. В. Журавель, И. П. Безвербная, Л. С. Бузолева // Биология моря. – 2004. – № 30, Вып. 2. – С. 138–142.

111. Журавлева, А. Г. Диагностика процессов цикла азота в оценке биологической активности городских почв / А. Г. Журавлева, О. Н. Сахно, И. Д. Феоктистова // Экология урбанизированных территорий. – 2011. – № 2. – С. 98–103.

112. Загуральская, Л. М. Воздействие промышленных загрязнений на микробиологические процессы в почвах бореальных лесов района Костамукши / Л. М. Загуральская, С. С. Зябченко // Почвоведение. – 1994. – № 5. – С. 105–110.

113. Загуральская, Л. М. Использование биохимических показателей для оценки степени техногенной деградации почв / Л. М. Загуральская // Почвенные ресурсы Карелии, их рациональное использование и охрана. – Петрозаводск : Карельск. науч. центр, 1992. – С.132–142.

114. Загуральская, Л. М. Микробиологические аспекты мониторинга лесных почв Карелии в условиях заповедного режима / Л. М. Загуральская // Лесоведение. – 2003. – № 4. – С. 42–46.

115. Запасы азота и зольных элементов в наземных экосистемах Америки, Африки, Австралиии Океании / Н. И. Базилевич, А. А. Титлянова, Н. П. Косых, С. В. Шибарева // Известия РАН. Сер. геогр. – 2004. – № 6. – С. 17–30.

116. Звягинцев, Д. Г. Динамика микробной численности, биомассы и продуктивность микробных сообществ в почвах / Д. Г. Звягинцев, В. Е. Голимбет // Успехи микробиологии. – Т. 18. – М. : Наука, 1983. – С. 215–231.

117. Звягинцев, Д. Г. Почва и микроорганизмы : учеб. пособие / Д. Г. Звягинцев. – М. : Изд-во МГУ, 1987. – 255 с.

118. Злотин, Р. И. Роль животных в биологическом круговороте лесных экосистем : монография / Р. И. Злотин, К. С. Ходашова ; ред. А. Н. Формозов, Д. В. Панфилов ; Ин-т географии. – М. : Наука. – 1974.– 200 с.

119. Игошева, Н. И. Состав, структура и продуктивность луговой растительности среднего течения реки Оби / Н. И. Игошева. – Ботанический журнал. – 2001. – Т. 86, № 5. – С. 111–123.

120. Игошева, Н. И. Флора и растительность нарушенных земель в подзоне южных гипоарктических тундр / Н. И. Игошева // Экология. – 2007. – № 2. – С. 144–148.

121. Инструментальные методы в почвенной микробиологии / Е. И. Андреюк, Е. В. Валагурова, Н. Н. Мальцева и др. ; под общ. ред. Е. И. Андреюк. – Киев : Наук. думка, 1982. – 176 с.

122. Исаева, Л. Г. Северотаежные леса в условиях антропогенного загрязнения / Л. Г. Исаева // Лесобиологические исследования на Северо-Западе таежной зоны России: итоги и перспективы : материалы науч. конф., посв. 50-летию Ин-та леса Карел. науч. центра РАН (3–5 окт. 2007 г.). – Петрозаводск : Изд-во Карельского науч. центра РАН, 2007. – С. 59–71.

123. Исследование начальных процессов гумусонакопления и почвообразования в техноземах / В. А. Забалуев, М. Г. Бабенко, А. Г. Тарика и др. / Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель : материалы междунар. науч. конф. (Екатеринбург, 4–8 июня 2007 г.). – Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2007. – С. 261–285.

124. Кабата-Пендиас, А. Микроэлементы в почвах и растениях / А. Кабата-Пендиас, Х. Пендиас ; пер. с англ. Д. В. Гричук ; пер. с англ. Е. П. Янин ; ред. Ю. Е. Сает. – М. : Мир, 1989. – 439 с.

125. Калашникова, И. В. Структура фитомассы берез (Betula pendula Roth и B. pubescens Ehrh.) в условиях зольного субстрата: дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / Калашникова Ирина Викторовна. – Екатеринбург, 2014. – 166 с.

126. Калинина, С. И. Морфологические изменения природных популяций Alopecurus pratensis (POACEAE) при интродукции / С. И. Калинина, Г. Ф. Лайдинен // Ботанический журнал. – 1997. – Т. 82, № 10. – С. 38–48.

127. Каменщикова, В. И. Влияние тяжелых металлов на биологическую активность подзолистой почвы / В. И. Каменщикова, О. А. Федотова // Вестник Пермского ун-та. – 2004. – Вып. 2. – С. 163–165.

128. Каменщикова, В. И. Микробные системы почв – показатели экологического состояния и регуляторы почвообразовательных процессов [Электронный ресурс] / В. И. Каменщикова // Природное наследие и географическое краеведение Прикамья : II межрегион. науч.-практ. конф. : краткие сообщения (Пермь, 28–29 марта 2000 г.). – Пермь : Перм. ун-т, 2000. – Режим доступа: http://www.kraeved74.ru/pages/article241.html.

129. Капустин, В. Г. Свердловской области / В. Г. Капустин, И. Н. Корнев. – Екатеринбург : Среднеуральское изд-во , 1997. – 286 с.

130. Каталог штаммов региональной профилированной коллекции алканотрофных микроорганизмов – Catalogue of strains of regional specialized collection of alkanotrophic microorganisms / РАН, Урал. отд-ние, ИЭГМ ; составители И. Б. Ившина и др. – М. : Наука, 1994. – 163 с.

131. Классификация и диагностика почв России / Л. Л. Шишов, В. Д. Тонконогов, И. И. Лебедева, М. И. Герасимова. – Смоленск : Ойкумена, 2004. – 342 с.

132. Климат Нижнего Тагила / А. А. Романец, Р. Н. Еговцева, Л. А. Жукова и др. ; под ред. Ц. А. Швер. – Л. : Гидрометеоиздат, 1984. – 135 с.

133. Кобак, К. И. Биотические компоненты углеродного цикла / К. И. Кобак. – Л. : Гидрометеоиздат, 1988. – 248 с.

134. Кобзев, В. А. Взаимодействие загрязняющих почву тяжелых металлов и почвенных микроорганизмов (обзор) / В. А. Кобзев // Загрязнение атмосферы, почвы и растительного покрова. Труды ИЭМ. – 1980. – Вып. 10 (86). – С. 51–66.

135. Ковда, В. А. Основы учений о почвах : в 2-х кн. – Кн. 1. Общая теория почвообразовательного процесса / В. А. Ковда. – М. : Наука, 1973. – 447 с.

136. Козлова, Г. Н. Биологическая продуктивность наиболее распространенных типов природных лугов Архангельской и Вологодской областей / Г. Н. Козлова // Биологические проблемы Севера. VII симпозиум. Ботаника : тезисы докл. ; АН СССР, Карел. фил. ; редкол.: В. Д. Лопатин, Г. А. Елина, Н. В. Стойкина. – Петрозаводск : Карел. фил. АН СССР, 1976. – С. 111–113.

137. Козловская, Л. С. Динамика органического вещества в процессе торфообразования / Л. С. Козловская, В. М. Медведева, Н. И. Пьявченко. – Л. : Наука, 1978. – 172 с.

138. Колесников, С. И. Экологические последствия загрязнения почв тяжелыми металлами / С. И. Колесников, К. Ш. Казеев, В. Ф. Вальков. – Ростов н/Д. : Изд-во СКНЦ ВШ. – 2000. – 232 с.

139. Количественные методы в почвенной зоологии / Ю. Б. Бызова, М. С. Гиляров, В. Дунгер и др. ; отв. ред. М. С. Гиляров, Б. Р. Стриганова. – М. : Наука, 1987. – 288 с.

140. Кольцова, О. М. Биологическая диагностика состояния чернозема выщелоченного типичной лесостепи / О. М. Кольцова // Вестник Воронежского государственного аграрного университета. – 2012. – № 1. – С. 7–11.

141. Копцик, Г. Н. Некоторые параметры биологической активности почв и скорость деструкции органического вещества в лесных биогеоценозах / Г. Н. Копцик, Л. А. Гришина // Микробиологическая деструкция органических остатков в биогеоценозе : всесоюз. совещание (Москва, 1987 г.) : тезисы докладов. – М., Пущино : Науч. центр биол. исслед., 1987. – С. 51–54.

142. Коробейникова, В. П. Современное состояние изученности почвенной фауны Южного Урала в связи с ее использованием для экологического мониторинга / В. П. Коробейникова // Пробл. охраны природ. ресурсов Юж. Урала : тезисы докл. регион. совещ. ; АН СССР. УрО. Ильмен. гос. заповед. – Челябинск : Урало-сиб. дом экон. и науч.-техн. проп. общ-ва «Знание» РСФСР, 1990. – С. 35–36.

143. Коротков, А. А. Процессы гумификации растительных остатков в дерново-подзолистых почвах/ А. А. Коротков, М. В. Новицкий // Почвоведение. – 1969. – № 6. – С. 72–80.

144. Косых, Н. П. Биологическая продуктивность болот лесотундры Западной Сибири / Н. П. Косых, Н. П. Миронычева-Токарева, Е. К. Паршина // Вестник ТГПУ. – 2008. – Вып. 4 (78). – С. 53–57.

145. Кошурникова, Н. Н. Продукция углерода фитомассы в южнотаежных темнохвойных лесах Западной Сибири (Кеть-Чулымский лесорастительный округ) / Н. Н. Кошурникова, С. В. Верховец // Растительные ресурсы. – 2011. – Т. 47, № 3. – С. 8–21.

146. Кузнецов, М. А. Деструкция растительного опада на поверхности торфянисто-подзолисто-глееватой почвы ельника чернично-сфагнового [Республика Коми] / М. А. Кузнецов // Продуктивность и устойчивость лесных почв : III Междунар. конф. по лесному почвоведению (Петрозаводск, 7–11 сент. 2009 г.). – Петрозаводск, 2009. – С. 152–153.

147. Курачев, В. М. Темпы разложения растительных остатков в почвах техногенных ландшафтов / В. М. Курачев, В. Б. Батурина // Сибирский экологический журнал. – 2005. – № 5. – С. 789–793.

148. Куркин, К. А. Взаимоотношения растений в луговых фитоценозах: особенности, типы, механизмы / К. А. Куркин // Экология. – 1998. – № 6. – С. 419–423.

149. Куркин, К. А. Системный подход к программированию продуктивности надземной массы луговых фитоценозов / К. А. Куркин // Бюллетень МОИП. Отд. биол. – 1986. – Т. 91, вып. 2. – М. : Изд-во МГУ. – С. 99–112.

150. Линник, В. Г. Деградация природных ландшафтов и химическое загрязнение в ближней зоне влияния Карабашского медеплавильного комбината / В. Г. Линник, В. Ю. Хорошавин, О. А. Пологрудова // Вестник ТГУ. – 2013. – № 4. – С. 105–114.

151. Лисецкий, Ф. Н. Особенности трансформации растительного вещества степных экосистем / Ф. Н. Лисецкий // Фундаментальные исследования. Биологические науки. – 2012. – № 3. – С. 245–249.

152. Лугаускас, А. Ю. Действие антропогенных факторов на грибные сообщества почв / А. Ю. Лугаускас, Д. Ю. Шляужене, Ю. П. Репечкене // Микробные сообщества и их функционирование в почве : сб. науч. тр. / АН УССР, Ин-т микробиологии и вирусологии им. Д. К. Заболотного ; под общ. ред. Е. И. Андреюк. – Киев : Наук. думка, 1981. – С. 199–202.

153. Лукина, Н. В. Питательный режим северотаежных лесов / Н. В. Лукина // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии = Biological basis of the study, management and protection of flora, fauna and the soif cover in Eastern Fennoscandia : междунар. конф. и выезд. науч. сессия общ. биологии РАН : тезисы докл. (Петрозавокдск, 6–10 сент. 1999 г.) ; науч. ред.: П. И. Данилов, Н. Н. Немова и др. – Пертрозаводск : Карел. НЦ РАН. – 1999. – С. 193.

154. Лысак, Л. В Методы оценки бактериального разнообразия почв и идентификации почвенных бактерий / Л. В. Лысак, Т. Г. Добровольская, И. Н. Скворцова. – М. : МАКС Пресс, 2003. – 121 с.

155. Мазная, Е. А. Параметры ценопопуляций и накопление тяжелых металлов Vaccinium myrtillus и V. vitis-idaea (ericaceae) при разном уровне техногенной нагрузки / Е. А. Мазная, И. В. Лянгузова // Растительные ресурсы. – 2006. – Т. 42, № 1. – С. 16–27.

156. Макаревич, В. Н. Динамика растительной массы с учетом ее структурного состава / В. Н. Макаревич // Продуктивность луговых сообществ: анализ первичного продукционного процесса. – Л. : Наука, 1978. – С. 169–194.

157. Максимова, Е. В. Влияние антропогенных факторов химической природы на некоторые эколого-биохимические характеристики растений / Е. В. Максимова, А. А. Косицина, О. Н. Макурина // Вестник СамГУ. Естественнонаучная серия. – 2007. – № 8 (58). – С. 146–152.

158. Мамай, А. В. Микробная трансформация соединений азота и углерода в лесных почвах средней тайги : на примере Карелии : дис. ... канд. биол. наук : 03.02.03 / Мамай Анастасия Витальевна. – М., 2014. – 153 с.

159. Манин, К. В. Влияние УФ-В-радиации на функциональную стабильность ячменя и состояние неэнзиматических компонентов системы антиоксидантной защиты : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.01.01 / Манин Константин Владимирович. – Обнинск, 2012. – 22 с.

160. Мартыненко, В. А. Растительный покров техногенных экотопов г. Сыктывкара и его окрестностей / В. А. Мартыненко // Биологическое разнообразие антропогенно трансформированных ландшафтов европейского северо-востока России ; Ин-т биологии ; редкол.: С. В. Дегтева (отв. ред.) и др. – Сыктывкар : Коми НЦ УрО РАН, 1996. – С 7–13.

161. Марфенина, О. Е. Биомасса и видовой состав микроскопических грибов в придорожных почвах / О. Е. Марфенина // Экология малого города. – Пущино : ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1987. – С. 161–164.

162. Махнев, А. К. Лесная растительность в окрестностях предприятий цветной металлургии. / А. К. Махнев, М. Р. Трубина, С. А. Прямоносова // Естественная растительность промышленных и урбанизированных территорий Урала. – Свердловск : УрО АН СССР, 1990. – С. 3–40.

163. Махонина, Г. И. Химический состав травянистых растений на промышленных отвалах Урала / Г. И. Махонина. – Свердловск : Изд-во Урал. ун-та, 1987. – 176 с.

164. Махонина, Г. И. Экологические аспекты почвообразования в техногенных экосистемах Урала. / Г. И. Махонина. – Екатеринбург : Изд-во Урал. гос. ун-та, 2003. – 356 с.

165. Медведева, З. И. Биоиндикация аэротехногенного загрязнения почв бореальных лесов (на примере Костомукшского ГОКа) / З. И. Медведева, Н. И. Германова // Биоиндикационная оценка повреждений организмов и экосистем : тезисы докл. науч. конф. (Петрозаводск, июнь 1997 г.). – Петрозаводск : ПГУ, 1997.

166. Медведева, М. В. Влияние эмиссий Костомукшского ГОКа на биологическую активность лесных почв Карелии / М. В. Медведева // Лесное хозяйство. – 2000. – № 3. – С. 40–43.

167. Медведева, М. В. Процессы деструкции опада ели в условиях аэрогенного загрязнения / М. В. Медведева, О. Н. Бахмет, А. С. Яковлев // Лесоведение. – 2006. – № 4. – С. 75–77.

168. Мелинг, Э. В. Влияние погодно-климатических факторов на видовую насыщенность луговых сообществ при загрязнении почвы тяжелыми металлами / Э. В. Мелинг, Т. В. Жуйкова // Принципы и способы сохранения биоразнообразия : материалы VI Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Йошкар-Ола, 11–14 марта 2015 г.). – Йошкар-Ола : Марийск. гос. ун-т, 2015. – С. 85–88.

169. Мелинг, Э. В. Влияние погодно-климатических факторов на проективное покрытие видов луговых сообществ в градиенте химического загрязнения / Т. В. Жуйкова, Э. В. Мелинг // Биологические системы: устойчивость, механизмы и принципы функционирования : мат-лы IV Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием (Нижний Тагил, 26–29 марта 2012 г.) ; отв. ред. Т. В. Жуйкова, О. В. Полявина, О. В. Семенова, О. А. Тимохина. – Ч. 2. – Нижний Тагил : НТГСПА, 2012. – С. 53–59.

170. Методические указания. Методика выполнения измерений массовой доли кислоторастворимых форм металлов (меди, свинца, цинка, никеля, кадмия) в пробах почвы атомно-абсорбционным анализом. РД 52.18.191-89 [Электронный ресурс] / Государственный комитет СССР по гидрометеорологии. – М., 1990. – Режим доступа: http://docs.cntd.ru/document/1200048597.

171. Микологическая индикация почв Череповецкого промышленного района / А. В. Зачиняева, Е. В. Лебедева, М. А. Ярмишко, А. В. Румянцева // Микология и фитопатология. – 2006. – № 4, вып. 1. – С. 39–46.

172. Микробиологическая деструкция органических остатков в биогеоценозе : всесоюз. совещ. : тезисы докл. – М.; Пущино : Науч. центр биол. исслед., 1987. – 99 с.

173. Микробиологические и биохимические показатели загрязнения свинцом дерново-подзолистой почвы / Д. Г. Звягинцев, А. В. Кураков, М. М. Умаров, З. Филипп // Биология почв. – 1997. – № 9. – С. 1124−1131.

174. Микробиология и биохимия разложения растительных материалов : сб. науч. трудов ; отв. ред.: Г. К. Скрябин, Е. Л. Головлев, А. А. Клесов. – М. : Наука, 1988. – 334 с.

175. Микроорганизмы и охрана почв : коллективная монограф. / Д. Г. Звягинцев, И. В. Асеева, И. П. Бабьева, Т. Г. Мирчинк, О. Е. Марфенина, Г. М. Зенова ; под ред Д. Г. Звягинцева. – М. : Изд-во МГУ, 1989. – 203 с.

176. Минкина, Т. М. Изменение микробиологической активности чернозема обыкновенного при внесении цинка и свинца / Т. М. Минкина // Почвоведение. – 2005. – № 4. – С. 105–113.

177. Миркин, Б. М. Современная наука о растительности : учебник / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ. – М. : Логос, 2001. – 264 с.

178. Миркин, Б. М. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций) / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова. – Уфа :Гилем. – 1998. – 413 с.

179. Миркин, Б. М. Популярный экологический словарь : словарь / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова ; под ред. А. М. Гилярова. – М. : Устойчивый мир, 1999. – 303 с.

180. Миркин, Б. М. Словарь понятий и терминов современной фитоцентологии / Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг, Л. Г. Наумова. – М. : Наука, 1989. – 223 с.

181. Миркин, Б. М. Теоретические основы фитоценологии / Б. М. Миркин. – М. : Наука, 1985. – 137 с.

182. Миркин, Б. М Фитоценология. Принципы и методы / Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг. – М. : Наука, 1978. – 211 с.

183. Мирошниченко, Е. Д. К вопросу о разложении растительных остатков на лугах / Е. Д. Мирошниченко // Ботанический журнал. – 1973. – Т. 58, № 3. – С. 402–412.

184. Мишустин, Е. Н. Ассоциация почвенных микроорганизмов / Е. Н. Мишустин. – М. : Наука, 1975. – 114 с.

185. Мишустин, Е. Н. Ценозы почвенных микроорганизмов / Е. Н. Мишустин // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза ; отв. ред. Е. Н. Мишустин. – М. : Наука, 1984. – С. 5–24.

186. Мордвина, Е. С. Травянистые сообщества в условиях промышленного города / Е. С. Мордвина, Т. В. Жуйкова, Ю. В. Арефьева // Экология: от генов до экосистем : материалы конф. молодых ученых25–29 апр., 2005 г.). – Екатеринбург : Академкнига, 2005. – С. 174–175.

187. Морозова, Л. М. Запасы и структура надземной фитомассы степных сообществ в связи с их пастбищной деградацией / Л. М. Морозова // Структура, продуктивности и динамика растительного покрова. – Свердловск : УрО АН СССР, 1990. – С. 3–16.

188. Морозова, Р. М. Минеральный состав лесов Карелии / Р. М. Морозова. – Петрозаводск : Карел. НЦ РАН. – 1991. – 97 с.

189. Морозова, Г. Ю. Мониторинг урбанизированной среды: структура популяций растений / Г. Ю. Морозова // Изв. Самарского НЦ РАН. – 2009. – Т. 11, № 1 (6). – С. 1170–1173.

190. Мотузова, Г. В. Экологический мониторинг : учебник / Г. В. Мотузова, О. С. Безуглова. – М. : Академический проект, Гаудеамус, 2007. – 237 с.

191. Мынбаева, Б. Н. Популяционная структура микрофлоры почв г. Алматы при загрязнении их тяжелыми металлами / Б. Н. Мынбаева // Вестник Башкирского университета. Серия Биология. – 2012. – Т. 17, № 3. – С. 1282–1284.

192. Надземная биомасса и скорость деструкции растительных остатков в травянистых сообществах при загрязнении почвы тяжелыми металлами / В. С. Безель, Т. В. Жуйкова, В. А. Гордеева, Э. В. Мелинг, А. Б. Трубянов, Н. В. Глотов // Экология. – 2016. – № 4. – С. 264–269.

193. Нетрусов, А. И. Общая микробиология : учебник для студентов биолог. специальностей ун-тов / А. И. Нетрусов, И. Б. Котова. – 3-е изд. – М : Академия [Academia], 2009. – 352 с.

194. Никитина, З. И. Экология микроорганизмов и санация почв техногенных территорий / З. И. Никитина, Г. П. Голодяев. – Владивосток : Дальнаука, 2003. – 178 с.

195. Никитина, З. И. Микробиологический мониторинг наземных экосистем / З. И. Никитина. – Новосибирск : Наука, 1991. – 219 с.

196. Никонов, В. В. Техногенная трансформация запаса подстилки в еловых биогеоцинозах Крайнего Севера / В. В. Никонов, Н. В. Лукина // Деградация и восстанов. лес. Почв : АН СССР. Науч. сов. по пробл. почвовед. – М., 1991. – С. 174–184.

197. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

198. О состоянии и об охране окружающей среды Свердловской области в 2011 году : гос. доклад [Электронный ресурс] / М-во прир. ресурсов Свердл. обл. – Екатеринбург : ООО «Изд-во: УМЦ УПИ», 2012. – 352 с. – Режим доступа: http://www.mprso.ru/gosudarstvennye-doklady-o-sostoyanii-i-ob-ohrane-okruzhaiushei-sredy-sverdlovskoi-oblasti.

199. О состоянии и об охране окружающей среды Свердловской области в 2014 году [Электронный ресурс]. – Екатеринбург : ООО «Изд-во УМЦ УПИ», 2015. – Режим доступа: http://www.mprso.ru/gosudarstvennye-doklady-o-sostoyanii-i-ob-ohrane-okruzhaiushei-sredy-sverdlovskoi-oblasti.

200. О состоянии окружающей природной среды и влиянии факторов среды обитания на здоровье населения Свердловской области в 2009 году : гос. доклад [Электронный ресурс] / М-во прир. ресурсов Свердл. обл. – Екатеринбург : ООО «Изд-во УМЦ УПИ», 2010. – 318 с. – Режим доступа: http://www.mprso.ru/gosudarstvennye-doklady-o-sostoyanii-i-ob-ohrane-okruzhaiushei-sredy-sverdlovskoi-oblasti.

201. О состоянии окружающей природной среды и влиянии факторов среды обитания на здоровье населения Свердловской области в 2010 году : гос.

доклад [Электронный ресурс] / М-во прир. ресурсов Свердл. обл. – Екатеринбург : ООО «Изд-во УМЦ УПИ», 2011. – 350 с. – Режим доступа: http://www.mprso.ru/gosudarstvennye-doklady-o-sostoyanii-i-ob-ohrane-okruzhaiushei-sredy-sverdlovskoi-oblasti.

202. О состоянии окружающей природной среды и влиянии факторов среды обитания на здоровье населения Свердловской области в 2013 году (за два квартала) : гос. доклад [Электронный ресурс] / М-во прир. ресурсов Свердл. обл. – Екатеринбург : ООО «Изд-во: УМЦ УПИ», 2014. – Режим доступа: http://www.mprso.ru/gosudarstvennye-doklady-o-sostoyanii-i-ob-ohrane-okruzhaiushei-sredy-sverdlovskoi-oblasti.

203. О состоянии окружающей среды и влиянии факторов среды обитания на здоровье населения Свердловской области в 2008 году : гос. доклад [Электронный ресурс] / М-во прир. ресурсов Свердл. обл. – Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2009. – 354 с. – Режим доступа: http://www.mprso.ru/gosudarstvennye-doklady-o-sostoyanii-i-ob-ohrane-okruzhaiushei-sredy-sverdlovskoi-oblasti.

204. Обухов, А. И. Научные основы разработки предельно допустимых концентраций металлов в почве / А. И. Обухов, И. П. Бабьева, А. В. Гринь // Тяжелые металлы в окружающей среде. – М. : Изд-во МГУ, 1980. – С. 20–28.

205. Олимпинко, Г. С. Генетические эффекты отбора у многолетних трав / Г. С. Олимпинко, А. Ф. Титов, Т. С. Николаевская. – Л. : Наука. – 1982. – 112 с.

206. Определитель сосудистых растений Среднего Урала / П. Л. Горчаковский, Е. А. Шурова, М. С. Князев и др. – М. : Наука, 1994. – 525 с.

207. Особенности почв и травянистых растительных сообществ в условиях техногенеза на Среднем Урале / Т. В. Жуйкова, Э. В. Мелинг, С. Ю. Кайгородова, В. С. Безель, В. А. Гордеева // Экология. – 2015. – № 3. – С. 163–172.

208. Особенности почвенной биоты при глееобразовании в модельных условиях / Ф. Р. Зайдельман, Е. А. Бусыгина, Р. П. Нарокова, Э. А. Штина // Почвоведение. – 1979. – № 9. – С. 110–116.

209. Официальный сайт правительства Свердловской области [Электронный ресурс]. – Режим доступа: http://www.midural.ru.

210. Оценка биоразнообразия лесов в зоне влияния горно-металлургического комбината Североникель / Т. Черненькова, Е. Басова, Ю. Бочкарев, М. Пузаченко // Лесоведение. – 2009. – № 6. – С. 38–45.

211. Оценка влияния техногенных выбросов на почвенных беспозвоночных и растительных покров / А. М. Степанов, Т. М. Черненькова, Т. Н. Верещагина, Ю. О. Безукладова // Журнал общей биологии. – 1991. – Т. 52, № 5. – С. 699–707.

212. Оценка состояния травянистых сообществ в условиях техногенного загрязнения / Г. Ф. Лайдинен, Н. М. Казнина, Ю. В. Батова, А. Ф. Титов // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века : материалы XII съезда Русского ботан. общ-ва и всерос. конф. (Пертрозаводск. 22–27 сент. 2008 г.). – Петрозаводск : Карельский НЦ РАН, 2008. – Ч. 6. – С. 129–131.

213. Оценка степени техногенного загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами по состоянию растительности / Н. М. Казнина, А. Ф. Титов, Ю. Б. Батова, Н. В. Доршакова, Т. А. Карапетян // Труды Каральского научного центра РАН. – Петрозаводск : КарНЦ РАН. – 2015. – № 2. – С. 89–94.

214. Павлова, Т. В. Роль грибов в разложении растительной массы на лугах / Т. В. Павлова // Ботанический журнал, – 1971. – Т. 56, № 3. – С. 414–416.

215. Паринкина, О. М. Разложение растительного опада и клетчатки в таймырских тундрах / О. М. Паринкина // Почвоведение. – 1978. – № 11. – С. 47–54.

216. Паринкина, О. М. Биологическая активность и эффективное плодородие почв / О. М. Паринкина, Н. В. Клюева, Л. Г. Петрова // Почвоведение. – 1993. – № 9. – С. 76–81.

217. Паринкина, О. М. Микрофлора тундровых почв: Экол.-геогр. особенности и продуктивность / О. М. Паринкина ; отв. ред. Е. Н. Мишустин; АН СССР, Всесоюз. микробиол. об-во. – Л. : Наука, Ленингр. отд-ние, 1989. – 159 с.

218. Паршина, Е. К. Деструкция растительного вещества в болотных экосистемах таежной и лесотундровой зон Западной Сибири : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05, 03.00.27 / Паршина Евгения Константиновна. – Томск, 2009. – 213 с.

219. Паршина, Е. К. Разложение растительного вещества в тундре / Е. К. Паршина // Сибирский экологический журнал. – 2007. – № 5. – С. 781–787.

220. Перцовская, А. Ф. Влияние некоторых химических веществ на микроорганизмы в почве / А. Ф. Перцовская, Н. И. Тонких, Т. И. Григорьева // Микробиологические методы борьбы с загрязнением окружающей среды : тезисы докл. конф. – (Пущино, 22–24 дек. 1975 г.) ; отв. ред. канд. биол. наук В. А. Ламбина. – М., Пущино : Науч. центр биол. исследований, 1975. – С. 107–108.

221. Петрова, В. И. Реакция почвенных микроорганизмов на загрязнение почвы тяжелыми металлами в насаждениях земляники / В. И. Петрова // Плодоводство и ягодоводство России. – 2014. – Т.40, №. 1. – С. 242–246.

222. Пешкова, Н. В. Особенности ценотической регуляции уровня продуктивности разнотравно-вейниковых сообществ (Южный Ямал) / Н. В. Пешкова, Н. И. Андреяшкина // Экология. – 1998. – № 4. – С. 319–320.

223. Полевой определитель почв / К. Т. Острикова (зав. ред.-изд. группой). – М. : Почвенный ин-т им. В. В. Докучаева. – 2008. – 282 с.

224. Помазкина, Л. В. Интегральная оценка влияния техногенного загрязнения и климатических факторов на агросистемы Байкальской природной территории / Л. В. Помазкина // Успехи современной биологии. – 2011. – Т. 131, № 3. – С. 194–203.

225. Потребление азота и зольных элементов наземными растительными сообществами Евразии / Н. И. Базилевич, А. А. Титлянова, С. Я. Кудряшова Н. П. Косых // Известия РАН. Сер. геогр. – 2003. – № 4. – С. 8–16.

226. Почвенные беспозвоночные и промышленное загрязнение / Э. И. Хотько, С. Н. Ветрова, А. А. Матвеенко, Л. С. Чумаков ; под ред. М. С. Гилярова. – Минск : Наука и техника, 1982. – 264 с.

227. Почвенный микробиоценоз как показатель стабильности луговых сообществ при химическом загрязнении среды тяжелыми металлами / И. Б. Ившина, Л. В. Костина, Т. Н. Каменских, В. А. Жуйкова, Т. В. Жуйкова, В. С. Безель // Экология. – 2014. – № 2. – С. 83–90.

228. Практикум по биологии почв : учеб. пособие / Г. М. Зенова, А. Л. Степанов, А. А. Лихачева, Н. А. Манучарова. – М. : Изд-во МГУ, 2002. – 120 с.

229. Практикум по основам сельского хозяйства : учеб. пособие для студентов биол. спец. пед. институтов / И. М. Ващенко, К. П. Ланге, М. П. Меркулов, Т. Д. Олексенко ; ред. И. М. Ващенко. – 2-е изд., перераб. и доп. – М. : Просвещение, 1991. – 431 с.

230. Практикум по почвоведению / Под ред. И. С. Кауричева. – М. : Колос, 1980. – 272 с.

231. Продуктивность ассимиляционного аппарата деревьев вблизи медеплавильных заводов Урала / В. А. Усольцев, А. В. Борников, А. С. Жанабаева, Е. Л. Воробейчик, А. И. Колтунова // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2011. – Т. 3, № 31-1. – С. 67–70.

232. Продуктивность луговых сообществ. Анализ первичного продукционного процесса / Отв. ред. В. М. Понятовская. – М. : Наука, 1978. – 287 с.

233. Прокаев, В. И. Физико-географическое районирование Свердловской области / В. И. Прокаев. – Свердловск : Свердл. пед. ин-т, 1976. – 136 с.

234. Пуртова, Л. Н. Почвенно-растительный мониторинг на техногенных ландшафтах Приморья (на примере рекультивируемых участков угольных шахт) / Л. Н. Пуртова, Н. М. Костенков, В. П. Верхолат // Фундаментальные исследования. – 2013. – № 11. –Ч. 1. –С. 108–114.

235. Работнов, Т. А. История фитоценологии : учеб. пособие / Т. А. Работнов. – М. : Аргус, 1995. – 158 с.

236. Разложение растительной массы на суходольных лугах Ленинградской области / А. О. Джалилова, В. П. Кириллова, В. Т. Павлова, В. М. Понятовская // Почвоведение. – 1972. – Т. 57, Вып. 5–8. – С. 657–664.

237. Раковская, Э. М. Ландшафтно-экологическое изучение города Нижнего Тагила / Э. М. Раковская, Д. А. Скупкин // Теоретические и прикладные проблемы геоэкологии : тезисы докл. междунар. науч. конф. (Минск, 26–29 сент. 2001 г.) / Бел. гос. ун-т, Бел. геогр. о-во ; редкол.: А. Н. Витченко (отв. ред.) и др. – Минск, 2001. – С. 172–174.

238. Рациональное использование степных пастбищ Забайкалья : рекомендации. – Сост.: Т. Г. Бойков и др. ; АН СССР, Сиб. отд-ние, Бурят. науч. центр, Ин-т биологии и др. – Улан-Удэ : БНЦ СО АН СССР, 1989. – 41 с.

239. РД 52.18.191–89 Методические указания «Методика выполнения измерений массовой доли кислоторастворимых форм металлов (меди, свинца, цинка, никеля, кадмия) в пробах почвы атомно-абсорбционным анализом» [Электронный ресурс]. – Режим доступа: http://docs.cntd.ru/document/1200048597.

240. Реакция почвенной мезофауны на выбросы Среднеуральского медеплавильного комбината / Е. Л. Воробейчик, А. И. Ермаков, М. Е. Гребенников, Е. В. Голованова, А. В. Кузнецов, П. Г. Пищулин // Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель : материалы междунар. научн. конф. (Екатеринбург, 4–8 июня 2007 г.). – Екатеринбург : Изд-во Уральского ун-та, 2007. – С. 128–148.

241. Регулирование роста, развития и питания растений в фитоценозах / И. Н. Рахтеенко, Б. И. Якушев, Б. С. Мартинович и др. ; ред. И. Н. Рахтеенко. – Минск : Наука и техника, 1982. – 229 с.

242. Ремезов, Н. П. Разложение лесной подстилки и круговорот элементов в дубовом лесу / Н. П. Ремезов // Почвоведение. – 1961. – № 7.

243. Ремезов, Н. П. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах европейской части СССР / Н. П. Ремезов, Л. Н. Быкова, К. М. Смирнова. – М. : Изд-во Моск. ун-та.– 1959. – 284 с.

244. Родин Л.Е. Методические указания к изучению динамики биологического круговорота фитоценозах / Л. Е. Родин, И. П. Ремезов, Н. И. Базилевич. – Л. : Наука, 1968. – 232с.

245. Родин, Л. Е. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара / Л. Е. Родин, Н. И. Базилевич ; отв. ред. Е. М. Лавренко ; Акад. наук СССР, Бот. ин-т им. В. Л. Комарова. – М.-Л. : Наука, 1965. – 253 с.

246. Романова, Э. П. Природные ресурсы мира : учеб. пособие / Э. П. Романова, Л. И. Куракова, Ю. Г. Ермакова. – М. : Изд-во МГУ, 1993. – 304 с.

247. Руководство по описанию почв. – 4-е изд., исправ. и доп. – Рим : ФАО, 2012. – 86 с.

248. Русанов, А. М. Экологические аспекты гумусообразования и динамика гумуса целинных и пахотных черноземов Предуралья / А. М. Русанов, Л. В. Анилова // Экология. – 2009. – № 6. – С. 417–422.

249. Рябинин, Н. А. Влияние разных групп сапротрофных организмов на трансформацию остатков вейника / Н. А. Рябинин, Г. Н. Ганин, А. Е. Солодуха / Микробиологическая деструкция органических остатков в биогеоценозе : всесоюз. совещ. : тезисы докл. – М., Пущино : Науч. центр биол. исслед., 1987. – С. 74–76.

250. Санданова, И. Б. Микробиологическая деструкция растительного опада степных экосистем Юго-Восточного Забайкалья : автореф. дис. канд. биол. наук : 03.00.16, 03.00.07 / Санданова Ирина Батомункуевна. – Улан-Уде, 2007. – 20 с.

251. Свирскене, А. Микробиологические и биохимические показатели при оценке антропогенного воздействия на почвы / А. Свирскене // Почвоведение. – 2003. – № 2. – С. 202–210.

252. Свистова, И. Д. Биодинамика микробного сообщества почвы в антропогенных экосистемах лесостепи : дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.16 / Свистова Ирина Дмитриевна. – Воронеж, 2005. – 482 с.

253. Семенова, И. Н. Изучение эколого-трофических групп почвенных микроорганизмов в зоне влияния горнорудного производства / И. Н. Семенова, Г. Р. Ильбулова, Я. Т. Суюндуков // Фундаментальные исследования. Биологические науки. – 2011. – № 11. – С. 410–414.

254. Сиразиев, Р. З. Видовой состав и запасы надземной фитомассы степных сообществ / Р. З. Сиразиев, И. Б. Санданова, Б. З. Базарон // Сибирский весник сельскохозяйственной науки. – 2012. – № 6. – С. 33–41.

255. Скворцова, И. Н. Зависимость некоторых показателей биологической активности почв от уровня концентрации тяжелых металлов / И. Н. Скворцова, С. К. Ли, И. П. Ворожейкина // Тяжелые металлы в окружающей среде ; ред. В. В. Добровольский. – М. : Изд-во Моск. ун-та, 1980. – С. 121–125.

256. Скупкин, Д. А. Физическая география горноуральского городского округа и Нижнего Тагила : учеб. пособие / Д. А. Скупкин ; М-во образования и науки Рос. Федерации, Нижнетагил. гос. соц.-пед. акад. – Нижний Тагил : НТГСПА, 2011. – 68 с.

257. Смирнов, П. М. Агрохимия : учеб. по экон. спец. сел. хоз-ва / П. М. Смирнов, Э. А. Муравин. – 3-е изд., перераб. и доп. – М. : Агропромиздат, 1991. – 287 с.

258. Смирнова, К. М. Круговорот азота и зольных элементов в ельниках сложных / К. М. Смирнова // Вестник Моск. ун-та. Сер. биол. – 1951. – № 10. – С. 92.

259. Сорокин, Н. Д. Микробная индикация почв, загрязненных промышленными эмиссиями // Н. Д. Сорокин, Е. Н. Афанасова // Сибирский экологический журнал. – 2011. – Т. 18, № 5. – С. 689–695.

260. Сорокина, О. А. Влияние подвижных форм тяжелых металлов на микробиологическую активность почвогрунтов россыпной золотодобычи (на примере долины реки Джалинды, Приамурье) / О. А. Сорокина, Л. М. Павлова, В. И. Киселев // Сибирский экологический журнал. – 2008. – № 3. – С. 473–484.

261. Состояние травянистой растительности и сообществ почвенных нематод в условиях промышленного загрязнения / Г. Ф. Лайдинен, Л. И. Груздева,

А. Ф. Титов, Н. М. Казнина, Ю. В. Батова, А. А. Сущук // Труды Карельского научного центра РАН. – 2013. – № 6. – С. 17–26.

262. Сочава, В. Б. Опыт учета полной продуктивности надземной части травяного покрова / В. Б. Сочава, В. В. Липатова, А. А. Горшкова // Ботанический журнал. – 1962. – Т. 47, № 4. – С. 473–484.

263. Старкова, Т. Е. Влияние факельных выбросов на фитоценозы / Т. Е. Старкова, М. Т. Васбиева // Пермский аграрный вестник. – Вып. 16. – Ч. 1. – Пермь : ПГСХА. – 2006. – С. 73–74.

264. Степанов, А. Л. Изменение структуры микробного сообщества под влиянием нефтяного и радиоактивного загрязнения / А. Л. Степанов, О. Б. Цветкова, С. Н. Паников // Почвоведение. – 2012. – № 12. – С. 1320–1324.

265. Суховольский, В. Г. Оценка чистой первичной продукции лесных насаждений с использованием модели распределения фитомассы по фракциям / В. Г. Суховольский, Ю. Д. Иванова // Лесоведение. – 2013. – № 5. – С. 20–28.

266. Суюндуков, Я. Т. Растения как основной фактор структурообразования почв / Я. Т. Суюндуков, Р. Ф. Хасанова // Аграрная наука. – 2006. – № 11. – С. 8–10.

267. Тамахина, А. Я. Биоценотическая саморегуляция продуктивности и качества смешанных агроценозов широколистных трав / А. Я. Тамахина, М. Н. Фисун // Экология. – 2009. – № 4. – С. 278–283.

268. Тарасова, Л. В. Влияние тяжелых металлов на рост чистых культур *Stafhilococcus albus* и *Micrococcus lysodiecticus* в питательной среде [Электронный ресурс] / Л. В. Тарасова. – М., 2001. – Режим доступа: http://www.psn.ru/conf/kmu2001/epip/Tarasova.shtml.

269. Телитченко, М. М. Введение в проблемы биохимической экологии / М. М. Телитченко, С. А. Остроумов ; отв. ред. В. Н. Большаков. – М. : Наука, 1990. – 288 с.

270. Тен, Хак Мун. Микробиологическая деструкция остатков луговых растений / Тен Хак Мун, Т. А. Казачек / Микробиологическая деструкция орга-

нических остатков в биогеоценозе : всесоюз. совещ. : тезисы докл. – М., Пущино : Науч. центр биол. исслед., 1987. – С. 87–88.

271. Теория и практика химического анализа почв : монограф. / Л. А. Воробьева (ред.). – М. : ГЕОС, 2006. – 400 с.

272. Теппер, Е. З. Практикум по микробиологии : учеб. пособие для вузов / Е. З. Теппер, В. К. Шильникова, Г. И. Переверзева ; под ред. В. К. Шильниковой. – 5-е изд., перераб. и доп. – М. : Дрофа, 2004. – 256 с.

273. Терехова, Э. Б. Грунты отвалов Соколовско-Сарбайского железорудного месторождения и оценка их пригодности для развития растений / Э. Б. Терехова / Растения и промышленная среда. – Свердловск : УрГУ, 1976. – С. 123–131.

274. Титлянова А. А. Режимы биологического круговорота / А. А. Титлянова, М. Тесаржова – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1991. – 150 с.

275. Титлянова, А. А. Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах / А. А. Титлянова. – Новосибирск : Наука. – 1977. – 219 с.

276. Титлянова, А. А. Циклы химических элементов в экосистемах луговых степей и лугов / А. А. Титлянова, Н. И. Базилевич // Почвоведение. – 1975. – № 9. – С. 25–35.

277. Титлянова, А. А. Биологический круговорот азота и зольных элементов в травяных биогеоценозах / А. А. Титлянова ; отв. ред. Н. И. Базилевич. – Новосибирск : Наука, Сиб. отд-ние, 1979. – 150 с.

278. Титлянова, А. А. Подстилки в лесных и травяных экосистемах / А. А. Титлянова, С. В. Шибарева ; отв. ред. Э. Ф. Ведрова. – Новосибирск : Изд-во Сиб. отд-ния Рос. акад. наук, 2012. – 135 с.

279. Титов, А. Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам / А. Ф. Титов, В. В. Таланова, Н, М. Казнина / Петрозаводск : Карельский НЦ РАН. – 2007. – 170 с.

280. Титов, А. Ф. Влияние высоких концентраций кадмия на рост и развитие ячменя и овса на ранних этапах онтогенеза //

А. Ф. Титов, Г. Ф. Лайдинен, Н. М. Казнина // Агрохимия. – 2002. – № 9 – С. 61–65.

281. Трубина, М. Р. Динамика напочвенного покрова лесных фитоценозов в условиях хронического загрязнения фтором / М. Р. Трубина, А. К. Махнев // Экология. – 1997. – № 2. – С. 90–95.

282. Тяжелые металлы как фактор антропогенного воздействия на почвенную микробиоту / С. В Левин, В. С. Гузев, И. В. Асеев, И. П. Бабьева, О. Е. Марфенина, М. М. Умаров // Микроорганизмы и охрана почв. – М. : Изд-во МГУ. – 1989. – С. 5–46.

283. Ужегова, И. А. Начальные процессы почвообразования на отвалах Полуночного и Высокогорского железорудных месторождений / И. А. Ужегова, Г. И. Махонина / Почвообразование в антропогенных условиях. – Свердловск : УрГУ, 1981. – С. 60–70.

284. Узбек, И. Х. Целлюлозоразрушающие микроорганизмы как компонент биологического фактора почвообразования / И. Х. Узбек // Екологія та ноосферологія. – 2006. – Т. 17, № 1–2. – С. 11–16.

285. Уманова, Н. Е. Особенности горизонтальной структуры луговых сообществ под влиянием выбросов медеплавильного завода / Н. Е. Уманова // Биосфера и человечество : материалы конф. молодых ученых памяти Н. В. Тимофеева-Ресовского (Екатеринбург, 24–28 апр. 2000 г.). – Екатеринбург : Изд-во «Екатеринбург», 2000. – С. 280–283.

286. Умаров, М. М. Некоторые биохимические показатели загрязнения почв тяжелыми металлами / М. М. Умаров, Е. Е. Азиева // Тяжелые металлы в окружающей среде. – М. : Изд-во МГУ, 1980. – С. 109–115.

287. Урал и Приуралье. – М. : Наука, 1968. – 461 с.

288. Участие почвенной микробиоты в процессах разложения растительных остатков при загрязнении среды тяжелыми металлами / В. А. Жуйкова, Т. В. Жуйкова, В. С. Безель, Л. В. Костина, И. Б. Ившина // Материалы всерос. конкурса науч.-исслед. работ студентов и аспирантов в области биолог. на-

ук : сб. материалов всерос. конкурса науч.-исслед. работ ; под ред. Б. П. Чуракова. – Ч. 2. – Ульяновск : УлГУ. – 2012. – С. 35–45.

289. Федорец, Н. Г. Трансформация азота в почвах лесных биогеоценозов Северо-Запада России : автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук : 03.00.27 / Федорец Наталия Глебовна. – СПб., 1997. – 41 с.

290. Фитоиндикация и промышленный регион / Т. В. Жуйкова, Е. С. Мордвина, А. О. Баймашева, О. А Фриз // Биота горных территорий: история и современное состояние : материалы конф. молодых ученых (Екатеринбург, 15–19 апр. 2002 г.) / ИриЖ УрО РАН. – Екатеринбург : Академкнига, 2002. – С. 53–65.

291. Фомина, Н. В. Микробиологическая оценка агропочв лесных питомников лесостепной зоны / Н. В. Фомина // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. Биологические науки. – 2015. – № 1. – С. 3–8.

292. Хантемирова, Е. В. Реакция травянистой растительности на выбросы медеплавильного завода (ценотич. и популяц. аспекты) : автореф. … канд. биол. наук : 03.00.16 / Хантемирова Елена Владленовна. – Екатеринбург, 1997. – 27 с.

293. Характеристика антропогенно деградированных почв и микробного комплекса территорий Нижне-Тагильского промузла / С. Ю. Кайгородова, Т. В. Жуйкова, В. А. Жуйкова, В. С. Безель, И. Б. Ившина // Современные проблемы загрязнения почв : матер. IV Междунар. науч. конф. (Москва, 27–31 мая 2013 г.). – М., 2013. – С. 226–231.

294. Характеристика биологической активности микробного комплекса городских почв / А. Л. Степанов, Н. А. Манучарова, А. В. Смагин, А. С. Курбатова, А. Д. Мягкова, В. Н. Башкин // Почвоведение. 2005. № 8. – С. 978–983.

295. Харитонов, Ю. Д. Биомасса подземных органов степных фитоценозов Западного Забайкалья / Ю. Д. Харитонов, Т. Г. Бойков // Экология. – 1999. – № 5. – С. 344–347.

296. Харитонов, Ю. Д. Корневые системы и распределение подземной фитомассы растений степных сообществ Западного Забайкалья /

Ю. Д. Харитонов // Ресурсы растительного покрова Забайкалья и их использование. – Улан-Удэ : БНЦ СО АН СССР. – 1991. – С. 93–97.

297. Химическая энциклопедия : в 5 т. : Т. 2 : Даффа-Меди / Редкол.: И. Л. Кнунянц (гл. ред.) и др. – М. : Советская энциклопедия, 1990. – 671 с.

298. Холопов, Ю. А. Изучение реакции микроорганизмов почв лесных ценозов на внесение солей свинца и кадмия в условиях модельного опыта // Ю. А. Холопов // Известия Самарского научного центра РАН. – 2013. – Т. 15, № 3. – С. 260–267.

299. Частухин, В. Я. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Эколо-систематические и физиологические исследования в природе / В. Я. Частухин, М. А. Николаевская. – Л. : Наука, 1969. – 326 с.

300. Частухин, В. Я. Макромицеты и их роль в динамике растительности приосушении / В. Я. Частухин // Ботанический журнал. – 1966. – Т. 51, № 2. – 161–175.

301. Черепанов, С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств: (в пределах бывшего СССР) / С. К. Черепанов. – СПб. : Мир и семья, 1995. – 992 с.

302. Черненькова, Т. В. Изменение организации лесных фитоценозов в условиях техногенеза / Т. В. Черненькова, А. М. Степанов, М. М. Гордеева // Журнал общей биологии. – 1989. – № 1, № 3. – С. 388–395.

303. Черненькова, Т. В. Методика комплексной оценки состояния лесных биогеоценозов в зоне влияния промышленных предприятий / Т. В. Черненькова // Пограничные аспекты экологии. – Свердловск. – 1986. – С. 116–127.

304. Черненькова, Т. В. Реакция лесной растительности на промышленные загрязнения / Т. В. Черненькова. – М. : Наука, 2002. – 191 с.

305. Чернова, А. М. Общая экология : учебник для студ. педвузов / А. М. Чернова, А. М. Былова. – М. : Дрофа, 2004. – 416 с.

306. Чундерова, А. И. Влияние промышленного загрязнения и осадков на несимбиотическую фиксацию азота в почве / А. И. Чундерова, С. С. Исламов //

Вопросы экологии и физиологии микроорганизмов, используемых в сельском хозяйстве : сб. науч. трудов / ВАСХНИЛ, ВНИИ с.-х. микробиологии ; отв. ред. О. А. Берестецкий. – Л., 1976. – С. 44–49.

307. Шалыт, М. С. Вегетативное размножение и возобновление высших растений и методы его изучения / М. С. Шалыт // Полевая геоботаника. – М.–Л. : Наука, 1960. – Т. 2. – С. 163–208.

308. Шелюг, М. Я. Влияние атмосферных выбросов предприятий черной металлургии с коксохимическим производством на санитарное состояние почвы : автореф. дис. … д-ра мед. наук : 756 / Шелюг Михайло Якович. – Днепропетровск, 1968. – 23 с.

309. Щелкова, Ю. А. Исследование влияния тяжелых металлов на рост растений и микрофлору почвы / Ю. А. Щелкова // Успехи в химии и химической технологии. – 2011. – Т. 25, № 11 (127). – С. 75–78.

310. Щелчкова, М. В. Структурно-функциональная организация микробоценозов в мерзлотных луговых почвах Центральной Якутии / М. В. Щелчкова, Л. К. Стручкова // Материалы V Всеросс. Съезда общества почвоведов им. В. В. Докучаева. – Ростов-н/Д. : КМЦ «Копицентр», 2008. – 139 с.

311. Экологическая токсикология : учеб. пособие / под общ. ред. проф. В. С. Безеля. – Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2001. – 136 с.

312. Экология и рекультивация техногенных ландшафтов / И. М. Гаджиев, В. М. Курачев, Ф. К. Рагим-заде и др. ; отв. ред. В. М. Курачев; Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние, Ин-т почвоведения и агрохимии, 1992. – 305 с.

313. Эколого-лесоводственная характеристика и продуктивность ценозов нижнего яруса Приангарья / А. С. Аткин, Л. И. Аткина, И. П. Бугаков, О. П. Махонина // Продуктивность и структура лесных сообществ : сб. статей ; АН СССР, Сиб. отд-ние ; отв. ред. д-р биол. наук И. Н. Елагин. – Красноярск : ИЛиД, 1985. – С. 4–16.

314. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change [Electronic resource] / D. U. Hooper, E. C. Adair, B. J. Cardinale, Jarrett E. K. Byrnes, B. A. Hungate, K. L. Matulich, A. Gonzalez, J. E. Duffy, L. Gamfeldt,

M. I. O'Connor // Nature. – 2012. – Vol. 486. – P. 105–109. – Mode of access: http://mirmer.ru/majorlib/item/449-ecosistemi_raznoobrazie?tmpl=component&print=1.

315. A comparative study on the microbiological characteristics of soils under different landuse condiins from karst areas of southwest Chine [Electronic resource] / G. Chen, W. Lu, S. Wang, Y. Wu, G. Wan // Chinese Journal of Geochemistry. – 2001. – Vol. 20, Iss. 1. – P. 52–58. – Mode of access: http://link.springer.com/article/10.1007 %2FBF03166849.

316. A comparison of litterbag and direct observation methods of Scots pine needle decomposition measurement [Electronic resource] / C. Kurz-Besson, M.-M. Couteaux, J. M. Thiery et al. // Soil Biology and Biochemistry. – 2005. – Vol. 37. – P. 2315–2318. – Mode of access: http://www.academia.edu/16805142/A_comparison_of_litterbag_and_direct_observation_methods_of_Scots_pine_needle_decomposition_measurement.

317. Amorim, M. J. B. Soil ecotoxicology – from retrospective standard methods to prospective innovative tools – challenges for effect assessment and integration / M. J. B. Amorim // Биодиагностика в экологической оценке почв и сопредельных сред : тезисы докладов междунар. конф. (Москва, 4–6 февр. 2013 г.). – М. : БИНОМ. Лаборатория знаний, 2013. – С. 8.

318. Badura, L. Wplyw cynku i miedzi na zmyany ilosciowe i jakosciowe zecpolow bacterii glebowych w badaniach modelowych / L. Badura, R. Galimska-Stypa, I. Mrozowska //Acta Biologica. Katowice. – 1977. – T. 4. – S. 7–29.

319. Berg, B. Comparisons of decomposition rates measured by means of cellulose / B. Berg, L. Kärenlampi, A. K. Veum // Fennoscandian tundra ecosystems / F. E. Wielgolaski (ed.). – Berlin – Heidelberg – New York : Springer Verlag, 1975. – P. 261–267.

320. Bewley, R. J. F. Influence of zinc, lead, and cadmium pollutants on the microflora of hawthorn leaves [Electronic resource] / R. J. F. Bewley, R. Campbell // Microbial Ecology. – 1980. – Vol. 6, Iss. 3, P. 227–240. – Mode of access: http://link.springer.com/article/10.1007/BF02010388.

321. Bienkowski, P. Cellulose decomposition as bioenergetic indicator of soil degradation [Electronic resource] / P. Bienkowski // Polish Ecological Studies. – 1990. – Vol. 16, № 3–4. – P. 235–244. – Mode of access: http://link.springer.com/article/10.1134/S1067413607060045.

322. Bioavailability and effects of heavy metals on soil microbial biomass survival during laboratory incubation [Electronic resource] / L. Leitae, M. Nobili, G. Muhlbachova, C. Mondini, L. Marchiol, G. Zerbi // Biology and Fertility of Soils. – 1995. – Vol. 19, Iss. 2. – P. 103–108. – Mode of access: http://link.springer.com/article/10.1007/BF00336144.

323. Biodeversity, ecosystem function and plant traits in mature and immature plant communities [Electronic resource] / K. Thompson, A. P. Askew, J. P. Grime, N. P. Dunnett, A. J. Willis // Functional Ecology. – 2005. – Vol. 19. – P. 355–358. – Mode of access: https://www.researchgate.net/publication/227997010_Biodiverstiy_ecosystem_function_and_plant_traits_in_mature_ad_immature_plant_communities.

324. Bollag, J.-M. Effect of heavy metals on the denitrification process in soil / J. M. Bollag, W Barabasz // Journal of Environmental Quality. – 1979, Vol. 8. – P. 196–201.

325. Brookes, P. C. The use of microbial parameters in monitoring soil pollution by heavy etals [Electronic resource] / P. C. Brookes // Biology and Fertility of Soils. – 1995. – Vol. 19, Iss. 4. – P. 269–279. – Mode of access: http://link.springer.com/article/10.1007/BF00336094.

326. Brooks, P. C. The use of microbial parametrs in monitoring soil pollution by heavy metals [Electronic resource] / P. C. Brooks // Biology and Fertility of Soils. – 1995. – Vol. 19. – P. 269–279. – Mode of access: http://link.springer.com/article/10.1007 %2FBF00336094.

327. Burzyński, M. Changes of photosynthetic parameters in cucumber leaves under Cu, Cd and Pb stress / M. Burzyński, G. Kłobus // Photosynthetica. – Vol. 42, Iss. 4. – P. 505–510.

328. Chapin, F. S. III. Biogeochemistry of Terrestrial Net primary Production / F. S. III Chapin, V.T. Eviner // Treatise on Geochemistry. – 2003. – Vol. 8. – P. 215–247.

329. Chew, I. Microbial cellulose decomposition in soils from a rifle range contaminated with heavy metals [Electronic resource] / I. Chew, J. P. Obbard, R. R. Stanforth // Environmental Pollution. – 2001. – Vol. 111, № 3. – P. 367–375. – Mode of access: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11202741?dopt=Abstract.

330. Colonisation by ground and edaphic invertebrates of soil patches with different pollution levels / S. Fenoglio, M. Cucco, T. Bo, P. Gay, G. Malacarne // Periodicum Biologorum. – 2007. – Vol. 109. – P. 37–45.

331. De Vries, W. Manual for calculating critical loads of heavy metals for terrestrial ecosystems / W. De Vries, D. J. Bakker. – DLO Winand Staring Centre, Report 166. – The Netherlands, 1998. –144 p.

332. Drewnik, M. The effect of environmental conditions on the decomposition rate of cellulose in mountain soils [Electronic resource] / M. Drewnik // Geoderma. – 2006. – Vol. 132, № 1–2. – P. 116–130. – Mode of access: http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0016706105001345.

333. Dunican, L. K. Taxonomy and physiology of tundra bacteria in relation to site characteristics / L. K. Dunican, T. Rosswall // Soil Organisms and Decomposition in Tundra / A. Holding, O. Heal, S. Maclean, P. Flanagan (eds). – Stockholm : Tundra Biome Steering Committee, 1974 – P. 3–25.

334. Enhanced phytoremediation: a study of mycorrhizoremediation of heavy metal-contaminated soil [Electronic resource] / P. Giasson, A. Jaouich, P. Cayer et al. // Remediation. – 2010. – Vol. 17. – P. 97−110. – Mode of access: https://www.researchgate.net/publication/227784226_Enhanced_phytoremediation_A_study_of_mycorrhizoremediation_of_heavy_metal-contaminated_soil.

335. Enwezor, W. O. The mineralization of nitrogen and phosphorus in organic materials of varying C:N and C:P ratios / W. O. Enwezor // Plant and Soil. – 1976. – Vol. 44, Iss. 1. – P. 237–240.

336. Establishment limitation reduces speces recruitment and species richness as soil resources rise [Electronic resource] / M. Henry, H. Stevens, D. E. Bunker, S. A. Schnitzer, W. P. Carson // Journal of Ecology. – 2004. – Vol. 92. – P. 339–347. – Mode of access: http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.0022-0477.2004.00866.x/abstract.

337. Fischer, Z. Intensity of organic matter decomposition in landscapes of Caucasus (Daghestan) [Electronic resource] / Z. Fischer, M. Niewinna, I. Yasulbutaeva // Polish Journal of Ecology. – 2006. – Vol. 54, № 1. – P. 105–116. – Mode of access: http://yadda.icm.edu.pl/yadda/element/bwmeta1.element.baztech-article-BGPK-1231-5219.

338. Fliessbach, A. Siol microbial biomass and microbial activity in soils treated with heavy metal contaminated sewage sludge [Electronic resource] / A. Fliessbach, R. Martens, H. H. Reber // Soil Biology and Biochemistry. – 1994. – Vol. 26. – P. 1201–1205. – Mode of access: http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0038071794901449.

339. Folkeson, L. Deterioration of the moss and lichen vegetation in a forest polluted by heavy metals / L. Folkeson // Ambio. – 1984. – Vol. 13. – P. 37–39.

340. Freedman, B. Smelter pollution near Sudbury, Ontario, Canada, and effects of forest litter decomposition [Electronic resource] / B. Freedman, T. C. Hutchinson // Effects of Acid Precipitation on Terrestrial Ecosystems. – N. Y.; London, 1980. – P. 395–434. – Mode of access: http://link.springer.com/chapter/10.1007%2F978-1-4613-3033-2_30#page-1.

341. Gadd, G. M. Interaction of fungi with toxic metals [Electronic resource] / G. M. Gadd // New Phytologist. – 1993. – Vol. 124. – P. 25–60. – Mode of access: http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4899-0981-7_28.

342. Gadd, G. M. Microorganisms and heavy metal toxicity / G. M. Gadd, A. J. Griffiths // Microbial Ecology. – 1978. – Vol. 4. – P. 303–317.

343. Gartner, T. B. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter [Electronic resource] / T. B. Gartner, Z. G. Cardon // Oikos. – 2004. – Vol. 104. – P. 230–246. – Mode of access: http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.0030-

1299.2004.12738.x/abstract;jsessionid=52D3375237CDBEA677669EE2F6C84191.f01t01?systemMessage=Wiley+Online+Library+will+be+unavailable+for+up+to+3+hours+on+Saturday+19th+March+2016+from++11 %3A00-14 %3A00+GMT+ %2F+07 %3A00-10 %3A00+EDT+ %2F+19 %3A00-22 %3A00+SGT+for+essential+maintenance.++Apologies+for+the+inconvenience.

344. Giller, K. E. Toxicity of heavy metals to microorganisms and microbial processes in agricultural soils: a review [Electronic resource] / K. E. Giller, E. Witter, S. P. Mcgrath // Soil Biology Biochemistry. – 1998. – Vol. 30, Iss. 10–11. – P. 1389–1414. – Mode of access: http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0038071797002708.

345. Global environmental monitoring system (GEMS) SCOPE Rep. 3. Canada, 1973. [Electronic resource]. – Mode of access: https://dge.stanford.edu/SCOPE/SCOPE_3/SCOPE_3.html.

346. Global-scale similarities in nitrogen release patterns during long-term decomposition [Electronic resource] / W. Parton, W. L. Silver, I. C. Burke, L. Grassens, M. E. Harmon, W. S. Currie et al. // Science. – 2007. – Vol. 315, Iss. 5810. – P. 361–364. – Mode of access: http://science.sciencemag.org/content/315/5810/361

347. Graham, J. H. The humpbacked species richness-curve: a contingent rule for community ecology [Electronic resource] / J. H. Graham, J. J. Duda // International Journal of Ecology. – 2011. – Vol. 2011. – P. 1–15. – Mode of access: https://pubs.er.usgs.gov/publication/70043618.

348. Greenness in semi-arid areas across the globe 1981–2007 – an Earth Observing Satellite based analysis of trends and drivers / R. Fensholt, T. Langanke, R. Rasmussen [et al.] // Remote sensing of environment. – 2012. – Vol. 121. – P. 124–158. DOI:10.1016/j.rse.2012.01.017.

349. Gyllenberg, H. G. Bacteria. Part II. 8. / H. G. Gyllenberg, E. Eklund // Biology of Plant Litter Decomposition / C. H. Dickmison, G. J. F. Pugh (eds.). – Vol. II. – P. 245–268.

350. Heal, O. W. Decomposition of organic matter in tundra / O. W. Heal, D. D. French // Soil organisms and decomposition in Tundra: Proceedings of the mi-

crobiology, decomposition and invertebrate working groups meetingInternational Biological Programme Tundra Biome // A. J. Holding, O. W. Heal, S. F. Maclean Jr., P. W. Flanagan. – Sweden, Stockholm : Tundra Biome Steering Committee. – 1974. – P. 279–308.

351. Insam, H. Effects of heavy metal stress on metabolic quotient of the soil microflora [Electronic resource] / H. Insam, T. C. Hutchinson, H. H. Reber // Soil Biology Biochemistry. – 1996. – Vol. 28, Iss. 4–5. – P. 691–694. – Mode of access: http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0038071795001824.

352. Interaction of cadmium with glutathione and photosynthesis in developing leaves and chloroplasts of Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steudel / F. Pietrini, M. A. Iannelli, S. Pasqualini, A. Massacci // Plant Physiology. – 2003. – Vol. 133, Iss. 2. – P. 829–937.

353. Jennings, M. D. Diversity and productivity of plant communities across the Inland Northwest, USA [Electronic resource] / M. D. Jennings, J. W. Williams, M. R. Stromberg // Ecology. – 2005. – Vol. 143. – P. 607–618. – Mode of access: https://core.ac.uk/display/9092245.

354. Käärik, A. A. Decomposition of wood / A. A.Käärik // Biology of plant litter decomposition / C. H. Dickinson, J. F. Pugh (eds). – N. Y. : Academic Press, 1974. – Vol. 1. – P. 129–174.

355. Koenig, R. T. Decomposition and nitrogen mineralization from legume and non-legume crop residues in a subarctic agricultural soil [Electronic resource] / R. T. Koenig, V. L. Cochran // Biology and Fertility of Soils. – 1994. – Vol. 17. – P. 269–275. – Mode of access: http://www.oacc.info/ResearchDatabase/res_crop_residue_decomp.asp.

356. Komulainen, M. Soil processes as influenced by heavy-metals and the composition of soil fauna / M. Komulainen, J. Mikola // Journal of Applied Ecology. – 1995. – Vol. 32. – P. 234–241.

357. Kosobrukhov, A. Plantago major plants responses to increase content of lead in soil: Growth and photosynthesis / A. Kosobrukhov, I. Knyazeva, V. Mudrik // Journal of Plant Growth Regulation. – 2004. – Vol. 42. – P. 145–151.

358. Lees, H. The effects of zinc and copper on soil nitrification [Electronic resource] / H. Lees // Biochemical Journal. – 1948. – Vol. 42, Iss. 4. – P. 534–538. – Mode of access: http://www.biochemj.org/content/42/4/534.

359. Likens, G. E. Some aspects of air pollution effects on terrestrial ecosystems and prospects for the future / G. E. Likens. – Ambio. – 1989. – Vol. 18, Iss. 3. – 172–178.

360. Lisetskii, F. N. Interannual variation in productivity of steppe pastures as related to climatic changes [Electronic resource] / F. N. Lisetskii // Russian Journal of Ecology. – 2007. – Vol. 38, № 5. – P. 311–316. – Mode of access: http://www.academia.edu/3100680/Interannual_variation_in_productivity_of_steppe_pastures_as_related_to_climatic_changes.

361. Loureiro, S. Terrestrial avoidance behavior tests as screening tool to assess soil contamination / S. Loureiro, A. M. V. M. Soares, A. J. A. Nogueira // Environmental Pollution. – 2005. – Vol. 138. – P. 121–131.

362. Mattson, S. The acid-base eonditionin vegatation, Iitler and humus: IV / S. Mattsonand, E. Koutler-Anderson // The strenght of the acidİodsand the relation to nitrogen, lilternitrogen. – Lantbrukshögsk. – 1941. – Ann. 9. – P. 57–73.

363. McClenahen, J. R. Community changes in a deciduous forest exposed to air pollution [Electronic resource] / J. R. McClenahen // Canadian Journal of Forest Research. – 1978. – Vol. 8, Iss. 4. – P. 432–438. – Mode of access: www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/x78-063#.VvWDZtKLTIV.

364. Microbial community structure and pH response in relation to soil organic matter quality in wood-ash fertilized clear-cut or burned coniferous forest soils / E. Bååth, Å. Frostegård, T. Pennanen, H. Fritze // Soil Biology and Biochemistry. – 1995. – Vol. 27, Iss. 2. – P. 229–240.

365. Nodvin, S. C. Simple partitioning of anions and dissolved organic carbon in a forest soil / S. C. Nodvin, C. T. Driscoll, G. E. Likens // Soil Science. – 1986. – Vol. 142. – P. 27–35.

366. Physiological responses of Lemna trisulca L. (duckweed) to cadmium and cooper bioaccumulation / M. N. V. Prasad, P. Malec, A. Waloszek, M. Bojko, K. Strzałka // Plant Science. – 2001. – Vol. 161. – P. 881–889.

367. Plant metallothioneins / B. H. Robinson, A. M. Tommey, C. Kuske, P. J. Jackson // Journal of Biochemistry. – 1993. – Vol. 295. – P. 1–10.

368. Proxy global assessment of land degradation / Z. G. Bai, D. L. Dent, L. Olsson, M. E. Schaepman // Soil Use and Management. – 2008. – Vol. 24, Iss. 3. – P. 223–234. DOI: 10.1111/j.1475-2743.2008.00169.x

369. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors [Electronic resource] / D. Zhang, D. Hui, Y. Luo, G. Zhou // Journal of Plant Ecology. – 2008. – Vol. 1, Iss. 2. – P. 85–93. – Mode of access: http://jpe.oxfordjournals.org/content/1/2/85

370. Reber, H. H. Simultaneous estimates of the diversity and the degradative capability of heavy-metal-effected soil bacterial communities [Electronic resource] / H. H. Reber // Biology and Fertility of Soils. – 1992. – Vol. 139. – P. 181–186. – Mode of access: http://link.springer.com/article/10.1007 %2FBF00336277#page-1.

371. Reduction of decomposition rate of Scots pine needle litter due to heavy-metal pollution [Electronic resource] / M. P. Berg, G. Ekbohm, B. Soderstrom, H. Staaf // Water, Air and Soil Pollution. – 1991. – Vol. 59. – P. 165–177. – Mode of access: http://link.springer.com/article/10.1007 %2FBF00283179.

372. Rosenberg, C. R. Forest composition at varying distances from a coal-burning power plant [Electronic resource] / C. R. Rosenberg, R. J. Hutnik, D. D. Davis // Environmental Pollution. – 1979. – Vol. 19, Iss. 4. – P. 307–317. – Mode of access: http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0013932779901228.

373. Sienkiewicz, J. Effect of heavy-metals industry on plant communities / J. Sienkiewicz [Electronic resource] // The Science of the Total Environment. – 1986. – Vol. 55. – P. 339–349. – Mode of access: http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0048969786901919.

374. Sienhiegwieg, J. Forest соттиnity changes as bloindicators of contатinations / J. Sienhiegwieg // Air pollution and forest decline. Proc. 14th Int Meeting for

Specialist in Air Pollution Effects on Forest Ecosystems. – Birrensdorf, 1989. – Vo1. 1. – P. 245–248.

375. Soil resources regulate productivity and diversity in newly established tallgrass prairie [Electronic resource] / S. G. Baer, J. V. Blair, S. L. Collins, A. K. Knapp // Ecology. – 2003. – Vol. 84, № 3. – P. 724–735. – Mode of access: http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1890/0012-9658(2003)084[0724:SRRPAD]2.0.CO;2/abstract?systemMessage=Wiley+Online+Library+will+be+unavailable+for+up+to+3+hours+on+Saturday+19th+March+2016+from++11 %3A00-14 %3A00+GMT+ %2F+07 %3A00-10 %3A00+EDT+ %2F+19 %3A00-22 %3A00+SGT+for+essential+maintenance.++Apologies+for+the+inconvenience.

376. Soil respiration and soil microbial biomass after fair in a sweet chestnut forest in southern Switzerland / C. Wüthrich, D. Schaub, M. Weber, P. Marxer, M. Conedera // Catena. – 2002. – № 48. – P. 201–215.

377. Species diversity of plant communities from territories anthropogenically contaminated with natural radionuclides [Electronic resource] / E. S. Belykh, T. A. Maystrenko, B. I. Grusdev, O. M. Vakhrusheva, A. V. Kaneva, A. V. Trapeznikov, V. G. Zainullin // Russian Journal of Ecology. – 2015. – Vol. 46, Iss. 5, P. 425–430. – Mode of access: http://download.springer.com/static/pdf/293/art%253A10.1134%252FS1067413615050057.pdf?originUrl=http%3A%2F%2Flink.springer.com%2Farticle%2F10.1134%2FS1067413615050057&token2=exp=1458933732~acl=%2Fstatic%2Fpdf%2F293%2Fart%25253A10.1134%25252FS1067413615050057.pdf%3ForiginUrl%3Dhttp%253A%252F%252Flink.springer.com%252Farticle%252F10.1134%252FS1067413615050057*~hmac=a506170cf8881e56c91b726d837826227ac2fe646650eedbf469bf8ef70d5d57.

378. Stenberg, B. Monitiring soil quality of arable land: microbiological indicators / B. Stenberg // Acta Agriculture Scandinavia. – 1999. – Vol. 49, Iss. 1. – P. 1–24.

379. Swift, M. J. Decomposition in terrestrial ecosystem / M. J. Swift, O. W. Heal, J. M. Anderson. – Oxford : Blackwell Scientific Publication, 1979. – 372 p.

380. The Encyclopedia of World Climatology (Encyclopedia of Earth Sciences Series) / Ed. by Oliver J.E. Springer. Dordrecht, 2005. 854 p.

381. The cascading effects of heather moorland: A test for the top-down control of an ecosystem engineer [Electronic resource] / R. J. Mitchell, C. D. Cambell, S. J. Chapman, G. H. R. Osler, A. J. Vanbergen, L. C. Ross et al. // Journal of Ecology. – 2007. – Vol. 95, № 3. – P. 540–554. – Mode of access: http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2745.2007.01227.x/abstract?systemMessage=Wiley+Online+Library+will+be+unavailable+for+up+to+3+hours+on+Saturday+19th+March+2016+from++11 %3A00-14 %3A00+GMT+ %2F+07 %3A00-10 %3A00+EDT+ %2F+19 %3A00-22 %3A00+SGT+for+essential+maintenance.++Apologies+for+the+inconvenience.

382. The influence of different types of urban land use on soil microbial biomass and functional diversity in Beijing, China [Electronic resource] / D. Zhao, F. Li, Q. Yang, R. Wang, Y. Song, Y. Tao // Soil Use and Management. – 2013. – Vol. 29, Iss. 2. – P. 230–239. – Mode of access: http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/sum.12034/abstract.

383. Tyler, G. Heavy metal pollution and soil enzymatic activity [Electronic resource] / G. Tyler // Plant and Soil. – 1974. – Vol. 41, Iss. 2. – P. 303–311. – Mode of access: http://link.springer.com/article/10.1007/BF00017258.

384. Van Cleve, K. Organic metter quality in relation to decomposition / K. Van Cleve // Soil organisms and decomposition in tundra. Stockholm, 1974. – P. 311–324.

385. Viro, P. J. Investigation on forest litter / P. J. Viro // Comm. Inst. Forest. Fenn. – 1956. – Vol. 45. – № 6.

386. Walker, N. Soil microorganisms and plant protection chemical / N. Walker // Soil biology. – London; New York, 1967.

387. Wang, W. The response of Nitrobacter to toxicity [Electronic resource] / W. Wang // Environment International. – 1984. – Vol. 10, Iss. 1. – P. 21–26. – Mode of access: http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0160412084902277.

388. Williams, S. E. Effect of cadmium ont soil bacteria and actinomyces [Electronic resource] / S. E. Williams, A. C. Volum // Journal of Environmental Quality. – 1981. – Vol. 10. – № 2. – P. 142–144.

389. Zinc, lead and cadmium tolerance, uptake and accumulation by Typha latifolia / Z. H. Ye, A. J. M. Baker, M. H. Wong, A. J. Willis // New Phytologist. – 1997. – Vol. 136. – P. 469–480.

390. Zinc-induced changes in morpho-physiological and biochemical parameters in Artemisia annua / T. Khudsar, Mahmooduzzafar, M. Iqbal, R. K. Sairam // Biologia Plantarum. – 2004. – Vol. 48, Iss. 2. – P. 255–260.

391. Zwoliński, J. Rates of organic matter decomposition in forests polluted with heavy metals / J. Zwoliński // Ecological Engineering. – 1994. – Vol. 3, Iss. 1. – P. 17–26.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Приложение А

Результаты проверки на соответствие закону нормального распределения признаков «надземная и подземная фитомасса» на основании отношения асимметрии к своей ошибке (t_{As}) и эксцесса к ошибке (t_{Ex})

Год	Участки														
	Ф			Б-1			Б-2			И-1			И-2		
	tAs	*tEs*	*H*	*tAs*	*tEs*	*H*	*tAs*	*tEs*	*H*	*tAs*	*tEs*	*H*	*tAs*	*tEs*	*H*
Надземная фитомасса, г / м^2															
2006	1.1197	-0.2990	H_o	1.3909	0.1007	H_o	-0.9375	-0.7572	H_o	4.2497	6.9360	H_a	–	–	–
2009	3.1574	4.1662	H_a	-1.0268	0.3309	H_o	1.4033	0.2022	H_o	2.8589	2.9096	H_o	0.8179	-0.5836	H_o
2010	0.6933	-0.7668	H_o	-1.3618	0.2665	H_o	-0.0476	-0.8258	H_o	2.7595	3.0740	H_a	-0.2617	-1.1014	H_o
2011	1.5879	0.4814	H_o	0.2976	-1.0695	H_o	2.5907	3.0209	H_a	1.1920	0.7236	H_o	2.8515	3.5110	H_a
2012	0.2398	-0.1974	H_o	2.5040	2.9354	H_o	1.8765	0.3700	H_o	-0.5703	0.2527	H_o	0.7579	0.1687	H_o
Подземная фитомасса, г / м^2															
2006	0.9956	0.1423	H_o	0.3865	-1.0615	H_o	1.2952	1.0183	H_o	0.6647	-0.8376	H_o	–	–	–
2009	-0.4383	-0.5821	H_o	1.5634	0.2316	H_o	2.8107	3.1763	H_a	2.7675	3.3070	H_a	0.4081	-0.8588	H_o
2010	2.6244	2.5209	H_o	3.2458	4.4932	H_a	3.4770	4.7913	H_a	0.5770	-0.0383	H_o	-0.2826	0.0136	H_o
2011	0.3324	-0.9227	H_o	-0.4416	-1.4622	H_o	2.6451	3.4049	H_a	0.9199	0.0083	H_o	0.4395	-0.2656	H_o
2012	0.7568	-1.0559	H_o	1.3502	0.5864	H_o	3.2157	3.8802	H_a	1.1446	-0.6033	H_o	1.5393	1.7308	H_o

Приложение Б

Результаты проверки на соответствие закону нормального распределения признаков «надземная и подземная фитомасса» критерием Шапиро – Уилка

Год	Участки														
	Ф			Б-1			Б-2			И-1			И-2		
	W	*p*	*H*	*W*	*p*	*H*	*W*	*p*	*H*	*W*	*p*	*H*	*W*	*p*	*H*
Надземная фитомасса, г / м^2															
2006	0.9012	0.2257	H_o	0.8884	0.1625	H_o	0.9051	0.2491	H_o	0.5752	0.0003	H_a	–	–	–
2009	0.7657	0.0055	H_a	09613	0.8011	H_o	0.9124	0.2975	H_o	0.7499	0.0036	H_a	0.9208	0.3635	H_o
2010	0.9428	0.5848	H_o	0.9017	0.2284	H_o	0.9500	0.6691	H_o	0.8062	0.0172	H_a	0.9349	0.4973	H_o
2011	0.9050	0.2481	H_o	0.9393	0.5449	H_o	0.8351	0.0385	H_a	0.9496	0.6639	H_o	0.8068	0.0175	H_a
2012	0.9632	0.8220	H_o	0.8384	0.0423	H_a	0.8095	0.0189	H_a	0.9711	0.9011	H_o	0.9440	0.5982	H_o
Подземная фитомасса, г / м^2															
2006	0.9217	0.3710	H_o	0.9251	0.4011	H_o	0.9352	0.5009	H_o	0.9112	0.2894	H_o	–	–	–
2009	0.9194	0.3520	H_o	0.8876	0.1591	H_o	0.8007	0.0148	H_o	0.8196	0.0250	H_a	0.9527	0.7000	H_o
2010	0.7743	0.0071	H_a	0.7553	0.0041	H_a	0.6930	0.0007	H_a	0.9704	0.8943	H_o	0.9776	0.9507	H_o
2011	0.9370	0.5204	H_o	0.8570	0.0704	H_o	0.8350	0.0384	H_a	0.9537	0.7126	H_o	0.9707	0.8971	H_o
2012	0.8964	0.2000	H_o	0.9288	0.4361	H_o	0.7104	0.0012	H_a	0.8861	0.1530	H_o	0.8874	0.1587	H_o

Примечание: *W* – критерий Шапиро-Уилка, *p* – уровень значимости; H_0 (H_a) – гипотезы о сходстве (различии) распределений признака с теоретической кривой, соответствующей закону нормального распределения.

Приложение В

Результаты проверки на соответствие закону нормального распределения признака «надземная фитомасса агроботанических групп» на основании отношения асимметрии к своей ошибке (t_{As}) и эксцесса к ошибке (t_{Ex})

Год	Участки														
	Ф			Б-1			Б-2			И-1			И-2		
	tAs	*tEs*	*H*	*tAs*	*tEs*	*H*	*tAs*	*tEs*	*H*	*tAs*	*tEs*	*H*	*tAs*	*tEs*	*H*
Бобовые															
2006	1.4898	-0.6572	H_o	1.6747	-0.4472	H_o	2.3519	1.4395	H_o	4.3768	7.1728	H_a	–	–	–
2009	2.5623	2.5823	H_o	1.6358	-0.3086	H_o	4.2349	6.7663	H_a	4.5499	7.6276	H_a	0.4474	-0.9766	H_o
2010	0,5816	-1.3126	H_o	2.0223	0.8015	H_o	0.6660	-0.8890	H_o	1.0505	-0.6047	H_o	2.2687	0.9601	H_o
2011	4.4918	7.4913	H_a	2.8209	2.6412	H_o	3.1008	4.0075	H_a	4.6547	7.9057	H_a	-0.1894	-1.1321	H_o
2012	1.4190	1.6285	H_o	3.2907	4.5143	H_a	2.8698	3.0464	H_a	2.8273	2.5294	H_o	0.8853	-1.1557	H_o
Злаки															
2006	1.7777	1.8265	H_o	2.8262	2.7010	H_o	1.7172	-0.1335	H_o	1.2932	-0.2678	H_o	–	–	–
2009	3.8718	5.9164	H_a	-0.8832	0.2989	H_o	2.5673	2.8423	H_o	2.9971	3.9917	H_a	1.4858	1.1085	H_o
2010	-0.1833	-0.4166	H_o	0.8161	-0.4328	H_o	2.1581	0.5687	H_o	3.2545	4.4217	H_a	-1.1373	-0.3951	H_o
2011	2.2558	2.3695	H_o	2.8303	2,8102	H_o	0.3703	-1.0432	H_o	1.1004	0.7572	H_o	2.7118	3.1253	H_a
2012	0.5581	-0.9485	H_o	2.3780	1.0594	H_o	2.0824	1.1409	H_o	-0.2497	-1.2318	H_o	0.3840	0.4273	H_o
Разнотравье															
2006	-2.1517	2,7664	H_o	3.2220	4.2656	H_a	1.2034	-0.7825	H_o	2.2921	2.7104	H_o	–	–	–
2009	1,3162	2.2547	H_o	0.0528	-1,4580	H_o	1.8539	0.6038	H_o	2.6703	2.4377	H_o	2.0856	0.3345	H_o
2010	0.5237	-0.9801	H_o	-0.6298	-1.1957	H_o	1.6981	2.3126	H_o	1.1575	-0.1795	H_o	1.0182	-0.4226	H_o
2011	3.2596	4,5858	H_a	1.0149	-1,0954	H_o	2.5772	2.0503	H_o	2.0678	1,0631	H_o	0.7788	-1.1891	H_o
2012	0.8763	-0,7695	H_o	2.6907	2.8895	H_o	1.2217	0.3460	H_o	2.9521	2.9056	H_o	4.4232	7.3032	H_a

Приложение Г

Результаты проверки на соответствие закону нормального распределения признака «надземная фитомасса агроботанических групп» критерием Шапиро – Уилка

Год	Участки														
	Ф			Б-1			Б-2			И-1			И-2		
	W	*p*	*H*	*W*	*p*	*H*	*W*	*p*	*H*	*W*	*p*	*H*	*W*	*p*	*H*
Бобовые															
2006	0.7772	0.0077	H_a	0.7325	0.0022	H_a	0.7535	0.0039	H_a	0.5152	0.0000	H_a	–	–	–
2009	0.8188	0.0245	H_a	0.7839	0.0092	H_a	0.5359	0.0000	H_a	0.4349	0.0000	H_a	0.9210	0.3656	H_o
2010	0.8952	0.1941	H_o	0.8170	0.0233	H_a	0.9215	0.3696	H_o	0.9100	0.2810	H_o	0.7608	0.0048	H_a
2011	0.4793	0.0000	H_a	0.6969	0.0008	H_a	0.7162	0.0014	H_a	0.3657	0.0000	H_a	0.9371	0.5216	H_o
2012	0.8958	0.1967	H_o	0.7398	0.0027	H_a	0.7371	0.0025	H_a	0.7016	0.0009	H_a	0.8308	0.0342	H_a
Злаки															
2006	0.9049	0.2477	H_o	0.6990	0.0009	H_a	0.7547	0.0041	H_a	0.9244	0.3951	H_o	–	–	–
2009	0.6419	0.0002	H_a	0.9607	0.7938	H_o	0.8141	0.0215	H_a	0.7934	0.0121	H_a	0.9390	0.5413	H_o
2010	0.9714	0.9034	H_o	0.9486	0.6518	H_o	0.7339	0.0023	H_a	0.7453	0.0031	H_a	0.8762	0.1179	H_o
2011	0.8690	0.0972	H_o	0.7000	0.0009	H_a	0.9345	0.4931	H_o	0.9420	0.5751	H_o	0.8090	0.0186	H_a
2012	0.9349	0.4981	H_o	0.7289	0.0020	H_a	0.8406	0.0449	H_a	0.8926	0.1817	H_o	0.8444	0.0499	H_a
Разнотравье															
2006	0.8514	0.0603	H_o	0.7421	0.0029	H_a	0.8466	0.0527	H_o	0.8443	0.0497	H_a	–	–	–
2009	0.9046	0.2458	H_o	0.9037	0.2405	H_o	0.8496	0.0576	H_o	0.7757	0.0073	H_a	0.6723	0.0004	H_a
2010	0.9050	0.2483	H_o	0.8648	0.0869	H_o	0.8910	0.1739	H_o	0.8978	0.2074	H_o	0.8592	0.0746	H_o
2011	0.7543	0.0040	H_a	0.8340	0.0374	H_a	0.7683	0.0060	H_a	0.8351	0.0385	H_a	0.8704	0.1011	H_o
2012	0.8957	0.2113	H_o	0.8054	0.0169	H_a	0.9320	0.4683	H_o	0.7144	0.0013	H_a	0.5021	0.0000	H_a

Примечание: обозначение см. табл. Приложение Б.

Приложение Д

Результаты проверки на соответствие закону нормального распределения признака «потенциальная скорость разложения» (% от исходной массы за период) критерием Шапиро – Уилка

Агробо-таниче-ская группа	Участки														
	Ф			Б-1			Б-2			И-1			И-2		
	W	*p*	*H*	*W*	*p*	*H*	*W*	*p*	*H*	*W*	*p*	*H*	*W*	*p*	*H*
Б	0.8731	0.1085	H_o	0.9271	0.4199	H_o	0.9191	0.3494	H_o	0.9395	0.5476	H_o	0.8800	0.1304	H_o
З	0.9121	0.2958	H_o	0.9369	0.5190	H_o	0.8807	0.1329	H_o	0.9286	0.4344	H_o	0.9365	0.5149	H_o
Р	0.7391	0.0026	H_a	0.8428	0.0477	H_a	0.9104	0.2840	H_o	0.9504	0.6735	H_o	0.8874	0.1587	H_o

Примечание: обозначение см. табл. Приложение Б.

Приложение Е

Результаты проверки на соответствие закону нормального распределения признака «актуальная скорость разложения» (% от исходной массы за период) критерием Шапиро – Уилка

Агроботаническая группа	Участки														
	Ф			Б-1			Б-2			И-1			И-2		
	W	*p*	*H*	*W*	*p*	*H*	*W*	*p*	*H*	*W*	*p*	*H*	*W*	*p*	*H*
Первый период															
Б	0.8927	0.1818	H_o	0.8470	0.0536	H_o	0.6463	0.0016	H_a	0.9733	0.9200	H_o	0.9657	0.8626	H_o
З	0.9487	0.6530	H_o	0.8111	0.0198	H_a	0.8057	0.0902	H_o	0.9044	0.2450	H_o	0.9381	0.6522	H_o
Р	0.9499	0.6673	H_o	0.9082	0.2687	H_o	0.8284	0.0571	H_o	0.9714	0.9039	H_o	0.9947	0.8605	H_o
Второй период															
Б	0.9511	0.7016	H_o	0.9459	0.6448	H_o	0.9183	0.5275	H_o	0.9319	0.4672	H_o	0.9626	0.8410	H_o
З	0.9633	0.8231	H_o	0.9265	0.4147	H_o	0.8478	0.1173	H_o	0.9376	0.5265	H_o	0.8463	0.0525	H_o
Р	0.9299	0.4800	H_o	0.9662	0.8666	H_o	0.8597	0.2271	H_o	0.9395	0.5475	H_o	0.9810	0.9703	H_o
Третий период															
Б	0.9323	0.4706	H_o	0.8271	0.0414	H_a	0.8720	0.3055	H_o	0.8963	0.1994	H_o	0.9536	0.7110	H_o
З	0.9300	0.5161	H_o	0.9638	0.8285	H_o	0.9641	0.8365	H_o	0.9412	0.5665	H_o	0.9578	0.7609	H_o
Р	0.9417	0.6000	H_o	0.9136	0.3064	H_o	0.9231	0.4941	H_o	0.8406	0.0448	H_a	0.9015	0.2276	H_o
Четвертый период															
Б	0.9365	0.5143	H_o	0.8732	0.1088	H_o	0.9990	0.9405	H_o	0.9384	0.5358	H_o	0.9817	0.9723	H_o
З	0.9829	0.9789	H_o	0.9298	0.4460	H_o	0.9240	0.5559	H_o	0.9084	0.3430	H_o	0.7371	0.0025	H_a
Р	0.9146	0.3876	H_o	0.9494	0.6617	H_o	0.7846	0.0779	H_o	0.8661	0.1117	H_o	0.8044	0.0229	H_a
Пятый период															
Б	0.7789	0.0117	H_a	0.9710	0.9057	H_o	–	–	–	0.8686	0.0963	H_o	0.9636	0.5492	H_o
З	0.9786	0.9565	H_o	0.7151	0.0021	H_a	–	–	–	0.9408	0.5621	H_o	0.9151	0.3182	H_o
Р	0.9108	0.2863	H_o	0.8878	0.1603	H_o	0.9404	0.6686	H_o	0.9101	0.2813	H_o	0.9797	0.9613	H_o
Шестой период															
Б	0.9372	0.5219	H_o	0.9710	0.9057	H_o	0.8334	0.1769	H_o	0.8177	0.0238	H_a	0.9937	0.9995	H_o
З	0.9360	0.5402	H_o	0.9189	0.4208	H_o	–	–	–	0.9433	0.5907	H_o	0.9186	0.3809	H_o
Р	0.8880	0.1903	H_o	0.9369	0.5499	H_o	0.7492	0.0379	H_a	0.9841	0.9833	H_o	0.9176	0.3727	H_o
Седьмой период															
Б	0.9524	0.7164	H_o	0.9153	0.3928	H_o	–	–	–	0.9815	0.9726	H_o	0.9420	0.5749	H_o
З	0.9713	0.9025	H_o	0.9453	0.6636	H_o	–	–	–	0.9447	0.6068	H_o	0.8975	0.2056	H_o
Р	0.9521	0.6934	H_o	0.8706	0.2688	H_o	–	–	–	0.9256	0.4059	H_o	0.9128	0.3100	H_o

Примечание: обозначение см. табл. Приложение Б.

Приложение Ж

Результаты проверки на соответствие закону нормального распределения суточной скорости разложения (% от исходной массы/сут.) критерием Шапиро – Уилка

Агроботаническая группа	Участки														
	Ф			Б-1			Б-2			И-1			И-2		
	W	*p*	*H*	*W*	*p*	*H*	*W*	*p*	*H*	*W*	*p*	*H*	*W*	*p*	*H*
Первый период															
Б	0.8927	0.1818	H_o	0.8470	0.0536	H_o	0.6463	0.0016	H_a	0.9733	0.9200	H_o	0.9657	0.8626	H_o
З	0.9487	0.6530	H_o	0.8111	0.0200	H_a	0.8057	0.0902	H_o	0.9044	0.2430	H_o	0.9381	0.6522	H_o
Р	0.9499	0.6673	H_o	0.9792	0.9598	H_o	0.8284	0.0571	H_o	0.9714	0.9039	H_o	0.9947	0.8605	H_o
Второй период															
Б	0.9511	0.7016	H_o	0.9459	0.6448	H_o	0.9183	0.5275	H_o	0.9319	0.4672	H_o	0.9626	0.8410	H_o
З	0.9633	0.8231	H_o	0.9265	0.4147	H_o	0.8478	0.1173	H_o	0.9376	0.5265	H_o	0.8463	0.525	H_o
Р	0.9299	0.4800	H_o	0.9662	0.8666	H_o	0.8597	0.2271	H_o	0.9395	0.5475	H_o	0.9810	0.9703	H_o
Третий период															
Б	0.9323	0.4706	H_o	0.8271	0.0414	H_a	0.8720	0.3055	H_o	0.8963	0.1994	H_o	0.9536	0.7110	H_o
З	0.9300	0.5161	H_o	0.9638	0.8285	H_o	0.9641	0.8365	H_o	0.9412	0.5665	H_o	0.9578	0.7609	H_o
Р	0.9417	0.6000	H_o	0.9136	0.3064	H_o	0.9231	0.4941	H_o	0.8406	0.0448	H_a	0.9015	0.2276	H_o
Четвертый период															
Б	0.9365	0.5143	H_o	0.8732	0.1088	H_o	0.9990	0.9405	H_o	0.9384	0.5358	H_o	0.9817	0.9723	H_o
З	0.9829	0.9789	H_o	0.9298	0.4460	H_o	0.9240	0.5559	H_o	0.9084	0.3430	H_o	0.7371	0.0025	H_a
Р	0.9146	0.3876	H_o	0.9494	0.6617	H_o	0.7846	0.0779	H_o	0.8661	0.1117	H_o	0.8044	0.0229	H_a
Пятый период															
Б	0.7925	0.0118	H_a	0.7570	0.0065	H_a	–	–	–	0.8686	0.0963	H_o	0.9336	0.5492	H_o
З	0.9786	0.9565	H_o	0.7151	0.0021	H_a	–	–	–	0.9408	0.5621	H_o	0.9151	0.3182	H_o
Р	0.9108	0.2863	H_o	0.8878	0.1603	H_o	0.9404	0.6686	H_o	0.9101	0.2813	H_o	0.9797	0.9613	H_o
Шестой период															
Б	0.9372	0.5219	H_o	0.9710	0.9057	H_o	0.8834	0.1769	H_o	0.8177	0.0238	H_a	0.9937	0.9995	H_o
З	0.9360	0.5402	H_o	0.9189	0.4208	H_o	–	–	–	0.9433	0.5907	H_o	0.9186	0.3809	H_o
Р	0.8880	0.1903	H_o	0.9362	0.5499	H_o	0.7492	0.0379	H_a	0.9841	0.9833	H_o	0.9176	0.3727	H_o
Седьмой период															
Б	0.9524	0.7164	H_o	0.9153	0.3928	H_o	–	–	–	0.9815	0.9726	H_o	0.9420	0.5749	H_o
З	0.9713	0.9025	H_o	0.9453	0.6636	H_o	–	–	–	0.9447	0.6068	H_o	0.8975	0.2056	H_o
Р	0.9521	0.6934	H_o	0.8816	0.2763	H_o	–	–	–	0.9256	0.4059	H_o	0.9128	0.3010	H_o

Примечание: обозначение см. табл. Приложение Б.