

ДЕГРАДАЦИЯ, ВОССТАНОВЛЕНИЕ И ОХРАНА ПОЧВ

УДК 574.47+504.5:631.46

ВЛИЯНИЕ ДЕРЕВЬЕВ НА СКОРОСТЬ ДЕСТРУКЦИИ ЦЕЛЛЮЛОЗЫ В ПОЧВАХ В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ*

© 2011 г. Е. Л. Воробейчик, П. Г. Пищулин

Институт экологии растений и животных УрО РАН, 620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

e-mail: ev@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 27.01.2010 г.

Исследовано влияние ели и березы на пространственное распределение скорости деструкции чистой целлюлозы в районе Среднеуральского медеплавильного завода, расположенного возле г. Ревда Свердловской обл. (южная тайга). Загрязнение почвы тяжелыми металлами (Cu, Pb, Cd, Zn) снижает скорость деструкции в 2.7 (ельники-пихтарники) – 5.4 (березняки) раза, резко увеличивая ее пространственную вариабельность (коэффициент вариации достигает 80–226%). Деревья в лесу нельзя считать основными детерминантами горизонтальной структуры почвенного микробсообщества, поскольку положение точки относительно ствола объясняет менее 10% общей пространственной дисперсии целлюлозолитической активности. Скорость деструкции целлюлозы больше в ельниках-пихтарниках по сравнению с березняками и в подкروновых участках по сравнению с окнами в древостое. Высказано предположение, что это связано с буферной ролью подстилки, сглаживающей флуктуации влажности. При загрязнении усиливаются различия между хвойными и лиственными биотопами и нивелируются – между подкроновыми участками и окнами в древостое.

ВВЕДЕНИЕ

Анализ влияния деревьев на почву – классическая задача лесного почвоведения [9, 14, 64, 77], тесно связанная с изучением перехвата кронами осадков и изменением их химизма [55, 56], характеристикой влияния деревьев на микроклимат и подчиненные ярусы растительности [12, 15]. Действие деревьев на почвенную биоту изучено менее подробно по сравнению с морфологическими и физико-химическими параметрами почвы. В этом отношении исследованы микроартроподы [16, 50, 52, 60, 69], крупные почвенные животные [34, 67], почвенная микрофлора [1, 19, 23], в том числе ее функциональные параметры [1, 22, 50, 60, 61, 65, 76].

Чаще всего исследования по данной проблеме выполняют на фоновых территориях, не испытывающих сильных антропогенных нагрузок. Мало работ, где бы эдификаторную роль деревьев рассматривали в градиенте загрязнения от точечных источников промышленных выбросов [1, 6, 10, 18, 19, 78, 79]. В то же время недостаток такой информации не позволяет охарактеризовать роль деревьев в условиях техногенного пресса. Подчеркнем, что интерес к изучению техногенных территорий выходит далеко за рамки чисто прикладного значения, связанного с угрозой здоро-

вью человека и охраной природы. Участки, подверженные загрязнению от локальных источников выбросов – это удобный модельный объект для изучения влияния сильных внешних воздействий на экосистемы. Фактически, на них реализованы длительные натурные эксперименты, заложенные помимо воли исследователей в момент пуска предприятия. Результаты таких “непроизвольных” экспериментов перспективны для фундаментальной экологии, поскольку позволяют раскрыть механизмы устойчивости экосистем к стрессирующим факторам, проверить следствия теоретических построений, верифицировать модели реакции на внешние воздействия [5, 53, 54].

Деструкция органического вещества – это ключевой процесс, обеспечивающий возврат биогенов в почву и определяющий продуктивность наземных экосистем [30, 71]. В данной работе рассматривается скорость деструкции чистой целлюлозы, которую часто используют в качестве удобного относительного индекса, характеризующего интенсивность процессов разложения органического вещества в наземных и водных экосистемах [32]. Основные агенты деструкции целлюлозы в бореальных лесах – почвенные и подстилочные сапротрофные грибы, а также целлюлозолитические бактерии [11, 30, 71].

Многими авторами отмечено торможение деструкции органического вещества при загрязнении почвы тяжелыми металлами и соединениями серы [2, 4, 7, 25, 27, 33, 39, 40, 42, 58, 62, 70, 80], в первую очередь связанное с подавлением почвенной биоты. Однако почти нет информации об из-

* Работа выполнена при поддержке РФФИ (07-04-96119, 08-05-00980), программы развития ведущих научных школ (НШ-3260.2010.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279), а также Президиума УрО РАН (проекты 09-И-4-2002 и 09-М-2345-2001).

менении в условиях загрязнения эдификаторной роли деревьев по отношению к организмам-детрукторам.

Цель данной работы — анализ влияния деревьев на целлюлозолитическую активность почвенной микрофлоры в условиях сильного промышленного загрязнения. В ходе работы проверяли рабочую гипотезу, заключающуюся в предположении, что на техногенных территориях воздействие деревьев на биологическую активность почвы ослабевает по сравнению с ненарушенными участками. Гипотеза вытекает из хорошо документированного факта угнетения древесных растений в условиях загрязнения, которое выражается как в уменьшении густоты древостоя, так и изреживании крон [47]. Распределение целлюлозолитической активности исследовано в двух контрастных вариантах биотопов — в хвойных и лиственных лесах.

Изучение эдификаторной роли деревьев обычно базируется на нескольких методических подходах. В первом из них исследуемые показатели регистрируют в большом количестве регулярно расположенных точек опробования с параллельным измерением в каждой точке параметров среды, связанных с деревьями [9, 61, 74]; во втором — сравнивают микроучастки на разном удалении от стволов модельных деревьев [6, 12, 22, 52, 69], в третьем — сопоставляют сомкнутый полог с окнами в древостое [26, 65, 76] или с безлесными территориями [64]. Данная работа базируется на втором и, частично, третьем подходах: использованы представительные выборки модельных деревьев, вокруг которых хорошо выражено влияние фитогенного (в понимании Уранова [15]) или экологического [74] поля и, соответственно, можно в “чистом виде” исследовать градиент его напряженности. Другими словами, вокруг модельного дерева на разном удалении от ствола представлена серия микробиотопов с убывающей напряженностью фитогенного поля (приствольный участок → проекция кроны → окно в древостое). Кроме того, мы сравнивали окно и сомкнутый полог леса.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проведены в районе действия Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), расположенного на окраине г. Ревда Свердловской обл., в 50 км к западу от г. Екатеринбург. Предприятие действует с 1940 г. и считается одним из крупнейших источников атмосферного загрязнения в России: общий объем эмиссии в конце 1980-х составлял более 140 тыс. т/год, к середине 2000-х — уменьшился до 30 тыс. т/год. Основные ингредиенты выбросов — SO_2 и пылевые частицы с сорбированными токсичными элементами (Cu, Pb, Cd, Zn, Fe, As, Hg и др.).

В результате многолетнего воздействия вокруг завода сформировались зоны с различной степенью поражения экосистем, форма которых частично совпадает с преимущественным направлением ветров в данном районе (с запада на восток). Поскольку в восточном направлении градиент загрязнения сильнее растянут и перебивается зоной воздействия от городской агломерации Екатеринбурга, исследования проводили к западу от СУМЗа. Были выбраны два варианта биотопов, широко распространенные в южной тайге Среднего Урала — ельники-пихтарники и вторичные березняки. Почвенный покров исследованных участков представлен сочетаниями горно-лесных бурых, дерново-подзолистых и серых лесных почв, в разной степени трансформированных действием техногенных факторов. По состоянию высшей растительности выделены три зоны нагрузки: импактная (1 км от завода для березняков, 2 км — для ельников-пихтарников), буферная (5 км — для березняков, 4 км — для ельников-пихтарников) и фоновая (20 км — для березняков, 30 км — для ельников-пихтарников).

Подробное описание уровней загрязнения и характера изменения экосистем под влиянием загрязнения приведено ранее [7, 13]. Содержание подвижных форм тяжелых металлов в лесной подстилке на загрязненной территории многократно превышает фоновые уровни: в буферной зоне — в 2 (Zn)—18 (Cu) раз, в импактной — в 3 (Zn)—50 (Cu) раз; кислотность подстилки под действием загрязнения увеличивается на 0.7—1.2 единицы pH [7].

Из многих аспектов техногенной деградации леса отметим угнетение древесного (уменьшение густоты и запаса древостоя, увеличение доли сухостоя, снижение сомкнутости крон) и травяно-кустарничкового (снижение обилия и видового богатства) ярусов, 2—3-кратное увеличение мощности лесной подстилки из-за подавления активности сапротрофного блока почвенной биоты, в первую очередь, крупных почвенных сапрофагов. В импактной зоне, наряду с уменьшением обилия травяно-кустарничкового яруса, увеличивается (местами до 70%) проективное покрытие мхов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Скорость деструкции чистой целлюлозы измеряли по убыли за фиксированный период времени массы экспонируемых в природных условиях стандартных образцов (лабораторная фильтровальная бумага). Бумагу помещали в пакеты размером 5 × 10 см из капроновой сетки с ячейей 0.5 мм; исходная масса образца составляла 3.513 ± 0.009 г (среднее ± ошибка, $n = 2160$) с разбросом 2.752—4.340 г. Пакеты закладывали внутрь лесной подстилки, но не глубже 3—4 см от ее поверхности; если подстилка была очень тонкой, то на ее границе с гумусово-аккумулятивным горизон-

том. При закладке стремились к минимизации нарушений напочвенного покрова. Образцы экспонировали с 28 мая—17 июня по 26—30 сентября 2005 г., то есть период экспозиции составил 104—125 дней. После завершения экспозиции образцы тщательно очищали от частиц почвы и тонких корней с помощью скальпеля и кисточки. Перед взвешиванием исходные и экспонированные образцы сушили в сушильном шкафу при температуре 105°C в течение 2 часов. Все взвешивания выполнены на электронных аналитических весах (HR-120, Япония) с точностью 0.001 г, все расчеты базируются на значениях абсолютно-сухой массы. Скорость деструкции выражали в процентах убыли массы в день.

Образцы целлюлозы экспонировали возле модельных деревьев: в ельнике-пихтарнике — ели (*Picea obovata* Ledeb.), в березняке — березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) или повислой (*B. pendula* Roth.). Основным критерий их подбора — соседство с одной из сторон с окном в пологе леса (но не с крупными лесными полянами или опушками). Для уменьшения мешающих влияний модельные деревья подбирали максимально схожими по габитусу (высота не менее 15 м, диаметр ствола — не менее 15 см для березы и 30 см для ели, хорошо развитая крона без видимых механических повреждений). В каждой зоне нагрузки и варианте биотопа выбрали по 3 участка, на каждом из которых было представлено по 5 модельных деревьев. Расстояние между соседними участками в фоновой и буферной зонах составляло в среднем 400 м (разброс 200—1000 м), в импактной — 300 м (50—1000 м). В пределах участка расстояние между соседними модельными деревьями составляло 10—20 м.

Окружность радиусом 4—6 м от ствола модельного дерева ограничивает круговую площадку, в пределах которой экспонировали 24 пакета с целлюлозой. Точки закладки пакетов располагали в трех вариантах положения относительно ствола: приствольный участок (на расстоянии 0.2—0.4 м от ствола), середина проекции кроны (1.2—1.8 м), окно древостоя (3.8—5.3 м). Кроме того, пакеты располагали с противоположной от окна стороны под сомкнутым пологом леса (2—3 м от ствола). В каждом из четырех вариантов микробиотопов экспонировали по 6 пакетов; для трех вариантов (проекция кроны, окно древостоя, полог леса) точки располагали через 50 см по дуге одинакового радиуса, для приствольного участка — через 25—40 см по кругу возле ствола. Всего экспонировали 2160 пакетов возле 90 модельных деревьев; при изъятии 27 пакетов было утеряно, соответственно, всего выполнено 2133 измерения скорости деструкции.

В качестве показателя, наглядно характеризующего направленность и силу влияния дерева на

распределение скорости, использовали относительную разность (*RD*) между подкроновыми и внекроновыми участками в двух вариантах:

$$RD_1 = \frac{c_i - w_i}{c_i + w_i} \times 100 \quad \text{и} \quad RD_2 = \frac{f_i - w_i}{f_i + w_i} \times 100,$$

где c_i — значение параметра под кроной на i -й круговой площадке (то есть средняя величина для приствольного участка и проекции кроны), w_i — значение параметра в окне древостоя на i -й площадке, f_i — значение параметра под пологом леса на i -й площадке. Относительная разность лежит в диапазоне от -100% (когда параметр под кроной или под пологом равен нулю) до $+100\%$ (когда параметр в окне древостоя равен нулю). Данный показатель из-за симметричности вклада положительных и отрицательных разностей признан лучшим для решения аналогичной задачи — характеристики взаимодействия между видами в сообществе [24].

При статистическом анализе выборки формировали двумя способами: в первом случае в качестве учетной единицы рассматривали индивидуальный образец, во втором — круговую площадку (среднее арифметическое для 6 или 24 образцов). При проведении дисперсионных анализов для преобразования переменной использовали извлечение квадратного корня (точное значение параметра преобразования Бокса-Кокса для разных вариантов формирования выборки равно 0.49—0.61). Разделение дисперсии на компоненты выполнили по Снедекору.

Характеристика погодных условий основывается на данных ближайшей метеостанции (г. Ревда) по восьми измерениям в сутки (предоставлены Всероссийским НИИ гидрометеорологической информации, г. Обнинск).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Погодные условия периода экспозиции. Распределение по месяцам количества осадков существенно отличается от средне-многолетней картины (рис. 1А). В июне осадков выпало на 78.3 мм больше (причем более половины приходилось на два ливневых дождя в первую неделю месяца), а в июле, августе и сентябре — на 49.5, 4.3 и 30.1 мм соответственно меньше нормы (суммарно за эти три месяца — на 83.9 мм меньше нормы). В июне—сентябре 2005 г. осадков не было 61 день, тогда как обычно этот показатель равен 51 дню.

Температурные условия 2005 г. близки к средним многолетним (рис. 1Б). Средняя температура августа и сентября была выше многолетней средней на 1.1 и 1.3°C соответственно. При этом для 27 из 125 дней экспозиции максимальная температура воздуха была выше 25°C. Гидротермиче-

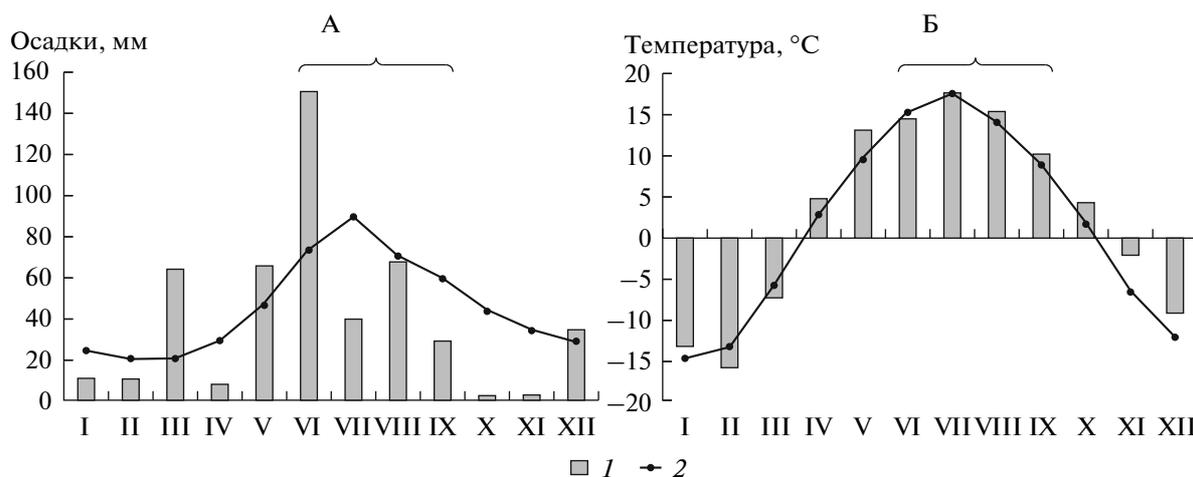


Рис. 1. Месячная сумма осадков (А) и среднемесячная температура воздуха (Б) в районе исследований: 1 – данные 2005 г., 2 – многолетние данные (1959–2008 гг.). Римские цифры – порядковый номер месяца. Фигурной скобкой показан период экспозиции целлюлозы.

ский коэффициент Селянинова (отношение суммы осадков к сумме температур выше 10°C, уменьшенной в 10 раз) для всего периода экспозиции составил 1.80, а для июля–сентября – всего 1.15, что ниже средних многолетних величин (1.94 и 2.02 соответственно). Следовательно, период экспозиции целлюлозы в 2005 г. можно охарактеризовать как теплый, но неоднородный по распределению осадков и относительно засушливый на протяжении большей его части.

Биотопические различия. Наибольшая скорость деструкции целлюлозы зарегистри-

рована в ельнике-пихтарнике фоновой зоны, наименьшая – в березняке импактной зоны (табл. 1). На основании результатов трехфакторного дисперсионного анализа (учетная единица – круговая площадка) можно прийти к заключению о значимом влиянии на скорость всех трех рассматриваемых факторов: зоны нагрузки ($F_{2;334} = 215.4$, $p \leq 0.0001$, объясняет 60.0% общей дисперсии в рамках всего диапазона изменчивости), варианта биотопа ($F_{1;334} = 19.9$, $p < 0.0001$, 3.5% дисперсии) и варианта положения относительно ствола ($F_{3;334} = 3.7$, $p = 0.0126$, 1.0% дисперсии).

Таблица 1. Скорость деструкции целлюлозы (% в день) в разных биотопах, зонах нагрузки и вариантах положения относительно ствола дерева

Вариант микробиотопа	Зона нагрузки		
	фоновая	буферная	импактная
	Ельник-пихтарник		
I	0.52 ± 0.02 (0.01–0.76) [90]	0.46 ± 0.03 (0.00–0.82) [85]	0.17 ± 0.01 (0.02–0.69) [90]
II	0.54 ± 0.01 (0.22–0.77) [88]	0.39 ± 0.03 (0.01–0.82) [83]	0.16 ± 0.02 (0.00–0.80) [90]
III	0.44 ± 0.02 (0.08–0.81) [90]	0.26 ± 0.02 (0.01–0.80) [90]	0.18 ± 0.02 (0.01–0.74) [90]
IV	0.53 ± 0.01 (0.13–0.81) [90]	0.37 ± 0.03 (0.00–0.79) [84]	0.25 ± 0.02 (0.00–0.77) [90]
V	0.51 ± 0.01 (0.01–0.81) [358]	0.37 ± 0.01 (0.00–0.82) [342]	0.19 ± 0.01 (0.00–0.80) [360]
	Березняк		
I	0.49 ± 0.02 (0.10–0.84) [90]	0.39 ± 0.02 (0.04–0.86) [89]	0.07 ± 0.01 (0.00–0.40) [90]
II	0.49 ± 0.02 (0.16–0.86) [90]	0.34 ± 0.02 (0.02–0.81) [89]	0.14 ± 0.03 (0.00–0.94) [89]
III	0.44 ± 0.02 (0.14–0.86) [89]	0.30 ± 0.02 (0.04–0.83) [88]	0.08 ± 0.02 (0.00–0.91) [90]
IV	0.50 ± 0.02 (0.12–0.86) [90]	0.39 ± 0.02 (0.05–0.86) [90]	0.07 ± 0.01 (0.00–0.57) [89]
V	0.48 ± 0.01 (0.10–0.86) [359]	0.36 ± 0.01 (0.02–0.86) [356]	0.09 ± 0.01 (0.00–0.94) [358]

Примечание. Здесь и в табл. 2 варианты микробиотопов: I – приствольный участок, II – проекция кроны, III – окно в пологом древостое, IV – полог леса, V – все варианты. Приведено среднее ± ошибка, в круглых скобках – минимальное и максимальное значение, в квадратных скобках – количество образцов, учетная единица – образец.

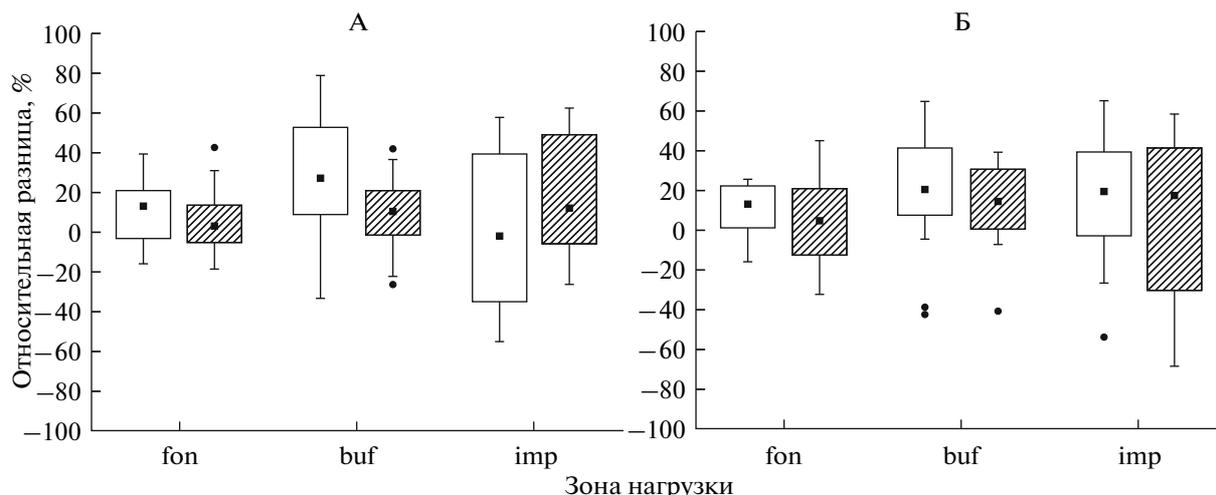


Рис. 2. Относительная разница (*RD*) скорости деструкции между подкроновым участком и окном (А), между пологом леса и окном (Б) в ельниках-пихтарниках (пустые прямоугольники) и березняках (заштрихованные прямоугольники) в фоновой (*fon*), буферной (*buf*) и импактной (*imp*) зонах нагрузки. Учетная единица – круговая площадка ($n = 15$). Здесь и на рис. 4: залитый квадрат – медиана, прямоугольник – верхний и нижний квартили, вертикальные линии – размах без учета выбросов, залитые точки – выбросы (отстают от квартилей более, чем на величину межквартильного размаха).

В фоновой зоне во всех вариантах положения относительно ствола средняя скорость деструкции выше в ельниках-пихтарниках по сравнению с березняками, но разница не превышает 0.05% в день. С ростом загрязнения разница между вариантами биотопов сохраняет знак и увеличивается: в буферной зоне она достигает 0.07% в день, в импактной – 0.18% в день; взаимодействие факторов “зона нагрузки \times вариант биотопа” значимо ($F_{2, 334} = 12.1, p < 0.0001$). Загрязнение существенно снижает интенсивность деструкционных процессов: для ельников-пихтарников средняя скорость в импактной зоне в 2.7 раза меньше по сравнению с фоновой, для березняков разница выражена еще сильнее (5.4 раза); скорость в буферной зоне в 1.4 раза меньше по сравнению с фоновой в обоих вариантах биотопов.

Микробиотопические различия. Если исключить из рассмотрения полог леса, значимые различия между микробиотопами по скорости деструкции наблюдаются только в ельнике-пихтарнике фоновой (однофакторный дисперсионный анализ, учетная единица – круговая площадка, $F_{2, 42} = 3.3, p = 0.0463$) и буферной ($F_{2, 42} = 5.5, p = 0.0079$) зон; в остальных случаях влияние положения относительно ствола незначимо ($F_{2, 42} = 0.3–1.1, p = 0.35–0.73$). Наибольшая величина микробиотопических различий зарегистрирована в ельнике-пихтарнике буферной зоны (табл. 1): в окне древостоя по сравнению с приствольным участком скорость меньше на 0.20% в день, по сравнению с проекцией кроны – на 0.13% в день; для фоновой зоны соответствующие величины составляют 0.08 и 0.11% в день. В березняке абсо-

лютные различия между микробиотопами выражены слабее по сравнению с ельниками-пихтарниками: в фоновой и буферной зонах скорость в окне на 0.04–0.09% в день ниже, чем под кроной. В импактной зоне и в ельниках-пихтарниках, и в березняках различия между вариантами положения относительно ствола, практически, отсутствуют. Сходные закономерности наблюдаются при сравнении окна в древостое и сомкнутого полога леса.

Относительная разница между подкроновыми и внекроновыми участками во всех зонах нагрузки изменяется в очень широких пределах, принимая как положительные, так и отрицательные значения; при этом медиана *RD* близка к нулю (максимально составляет 27%), а разброс достигает более половины от всего потенциально возможного диапазона изменений показателя (рис. 2). Высокая изменчивость обуславливает отсутствие значимых различий *RD* между зонами и вариантами биотопов (тест Краскела-Уоллиса, $H(2, 44) = 1.3–5.1, p = 0.08–0.52$).

Пространственное варьирование. Размах скорости в градиенте загрязнения меняется менее сильно по сравнению со средними величинами (табл. 1). Максимальные значения близки во всех зонах, включая импактную, достигая 0.80–0.94% в день, что соответствует почти 100%-му разложению исходного образца. Нулевая скорость, соответствующая абсолютному отсутствию разложения субстрата (в пределах ошибки измерений), зарегистрирована только в буферной и импактной зонах, тогда как в фоновой зоне минимальные скорости составляют 0.01–0.22% в день.

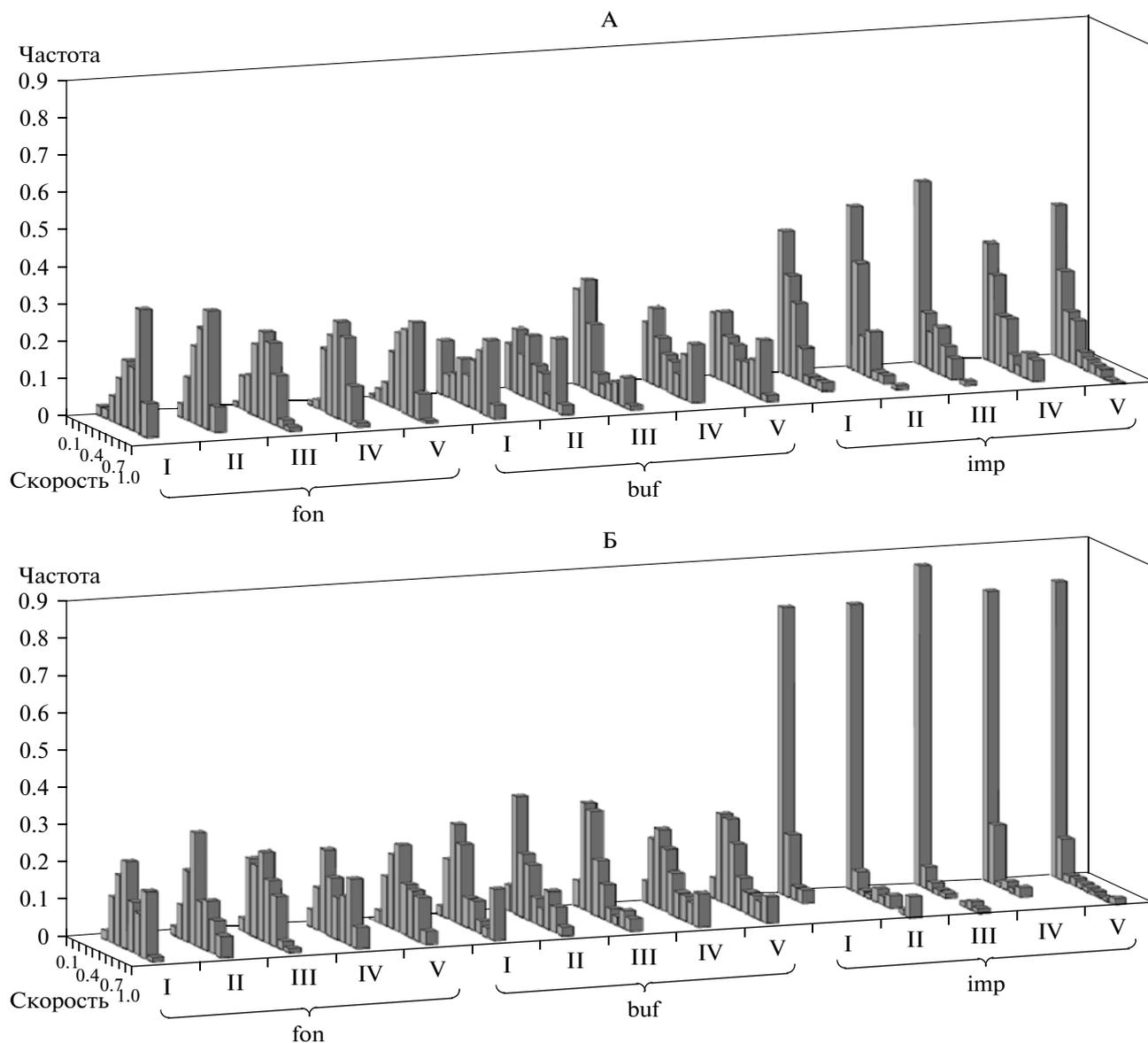


Рис. 3. Частотные распределения скорости деструкции целлюлозы (% в день) в ельнике-пихтарнике (А) и березняке (Б) в фоновой (fon), буферной (buf) и импактной (imp) зонах нагрузки. Учетная единица – образец (*n* приведено в табл. 1). Варианты микробиотопов: I – пристволный участок, II – проекция кроны, III – окно в пологе древостоя, IV – полог леса, V – все варианты.

Хотя диапазон изменчивости скорости относительно постоянен в градиенте загрязнения, форма частотных распределений кардинально различается между зонами нагрузки (рис. 3, табл. 2). При переходе от фоновой зоны к импактной симметричные или слабо правосторонние распределения “перетекают” в резко левосторонние (соответственно асимметрия меняет знак с отрицательного на положительный). В ряде случаев (ельник-пихтарник буферной зоны, березняк фоновой и буферной зон) хорошо выражена двухвершинность распределений (отрицательный эксцесс), свиде-

тельствующая о почти равной представленности в выборке как низких, так и высоких значений.

Загрязнение вызывает существенное увеличение относительного варьирования скорости деструкции (табл. 2). Коэффициент вариации, рассчитанный по выборке из индивидуальных значений, свидетельствует об умеренном варьировании в фоновой зоне (23–40%), сильном – в буферной (54–85%) и очень сильном – в импактной (80–226%). Значения коэффициента вариации, рассчитанного по выборке из усредненных значений, меньше (18–33% в фоновой зоне), но также достигают высокого уровня в буферной (36–63%) и особенно импактной (50–

Таблица 2. Параметры эмпирических частотных распределений скорости деструкции в разных зонах нагрузки, вариантах биотопов и микробиотопов

Зона нагрузки	Микробиотоп	Ельник-пихтарник			Березняк		
		Cv	As	Ex	Cv	As	Ex
Учетная единица – образец							
Фоновая	I	31.98	-0.81**	0.31	37.03	0.11	-0.93**
	II	23.02	-0.58**	-0.20	33.88	0.38	-0.45
	III	36.75	-0.21	-0.62	34.57	0.22	-0.56
	IV	25.50	-0.27	-0.30	39.86	0.13	-1.15**
	V	30.13	-0.57**	-0.09	36.85	0.25*	-0.77**
Буферная	I	54.01	-0.43*	-1.13**	58.82	0.85**	-0.40
	II	62.09	0.27	-1.27**	65.26	0.78**	-0.65*
	III	85.99	1.14**	0.03	64.51	1.29**	1.13*
	IV	68.63	0.26	-1.34**	58.79	0.67**	-0.68*
	V	68.28	0.28*	-1.35**	62.30	0.87**	-0.31
Импактная	I	80.80	1.43**	2.16**	122.23	2.17**	5.06**
	II	96.69	1.56**	3.27**	182.89	2.13**	3.26**
	III	93.83	1.05**	0.21	227.51	3.66**	13.05**
	IV	86.80	1.10**	0.19	151.76	2.93**	9.40**
	V	91.79	1.36**	1.51**	194.85	3.38**	11.63**
Учетная единица – круговая площадка ($n = 15$)							
Фоновая	I	23.56	-0.52	-0.07	25.63	0.18	-1.44*
	II	18.99	-0.56	-0.81	24.19	1.64**	4.07**
	III	27.81	-0.29	0.55	27.39	0.07	-0.40
	IV	20.24	-0.60	0.50	34.12	0.22	-1.27
	V	16.44	-1.75**	4.47**	19.63	0.43	-0.19
Буферная	I	37.14	-0.89*	-0.64	53.10	1.21*	0.90
	II	47.50	0.33	-0.29	54.63	1.00*	-0.02
	III	65.01	0.76	-0.77	56.20	2.01**	5.25**
	IV	55.59	0.07	-0.81	50.66	1.01*	0.59
	V	36.62	0.40	-0.10	46.53	1.48**	2.55**
Импактная	I	50.84	0.49	-0.82	95.54	1.63**	2.12**
	II	72.74	0.58	-0.71	183.54	2.39**	5.41**
	III	75.62	1.00*	-0.10	187.94	3.08**	9.97**
	IV	69.49	1.45**	2.67**	146.46	2.95	9.82**
	V	48.60	0.63	-1.27	139.36	1.96**	2.97**

Примечания. Cv – коэффициент вариации, As – асимметрия, Ex – эксцесс; значимость отличий от нуля: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$. Количество образцов приведено в табл. 1.

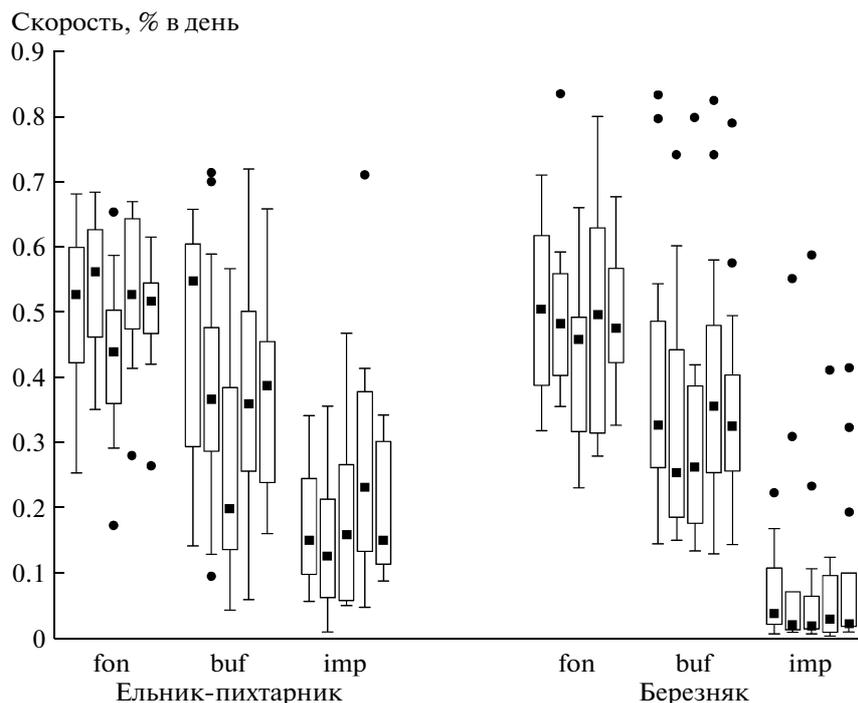


Рис. 4. Скорость деструкции целлюлозы в фоновой (fon), буферной (buf) и импактной (imp) зонах нагрузки. Учетная единица – круговая площадка ($n = 15$). В каждой группе слева направо: приствольный участок, проекция кроны, окно в пологе древостоя, полог леса, среднее по всем вариантам микробиотопов.

177%) зонах. Столь большие значения коэффициента вариации обусловлены сохранением размаха изменчивости при снижении средней скорости, что наблюдается даже при рассмотрении усредненных величин в пределах круговых площадок (рис. 4). Относительное варьирование скорости либо одинаково в разных вариантах микробиотопов, либо выше в

окне древостоя (ельник-пихтарник фоновой и буферной зон, березняк импактной зоны).

Компоненты пространственной дисперсии. Вклад деревьев в микромасштабное пространственное варьирование целлюлозолитической активности количественно можно оценить путем разложения общей пространственной дисперсии на компоненты. Используемая нами методическая схема позволяет разделить дисперсию на три компонента: связанную с положением точки относительно ствола дерева, связанную с различием между отдельными деревьями, остаточную. Первый из них может быть интерпретирован как влияние градиента фитогенного поля дерева на распределение активности, второй характеризует пространственную неоднородность (пятнистость) в масштабе зоны нагрузки, третий – не связанную с рассмотренными факторами изменчивость, обусловленную действием случайных причин.

По результатам двухфакторных дисперсионных анализов положение относительно ствола и различия между деревьями во всех случаях значительно влияют на распределение скорости (чаще всего $p \leq 0.0001$, как минимум $p < 0.03$). Однако степень влияния этих факторов различна. Положение относительно ствола во всех зонах объясняет очень небольшую долю пространственной дисперсии (рис. 5): не более 9.5% в ельнике-пихтарнике и 3.5% в березняке. В ельниках-пихтарниках



Рис. 5. Компоненты пространственной дисперсии скорости деструкции целлюлозы в разных биотопах в фоновой (fon), буферной (buf) и импактной (imp) зонах нагрузки. Дисперсия, обусловленная: 1 – положением точки опробования относительно ствола дерева, 2 – различиями между деревьями, 3 – влиянием неучтенных факторов (остаточная дисперсия).

этот показатель снижается при переходе от фоновой и буферной зон к импактной, в которой он достигает минимального значения (4%); в березняках такого тренда нет. Существенно большая доля пространственной дисперсии связана с различиями между отдельными деревьями: в ельниках-пихтарниках во всех зонах нагрузки этот фактор объясняет около 26–27% варьирования, в березняках — от 23% в фоновой зоне до 56% в импактной. Во всех вариантах биотопов и зон основная часть пространственной дисперсии (42–75%) не связана с действием рассматриваемых факторов.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Пик обилия микромицетов, играющих в борельных лесах основную роль в деструкции растительного опада, приурочен к лесной подстилке [11, 30]. Соответственно, использованный в нашей работе вариант закладки образцов целлюлозы (внутри данного горизонта) позволяет оценить максимальную для всего почвенного профиля скорость деструкции; кроме того, он лучше имитирует микроклиматические условия, при которых протекает разложение, по сравнению с другим часто практикуемым способом, при котором образцы размещаются на поверхности подстилки.

Прямое сопоставление полученных абсолютных значений скорости деструкции чистой целлюлозы с данными других авторов затруднено различиями в условиях эксперимента (начальная масса образца, длительность экспозиции, глубина закладки и т.д.). Тем не менее, наши оценки средней скорости в фоновой зоне (0.44–0.54% в день) близки к величинам, которые приводят другие авторы для длительности экспозиции менее года. Так, в фоновых биотопах Силезии скорость деструкции чистой целлюлозы была равна 0.45–1.70% в день (56 дней экспозиции) [28], в дубравах и буковых лесах Кавказа — 0.51–0.57% в день (98–129 дней) [38], в буковых и смешанных лесах низкогорий Карпат — 0.50–1.39% в день (70 дней) [36], в посадках березы на вересковых пустошах Шотландии — 0.50–0.62% в день (120 дней) [60].

Средние скорости деструкции целлюлозы в импактной зоне (0.06–0.25% в день) близки к значениям, полученным нами ранее для района СУМЗа (0.03–0.30% в день) [4]. Они соответствуют величинам, которые регистрируют в пессимальных условиях естественного происхождения, например, в каменистой тундре Шпицбергена (0.04–0.09% в день) [29], пустынях и степях Прикаспийской низменности (0.20–0.35% в день) [38], высокогорьях Карпат (0.31–0.62% в день) [36].

Наша интерпретация обсуждаемых ниже результатов базируется на доминирующей в почвенной биологии точке зрения, согласно которой

разложение органического вещества в природных условиях определяют три группы факторов — качество субстрата, физико-химические условия местообитания и активность почвенной биоты [30, 71]. Использование в данной работе чистой целлюлозы, то есть стандартизированного однородного материала, позволило исключить влияние первой из них; следовательно, различия между локалитетами определяются оставшимися двумя. Во многих работах показано, что среди физико-химических параметров основная роль принадлежит температуре и влажности, тогда как роль других факторов (кислотность, обеспеченность биогенами и др.) менее значительна [11, 71]. В области низких значений влажность более важна, чем температура [31, 35].

Вряд ли вызывает сомнение, что ингибирование деструкции в импактной зоне возле СУМЗа, как и возле других источников выбросов [27, 33, 39, 40, 58, 62, 70, 80] связано, прежде всего, с экстремально высоким содержанием тяжелых металлов, токсичность которых усилена повышенной кислотностью. Хотя минимально действующие концентрации конкретного металла, при которых у почвенных микроорганизмов регистрируют отрицательные эффекты, по данным разных авторов могут различаться на два — три порядка величины [25, 42], отмеченные в импактной зоне уровни загрязнения [2, 4, 6] во всех случаях значительно их превышают. Дополнительным фактором выступает деградация растительности, из-за чего меняются микроклиматические условия местообитания.

Общепринято, что скорость разложения растительного опада выше в лиственных лесах по сравнению с хвойными [30, 71]. Однако по скорости деструкции чистой целлюлозы мы зарегистрировали противоположное соотношение биотопов, хотя абсолютная разница и невелика (табл. 1). Аналогичную ситуацию отмечали также другие авторы [20, 45]. Скорее всего, это связано с более благоприятными для функционирования микромицетов микроклиматическими условиями, которые складываются в отдельные годы в хвойных лесах: логично предположить, что в относительно засушливый 2005 г. влажность подстилки была выше, а ее динамика — стабильней в ельниках-пихтарниках по сравнению с березняками. Кроме того, нельзя исключить и того, что “привыкшие” к труднорастворимому хвойному субстрату микромицеты ельников-пихтарников быстрее утилизируют свободную от лигнина, монотерпенов и других фенольных соединений чистую целлюлозу по сравнению с “избалованными” легкоразлагаемым лиственным опадом микромицетами березняков. Косвенно об этом свидетельствуют данные о большей эффективности утилизации легкодоступного углерода микро-

организмами хвойных лесов по сравнению с лиственными [63].

Деревья в лесу — это эффективно функционирующие “экосистемные инженеры” [49], существенно меняющие вокруг себя физические и химические параметры среды. Исходя из этого, можно было бы ожидать, что деревья будут мощными детерминантами горизонтальной структуры почвенного микробиоценоза. Однако этого нет: даже в фоновых условиях положение точки относительно ствола объясняет очень небольшую долю пространственной дисперсии (рис. 5). Это свидетельствует о том, что либо деревья вокруг себя меняют среду в слишком узком диапазоне, чтобы лимитировать распространение и развитие микромикробов, либо влияние распространяется на всю территорию биотопа, включая межкрупные участки.

Зарегистрированный нами знак разницы скоростей деструкции между подкрупными участками и окнами в древостое также противоположен ожидаемому. Как правило, под кронами деревьев ниже влажность почвы, выше кислотность, а также содержание полифенольных соединений, макроэлементов и тяжелых металлов [6, 9, 12, 14, 55, 56, 64, 69, 75, 77]. Учитывая такое распределение факторов, мы предполагали, что целлюлозолитическая активность также будет ниже под кронами. Дополнительным основанием для этого была и распространенная точка зрения, согласно которой в условиях повышенного регионального загрязнения среды подкрупные участки, из-за стволового и крупного стока, можно рассматривать как модели для изучения действия поллютантов на почву [18, 34, 52, 67, 69, 75]. Кроме того, результаты натуральных экспериментов по установке специальных навесов под пологом леса, имитирующих влияние крон, свидетельствуют, что из-за уменьшения поступления атмосферных осадков и температуры почвы происходило снижение скорости разложения растительного опада [43]. Однако наши результаты говорят об обратном: подкрупные и межкрупные микробиотопы либо не различались по скорости деструкции (в лиственном лесу), либо скорость была выше под кронами (в хвойном лесу).

Литературные данные относительно влияния деревьев на активность деструкторов противоречивы. В ряде работ отмечали снижение активности под кронами по сравнению с окнами в древостое. Так, в хвойных лесах Японии скорость разложения растительного опада была ниже возле ствола дерева [50]. Аналогичные результаты получены в буковых лесах Австрии [52], а также (с использованием чистой целлюлозы) в дубравах, ельниках и сосняках Европейской части России [20]. Трофическая активность крупных почвенных сапрофагов также была сильно снижена возле стволов деревьев в буковых лесах Германии [67] и дубравах Франции [34]. В буковых лесах Дании

[65] и Германии [26] скорость разложения опада была несколько больше в специально сформированных окнах в древостое.

В других случаях, наоборот, более высокую целлюлозолитическую активность регистрировали под кронами. Так, в горах Таймыра разложение чистой целлюлозы и растительного опада было намного интенсивней (в 1.7–4.5 раза) в приствольных участках лиственницы и березы по сравнению с межкрупными пространствами [22]. Чистая целлюлоза разлагалась быстрее под отдельно растущими березами по сравнению с безлесными пространствами вересковых пустошей в Шотландии [60]. В субтропических лесах Китая максимальная скорость деструкции листьев была зарегистрирована под пологом по сравнению с окнами в древостое [76].

Но даже слабое влияние деревьев, наблюдаемое в фоновой зоне СУМЗа, сменилось почти полным отсутствием такового в импактной зоне. Это можно рассматривать как подтверждение нашей рабочей гипотезы о снижении эдификаторной роли деревьев на техногенных территориях. Литературные данные об изменении влияния деревьев на почвенную биоту в условиях загрязнения немногочисленны и противоречивы. На Кольском полуострове под действием полиметаллического загрязнения выявили нивелирование различий в биомассе микроорганизмов между подкрупными и межкрупными микрочастками [1, 19], которые были хорошо выражены в ненарушенных лесах [23]. В противоположность этому, в ельниках-пихтарниках импактной зоны СУМЗа обилие коллембол было выше возле стволов деревьев по сравнению с окнами в древостое, тогда как на фоновой территории различий между этими микробиотопами нет [16]. В Швейцарии при повышенном уровне кислотных выпадений скорость разложения листьев бука была несколько выше возле стволов деревьев по сравнению с окнами в древостое, а при отсутствии загрязнения микробиотопы почти не различались [69].

Обсуждая возможные причины различий как между хвойными и лиственными биотопами, так и между подкрупными и межкрупными микрочастками, следует обратить внимание на буферную роль подстилки, гасящую резкие колебания температуры и влажности; чем больше мощность подстилки, тем эффективнее работает такой буфер. В районе исследований подстилка в ельниках-пихтарниках в два раза более мощная по сравнению с березняками [3, 7]. В приствольных участках мощность подстилки в 3–4 раза выше по сравнению с окнами в древостое в обоих вариантах биотопов [6]. Следовательно, можно предположить, что в периоды жаркой сухой погоды в локалитетах с более мощной подстилкой складываются и более благоприятные условия увлажнения. Прямые измерения свидетельствуют о меньших флуктуациях влажности почвы под пологом леса по сравнению с открытыми участками [48].

Ведущее значение для разложения органического вещества имеет динамика именно влажности, а не температуры. Так, в лабораторных экспериментах показано, что скорость деструкции растительного материала при постоянной влажности не различалась в вариантах с постоянной и флуктуирующей температурой [72, 73]; в то же время манипуляции, сглаживавшие колебания влажности, положительно сказывались на скорости деструкции [73]. В полевых экспериментах иногда отмечали “странное” влияние размера ячеек на разложение целлюлозы [2, 45] и опада [68]: более высокую скорость регистрировали в пакетах с мелкой, а не крупной ячейкой. Скорее всего, это связано с тем, что в первом варианте стабильнее условия увлажнения и, соответственно, длиннее период активности деструкторов [57]. Не исключено, что сглаживание флуктуаций влажности смещает видовой спектр микромицетов [59]. В определенном отношении результаты этих экспериментов моделируют ситуацию с разной мощностью подстилки.

Помимо роли микроклиматических факторов, определенный вклад в различия между микробиотопами может вносить распределение мхов, метаболиты которых ингибируют развитие микромицетов. Обычно в ельниках моховой покров сильнее развит в окнах древостоя [10, 12], что усиливает пессимальность межкрупных пространств.

Особого внимания заслуживает факт резкого увеличения пространственной вариабельности целлюлозолитической активности в условиях промышленного загрязнения, которое наблюдается в двух рассмотренных нами масштабах — и на уровне отдельных образцов, и круговых площадок. На наш взгляд, это ключевой момент, затуманивающий влияние деревьев на распределение активности деструкторов.

Ранее нами был описан феномен формирования “очаговой” пространственной структуры деструкционного процесса в условиях промышленного загрязнения [2], который заключается в том, что на импактных территориях, при почти полном блокировании деструкции, сохраняются локусы (“очаги”) с такой же высокой активностью, которая характерна для фоновых местообитаний. Из дифференциации пространства на участки с очень низкой и очень высокой скоростями закономерно следует резкое увеличение коэффициента вариации. Показано, что характерный размер “очагов” высокой активности составляет единицы — десятки сантиметров, а их пространственная локализация постоянна в течение вегетационного сезона [4]. Такая пространственная структура свидетельствует об устойчивости, по крайней мере, некоторых видов микромицетов, к высоким уровням загрязнения, что обеспечивается многочисленными механизмами защиты от токсического действия тяжелых металлов [17, 25, 41, 42].

Величина скорости деструкции целлюлозы в конкретной точке пространства зависит от трех факторов: 1) наличия спор и/или мицелия в этой точке, 2) способности спор/мицелия к прорастанию/росту, 3) собственно интенсивности разложения заселенного образца целлюлозы гидролазными ферментами. Соответственно, увеличение пространственного варьирования целлюлозолитической активности может быть связано как с неравномерностью распределения микромицетов или их интерференцией с другими группами почвенной биоты [51], так и с пространственным варьированием физико-химических параметров подстилки, влияющих на метаболизм микробов. Мы предложили следующий механизм для объяснения феномена “очаговой” пространственной структуры [2, 4]. Известно, что почвенные микромицеты формируют колонии в благоприятных для их развития локусах, а при их отсутствии могут активно преодолевать пессимальные участки с помощью мицелиальных тяжей [11, 17, 66]. Каждый из экспонированных образцов целлюлозы, при прочих равных условиях, — это потенциальный благоприятный локус для микромицетов, при “обнаружении” которого происходит его активная колонизация и дальнейшая почти полная утилизация. При химическом загрязнении элиминируются чувствительные виды микромицетов, уменьшается количество активного мицелия, нарушается жизненный цикл [17], из-за чего падает общий колонизационный потенциал микромицетов, и основная часть образцов остается не заселенной. Поэтому в условиях загрязнения пространственное распределение скорости деструкции чистой целлюлозы в конце периода экспозиции — это, в первую очередь, отражение процесса колонизации, то есть сочетание успешно заселенных и не заселенных микромицетами образцов целлюлозы, а не распределение собственно скорости утилизации одномоментно заселенных субстратов. В фоновых же условиях большинство образцов оказываются заселенными в начальный период экспозиции, и распределение скоростей характеризует, прежде всего, распределение метаболической активности микромицетов. Принципиально, что колонизация — это, в значительной степени, стохастический процесс. Если справедлив предложенный механизм, не вызывает удивления тот факт, что на пространственное распределение целлюлозолитической активности микромицетов очень слабо влияет градиент напряженности фитогенного поля дерева.

Высокая вариабельность скорости в другом пространственном масштабе — круговых площадок — может определяться как микрорельефом, так и особенностями отдельных деревьев, размер и структура кроны которых обуславливают микроклиматические различия между конкретными локалитетами. Дополнительным фактором может быть антибиотическое действие продуктов метаболизма деревьев. Показано, что у хвойных со-

став и количество вторичных метаболитов, в частности монотерпенов, контролируются генетически и сильно различаются между отдельными деревьями, что может влиять на структуру подчиненных ярусов растительности [46]. Учитывая хорошо выраженное фунгицидное и бактерицидное действие монотерпенов, можно предположить, что данный фактор вносит определенный вклад в различия активности деструкторов между отдельными деревьями [44].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Загрязнение среды выбросами медеплавильного завода в 3–5 раз уменьшает скорость деструкции чистой целлюлозы, резко увеличивая при этом ее пространственную вариабельность. Это более выражено в лиственных лесах по сравнению с хвойными. В противоположность ожидаемому оказалось, что в фоновых условиях деревья нельзя считать ведущими детерминантами горизонтальной структуры почвенного микробиоценоза: даже в случае сильного эдификатора — ели — с положением точки относительно ствола дерева связано менее 10% пространственной дисперсии. В условиях же загрязнения эдификаторная роль деревьев по отношению к целлюлозолитической активности, практически, отсутствует, что подтверждает нашу исходную рабочую гипотезу.

Также неожиданным оказалось то, что скорость деструкции чистой целлюлозы выше в ельниках-пихтарниках по сравнению с березняками и в подкрановых микроучастках по сравнению с окнами в древостое. Мы связали это с буферной ролью лесной подстилки, сглаживающей колебания влажности: в тех локусах, где подстилка более мощная, в относительно засушливый год проведения исследований складываются более благоприятные условия для разложения целлюлозы.

При интерпретации полученных результатов необходимо учитывать то обстоятельство, что мы использовали упрощенную модель в отношении тестируемого субстрата. В то же время механизм разложения чистой целлюлозы существенно отличается от механизма разложения растительного опада как по спектру деструкторов, так и по набору и последовательности стадий процесса. Разложение чистой целлюлозы — это в большей степени отражение колонизационного потенциала микробиоты и в меньшей — условий протекания собственно утилизации органического вещества деструкторами. С одной стороны, такое упрощение реальной ситуации можно считать недостатком, так как сложно напрямую перейти к абсолютным оценкам скорости разложения растительного опада. С другой — достоинством, поскольку использование стандартизованного субстрата позволяет “в чистом виде” анализировать пространственную структуру деструкционного процесса.

Интерес к пространственной экологии почвенных организмов возрастает в последние годы, и именно с этим направлением связывают прогресс в развитии почвенной биологии [21, 37], в том числе для загрязненных территорий [8]. В то же время в пространственной экологии почвенных микробиот еще очень много “белых пятен” [66]. Результаты данной работы свидетельствуют о том, что такое сильное возмущающее воздействие на лесную экосистему как полиметаллическое загрязнение от крупного точечного источника эмиссии, кардинально изменяет пространственное распределение целлюлозолитической активности почвенных микробиот.

Из полученных результатов следует, что восходящая к работе Зинке [77] модель концентрических зон влияния отдельного дерева имеет ограниченное применение к пространственному распределению целлюлозолитической активности микробиот даже в ненарушенных экосистемах. В работах, базирующихся на методологии геостатистического анализа, характерный размер пространственной неоднородности разных параметров биологической активности почвы в лесу обычно оценивают в диапазоне от 3–4 до 8–10 м [37, 61], связывая такую величину с локальным влиянием отдельных деревьев. Материалы данной работы свидетельствуют о необходимости, по крайней мере, с осторожностью относиться к такой интерпретации причин формирования этой неоднородности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Благодатская Е.В., Пампура Т.В., Богомолова И.Н., Копчик Г.Н., Лукина Н.В.* Влияние выбросов медно-никелевого комбината на микробные сообщества почв лесных биогеоценозов Кольского полуострова // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2008. № 2. С. 232–242.
2. *Воробейчик Е.Л.* Изменение пространственной структуры деструкционного процесса в условиях атмосферного загрязнения лесных экосистем // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2002. № 2. С. 368–379.
3. *Воробейчик Е.Л.* Реакция лесной подстилки и ее связь с почвенной биотой при токсическом загрязнении // Лесоведение. 2003. № 2. С. 32–42.
4. *Воробейчик Е.Л.* Сезонная динамика пространственного распределения целлюлозолитической активности почвенной микрофлоры в условиях атмосферного загрязнения // Экология. 2007. № 6. С. 427–437.
5. *Воробейчик Е.Л.* Экология импактных регионов: перспективы фундаментальных исследований // Мат-лы VI Всерос. популяционного семинара. Нижний Тагил, 2004. С. 36–45.
6. *Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г.* Влияние отдельных деревьев на pH и содержание тяжелых металлов в лесной подстилке в условиях промышленного загрязнения // Почвоведение. 2009. № 8. С. 925–937.
7. *Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г.* Экологическое нормирование техногенных за-

- грязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
8. Гонгальский К.Б., Филимонова Ж.В., Зайцев А.С. Связь пространственного распределения численности почвенных беспозвоночных и содержания тяжелых металлов в почве в окрестностях Косогорского металлургического комбината (Тувльская обл.) // Экология. 2010. № 1. С. 70–73.
 9. Дмитриев Е.А., Рекубратский И.В., Горелова Ю.В., Витязев В.Г. К организации свойств почвенного покрова под елями // Структурно-функциональная роль почвы в биосфере. М., 1999. С. 59–70.
 10. Дуля О.В. Фитогенное поле дерева в условиях химического загрязнения // Экология в меняющемся мире. Екатеринбург, 2006. С. 53–62.
 11. Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2005. 445 с.
 12. Ипатов В.С., Кирикова Л.А. К характеристике фитогенного поля *Picea abies* (Pinaceae) в зеленомошных сосняках // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 5. С. 94–103.
 13. Кайгородова С.Ю., Воробейчик Е.Л. Трансформация некоторых свойств серых лесных почв под действием выбросов медеплавильного комбината // Экология. 1996. № 3. С. 187–193.
 14. Карпачевский Л.О. Лес и лесные почвы. М.: Лесная пром-сть, 1981. 262 с.
 15. Крышень А.М. Фитогенное поле: теория и проявления в природе // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2000. № 4. С. 437–443.
 16. Кузнецова Н.А. Население почвообитающих коллембол в градиенте загрязнения хвойных лесов выбросами Среднеуральского медеплавильного завода // Экология. 2009. № 6. С. 439–448.
 17. Марфенина О.Е. Антропогенная экология почвенных грибов. М.: Медицина для всех, 2005. 196 с.
 18. Никонов В.В., Лукина Н.В. Влияние ели и сосны на кислотность и состав атмосферных выпадений в северо-таежных лесах индустриально-развитого региона // Экология. 2000. № 2. С. 97–105.
 19. Никонов В.В., Лукина Н.В., Полянская Л.М., Паникова А.Н. Особенности распространения микроорганизмов в Al-Fe-гумусовых подзолах северо-таежных еловых лесов: природные и техногенные аспекты // Микробиология. 2001. Т. 70. № 3. С. 374–383.
 20. Носова Л.М., Дылис Н.В. Опыт определения сравнительной скорости разложения органических веществ в лесных биогеоценозах // Лесоведение. 1972. № 4. С. 23–29.
 21. Покаржевский А.Д., Гонгальский К.Б., Зайцев А.С., Савин Ф.А. Пространственная экология почвенных животных. М.: КМК, 2007. 147 с.
 22. Степанова И.В. Процессы разложения органического вещества // Структура горных фитоценологических систем Сибирки. СПб., 1995. С. 61–65.
 23. Фомичева О.А., Полянская Л.М., Никонов В.В., Лукина Н.В., Орлова М.А., Исаева Л.Г. и др. Численность и биомасса почвенных микроорганизмов в коренных старовозрастных северо-таежных еловых лесах // Почвоведение. 2006. № 12. С. 1469–1478.
 24. Armas C., Ordiales R., Pugnaire F.I. Measuring plant interactions: A new comparative index // Ecology. 2004. V. 85. № 10. P. 2682–2686.
 25. Bååth E. Effects of heavy metals in soil on microbial processes and populations (a review) // Water, Air, Soil Pollut. 1989. V. 47. № 3–4. P. 335–379.
 26. Bauhus J., Vor T., Bartsch N., Cowling A. The effects of gaps and liming on forest floor decomposition and soil C and N dynamics in a Fagus sylvatica forest // Can. J. For. Res. 2004. V. 34. № 3. P. 509–518.
 27. Berg B., Ekbohm G., Soderstrom B., Staaf H. Reduction of decomposition rates of Scots pine needle litter due to heavy-metal pollution // Water, Air, Soil Pollut. 1991. V. 59. № 1–2. P. 165–177.
 28. Bienkowski P. Cellulose decomposition as bioenergetic indicator of soil degradation // Pol. Ecol. Stud. 1990. V. 16. № 3–4. P. 235–244.
 29. Bienkowski P. The rate of cellulose decomposition in soils of Spitsbergen tundra // Pol. Polar Res. 1990. V. 11. № 1–2. P. 39–45.
 30. Biology of plant litter decomposition / Eds.: C.H. Dickinson, G.J.F. Pugh. London, New York, 1974. 775 p.
 31. Cortez J. Field decomposition of leaf litters: Relationships between decomposition rates and soil moisture, soil temperature and earthworm activity // Soil Biol. Biochem. 1998. V. 30. № 6. P. 783–793.
 32. Cotton strip assay: an index of decomposition in soils / Eds.: A.F. Harrison, P.M. Latter, D.W.H. Walton. Grange-over-Sands: ITE, 1988. (ITE Symposium, 24). 180 p.
 33. Coughtrey P.J., Jones C.H., Martin M.H., Shales S.W. Litter accumulation in woodlands contaminated by Pb, Zn, Cd and Cu // Oecologia. 1979. V. 39. № 1. P. 51–60.
 34. Deschaseaux A., Ponge J.-F. Changes in the composition of humus profiles near the trunk base of an oak tree (*Quercus petraea* (Mattus.) Liebl.) // Eur. J. Soil Biol. 2001. V. 37. № 1. P. 9–16.
 35. Donnelly P.K., Entry J.A., Crawford D.L., Cromack Jr. K. Cellulose and lignin degradation in forest soils: Response to moisture, temperature, and acidity // Microb. Ecol. 1990. V. 20. № 3. P. 289–295.
 36. Drewnik M. The effect of environmental conditions on the decomposition rate of cellulose in mountain soils // Geoderma. 2006. V. 132. № 1–2. P. 116–130.
 37. Ettema C.H., Wardle D.A. Spatial soil ecology // Trends Ecol. Evol. 2002. V. 17. № 4. P. 177–183.
 38. Fischer Z., Niewinna M., Yasulbutaeva I. Intensity of organic matter decomposition in various landscapes of Caucasus (Daghestan) // Pol. J. Ecol. 2006. V. 54. № 1. P. 105–116.
 39. Freedman B., Hutchinson T.C. Effects of smelter pollutants on forest leaf litter decomposition near a nickel-copper smelter at Sudbury, Ontario // Can. J. Bot. 1980. V. 58. № 15. P. 1722–1736.
 40. Fritze H., Niini S., Mikkola K., Mäkinen A. Soil microbial effects of a Cu–Ni smelter in southwestern Finland // Biol. Fertility Soils. 1989. V. 8. № 1. P. 87–94.
 41. Gadd G.M. Interactions of fungi with toxic metals // New Phytol. 1993. V. 124. № 1. P. 25–60.
 42. Giller K.E., Witter E., Mcgrath S.P. Toxicity of heavy metals to microorganisms and microbial processes in agricultural soils: A review // Soil Biol. Biochem. 1998. V. 30. № 10–11. P. 1389–1414.
 43. Hansen K., Beier C., Gundersen P., Rasmussen L. Experimental manipulations of water and nutrient input to a Norway spruce plantation at Klosterhede, Denmark. III. Effects on throughfall, soil water chemistry and decomposition // Plant Soil. 1995. V. 168–169. № 1. P. 623–632.
 44. Hättenschwiler S., Vitousek P.M. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling // Trends Ecol. Evol. 2000. V. 15. № 6. P. 238–243.

45. *Herlitzius H.* Biological decomposition efficiency in different woodland soils // *Oecologia*. 1983. V. 57. № 1–2. P. 78–97.
46. *Jason G.R., Lennon J.J., Pakeman R.J., Thoss V., Beatson J.K., Sim D.A. et al.* Does chemical composition of individual Scots pine trees determine the biodiversity of their associated ground vegetation? // *Ecol. Lett.* 2005. V. 8. № 4. P. 364–369.
47. *Innes J.L.* Forest health: Its assessment and status. Wallingford: CAB International, 1993. 677 p.
48. *James S.E., Partel M., Wilson S.D., Peltzer D.A.* Temporal heterogeneity of soil moisture in grassland and forest // *J. Ecol.* 2003. V. 91. № 2. P. 234–239.
49. *Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M.* Organisms as ecosystem engineers // *Oikos*. 1994. V. 69. № 3. P. 373–386.
50. *Kaneko N., Kofuji R.* Effects of soil pH gradient caused by stemflow acidification on soil microarthropod community structure in a Japanese red cedar plantation: An evaluation of ecological risk on decomposition // *J. Forest Res.* 2000. V. 5. № 3. P. 157–162.
51. *Koide R.T., Wu T.* Ectomycorrhizas and retarded decomposition in a *Pinus resinosa* plantation // *New Phytol.* 2003. V. 158. № 2. P. 401–407.
52. *Kopceszki H.* Abundanz und Abbauleistung der Mesofauna (Collembolen) als Kriterien für die Bodenzustandsdiagnose im Wiener Buchenwald // *Zool. Anz.* 1991. V. 227. № 3–4. P. 136–159.
53. *Kozlov M.V., Zvereva E.L.* Industrial barrens: Extreme habitats created by non-ferrous metallurgy // *Rev. Env. Sci. Biotechnol.* 2007. V. 6. № 1–3. P. 231–259.
54. *Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E.* Impacts of point polluters on terrestrial biota: Comparative analysis of 18 contaminated areas. Dordrecht: Springer, 2009. 466 p.
55. *Levia Jr.D.F., Frost E.E.* A review and evaluation of stemflow literature in the hydrologic and biogeochemical cycles of forested and agricultural ecosystems // *J. Hydrology*. 2003. V. 274. № 1–4. P. 1–29.
56. *Levia Jr.D.F., Frost E.E.* Variability of throughfall volume and solute inputs in wooded ecosystems // *Progr. Phys. Geogr.* 2006. V. 30. № 5. P. 605–632.
57. *Lousier J.D., Parkinson D.* Litter decomposition in cool temperature deciduous forest // *Can. J. Bot.* 1976. V. 54. P. 419–436.
58. *McEnroe N.A., Helmsaari H.-S.* Decomposition of coniferous forest litter along a heavy metal pollution gradient, south-west Finland // *Environ. Pollut.* 2001. V. 113. № 1. P. 11–18.
59. *McLean M.A., Huhta V.* Temporal and spatial fluctuations in moisture affect humus microfungal community structure in microcosms // *Biol. Fertility Soils*. 2000. V. 32. № 2. P. 114–119.
60. *Mitchell R.J., Campbell C.D., Chapman S.J., Osler G.H.R., Vanbergen A.J., Ross L.C., et al.* The cascading effects of birch on heather moorland: A test for the top-down control of an ecosystem engineer // *J. Ecol.* 2007. V. 95. № 3. P. 540–554.
61. *Morris S.J., Dress W.J.* The interrelationship between the spatial distribution of microorganisms and vegetation in forest soils // *The spatial distribution of microbes in the environment*. Dordrecht: Springer, 2007. P. 311–329.
62. *Ohtonen R., Lahdesmaki P., Markkola A.M.* Cellulase activity in forest humus along an industrial pollution gradient in Oulu, northern Finland // *Soil Biol. Biochem.* 1994. V. 26. № 1. P. 97–101.
63. *Priha O., Smolander A.* Microbial biomass and activity in soil and litter under *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* at originally similar field afforestation sites // *Biol. Fertility Soils*. 1997. V. 24. № 1. P. 45–51.
64. *Rhoades C.C.* Single-tree influences on soil properties in agroforestry: lessons from natural forest and savanna ecosystems // *Agroforestry Systems*. 1997. V. 35. № 1. P. 71–94.
65. *Ritter E.* Litter decomposition and nitrogen mineralization in newly formed gaps in a Danish beech (*Fagus sylvatica*) forest // *Soil Biol. Biochem.* 2005. V. 37. № 7. P. 1237–1247.
66. *Ritz K.* Spatial organization of soil fungi // *The spatial distribution of microbes in the environment*. Dordrecht: Springer, 2007. P. 179–202.
67. *Scheu S., Poser G.* The soil macrofauna (Diplopoda, Isopoda, Lumbricidae and Chilopoda) near tree trunks in a beechwood on limestone: indications for stemflow induced changes in community structure // *Appl. Soil Ecol.* 1996. V. 3. № 2. P. 115–125.
68. *St. John T.V.* Influence of litterbags on growth of fungal vegetative structures // *Oecologia*. 1980. V. 46. № 1. P. 130–132.
69. *Stöckli H.* Influence of stemflow upon the decomposing system in 2 beech stands // *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 1991. V. 28. № 3. P. 265–286.
70. *Strojan C.L.* Forest leaf litter decomposition in the vicinity of a zinc smelter // *Oecologia*. 1978. V. 32. № 2. P. 203–212.
71. *Swift M.J., Heal O.W., Anderson J.M.* Decomposition in terrestrial ecosystem. Oxford: Blackwell Scientific Publication, 1979. 372 p.
72. *Uvarov A.V.* Effects of constant and fluctuating temperature conditions on litter decomposition in laboratory microcosms // *Acta Zool. Fenn.* 1995. V. 196. P. 94–96.
73. *Uvarov A.V., Tiunov A.V., Scheu S.* Long-term effects of seasonal and diurnal temperature fluctuations on carbon dioxide efflux from a forest soil // *Soil Biol. Biochem.* 2006. V. 38. № 12. P. 3387–3397.
74. *Walker J., Sharpe P.J.H., Penridge L.K., Wu H.* Ecological Field Theory: the concept and field tests // *Vegetatio*. 1989. V. 83. № 1–2. P. 81–95.
75. *Wittig R.* Acidification phenomena in beech (*Fagus sylvatica*) forests of Europe // *Water, Air, Soil Pollut.* 1986. V. 31. № 1–2. P. 317–323.
76. *Zhang Q.H., Zak J.C.* Effects of gap size on litter decomposition and microbial activity in a subtropical forest // *Ecology*. 1995. V. 76. № 7. P. 2196–2204.
77. *Zinke P.J.* The pattern of influence of individual forest trees on soil properties // *Ecology*. 1962. V. 43. № 1. P. 130–133.
78. *Zvereva E.L., Kozlov M.V.* Facilitative effects of top-canopy plants on four dwarf shrub species in habitats severely disturbed by pollution // *J. Ecol.* 2004. V. 92. № 2. P. 288–296.
79. *Zvereva E.L., Kozlov M.V.* Facilitation of bilberry by mountain birch in habitat severely disturbed by pollution: Importance of sheltering // *Environ. Exp. Bot.* 2007. V. 60. № 2. P. 170–176.
80. *Zwoliński J.* Rates of organic matter decomposition in forests polluted with heavy metals // *Ecol. Eng.* 1994. V. 3. № 1. P. 17–26.