

## РЕАКЦИЯ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ НА ТЕХНОГЕННОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ: ЗАВИСИМОСТИ ДОЗА — ЭФФЕКТ<sup>1</sup>

*Е. Л. Воробейчик, Е. В. Хантемирова*

Исследована трансформация древесного, травяно-кустарничкового и мохового ярусов южнотаежных пихто-ельников под действием выбросов медеплавильного производства. Зависимости типа «доза — эффект» существенно нелинейны. В реакции лесного фитоценоза на загрязнение выделяются три качественно различных состояния — два стабильных (фоновое и импактное) и одно неустойчивое (переходное). Переход между стабильными состояниями происходит по типу триггера. Техногенная нагрузка в критической точке, соответствующей началу перехода, принимается в качестве предельно допустимой и может быть использована в процедурах экологического нормирования.

Одна из основных задач прикладной экологии — разработка системы параметров, позволяющей надежно диагностировать начальные стадии антропогенной трансформации экосистем и критические режимы их динамики. Она тесно связана с вопросами экологического нормирования антропогенных нагрузок. Среди исследований, посвященных данной проблеме, значительное внимание уделено растительному покрову. В многочисленных работах выявлено действие техногенных загрязнений на параметры всех уровней организации — от субклеточного до фитоценотического («Биоиндикация...», 1988; Гудериан, 1979; «Загрязнение...», 1988; Смит, 1985; Burton, 1986). Хорошо изучены признаки острого и хронического повреждения основных деревьев-лесообразователей, определены фитотоксические и безопасные концентрации ряда поллютантов (Илькун, 1979; Николаевский, 1979; «Загрязнение...», 1988; Linzon, 1978). Меньше информации о реакциях на химическое загрязнение фитоценозов в целом. В работах, выполненных на нарушенных территориях в таежной зоне («Комплексная экологическая оценка...», 1992; «Лесные экосистемы...», 1990; Лукина, Никонов, 1993; Махнев и др., 1992; Степанов, 1988; Сбройд, 1987; Черненькова и др., 1989; Linzon, 1978) выявлены основные закономерности трансформации лесных фитоценозов — с увеличением загрязнения (или приближением к источнику выбросов) уменьшаются запас древесины и его жизнеспособность, видовое богатство живого почвенного покрова, тормозятся процессы возобновления, увеличивается доля сухостоя. Конечный результат таких работ — зонирование территории с выделением трех-четырех зон деградации (фоновой, буферной, импактной, техногенной пустыни). Примером может служить зонирование на Кольском полуострове (Крючков, 1991).

Однако такая традиционная схема работ позволяет получить лишь общее представление о трансформации экосистем. При этом многие теоретические и прикладные вопросы остаются без ответа. Так, для оценки устойчивости экосистем, прогнозирования и моделирования их реакции на стрессоры, нахождения предельно допустимых нагрузок необходимо построение зависимостей типа «доза — эффект», аналогичных используемым в классической токсикологии. В настоящее время имеются единичные попытки построения таких зависимостей для фитоценологических параметров (Алексеев, Тарасов, 1990; Арманд и др., 1991; «Комплексная экологическая оценка...», 1992; Салиев, 1989; Степанов, 1988). Важный результат выполненных работ — вывод о су-

<sup>1</sup> Авторы признательны Г. Н. Ахметшиной, выполнившей значительный объем работ по сбору и обработке материала, а также Г. В. Троценко за определения мхов.

шественной нелинейности реакции экосистем на нагрузку. Но количество пробных площадок при этом колеблется в пределах 5—10, а в ряде случаев — даже 3—4 (Алексеев, Тарасов, 1990). Этого явно недостаточно для корректного анализа дозовых зависимостей.

Одна из причин отсутствия должного прогресса в этой области — недостаточность информации об уровнях загрязнения исследуемых территорий, из-за чего доза техногенной нагрузки заменяется расстоянием до источника выбросов. Другая причина связана с господствующей идеологией биоиндикационных исследований, когда усилия направлены прежде всего на сравнение «опыта» и «контроля».

В нашей работе мы постарались преодолеть оба эти недостатка: фитоценотические параметры зарегистрированы в достаточно многих точках градиента загрязнения, в каждой из которых синтопно измерены концентрации поллютантов. Это позволило корректно построить и проанализировать кривые доза — эффект. Загрязнение от изученного нами источника выбросов (медеплавильное производство с первичной плавкой) наиболее губительно для наземных экосистем (из-за сочетанного действия тяжелых металлов и сернистого ангидрида). Это делает картину трансформации фитоценозов очень контрастной и тем самым существенно облегчает анализ.

#### ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЛИГОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Работы проведены в июне—августе 1989 г. в подзоне южной тайги в районе действия Среднеуральского медеплавильного завода (г. Ревда). Завод функционирует с 1940 г. Основные ингредиенты выбросов — сернистый ангидрид (98% по массе среди газообразных поллютантов) и пылевые частицы с адсорбированными токсичными элементами (Cu, Pb, Zn, Cd, As и др.). Объем выбросов — около 140 тыс. т/год.

Критерием отбора участков была сопоставимость лесных сообществ по основным типологическим и таксационным показателям. В качестве модельного объекта выбраны пихто-ельники липняковые (Колесников и др., 1973) разных растительных ассоциаций на серых лесных почвах, приуроченные к нижним частям склонов.

Полигон расположен на запад от источника выбросов, против господствующих ветров. В этом направлении темнохвойные леса сохранились вплоть до самой границы завода, а рекреационное воздействие сведено к минимуму. Полигон включает участки на удалениях 1, 2, 4, 6 и 30 км от источника выбросов. На каждом из них заложено по пять пробных площадей 25×25 м (150—200 деревьев на пробную площадь). Характеристики загрязнения участков приведены в табл. 1.

#### МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

1. Характеристика древесного яруса. На каждой пробной площади проведен сплошной пересчет деревьев с измерением диаметра на уровне груди и жизненности каждой особи по 6 категориям («Санитарные правила...», 1970). Для 5—6 модельных деревьев определены возраст и высота. В пяти точках глазомерно измерена сомкнутость крон.

2. Характеристика возобновления. На каждой пробной площади на пяти площадках 5×5 м проведен учет подроста с определением возраста и оценкой состояния по двум категориям (благонадежный, неблагоприятный). Всходы и самосев учитывали на трех площадках 1×1 м в пределах каждой площадки 5×5 м.

3. Характеристика живого напочвенного покрова. На каждой пробной площади определен видовой состав травяно-кус-

тарничкового (с оценкой обилия по шкале Друде) и мохового (с измерением общего покрытия) ярусов. В период максимального развития растений на 15 случайных площадках 50×50 см измерена сухая фитомасса по видам.

4. Химический анализ. На каждой пробной площади отобран средний образец (из 5 индивидуальных) верхнего (0—5 см) слоя почвы. Тяжелые металлы экстрагированы ацетатно-аммонийным буфером (рН 4,8) с ЭДТА, что позволяет анализировать их подвижные формы и ближайший резерв в почве (Ильин, 1991). Элементы определены на атомно-адсорбционном спектрофотометре ААС-3.

Таблица 1

Характеристики загрязнения почвы (мкг/г) и снегового покрова (выпадение за зимний период, мг/м<sup>2</sup>) на полигоне исследований

Удаление от завода, км	Металл			
	Cu	Zn	Cd	Pb
Подвижные формы в почве				
1	154,40	57,92	4,18	163,51
2	151,96	56,60	3,49	112,96
4	130,86	51,28	2,33	39,78
6	104,73	51,49	1,97	44,86
30	18,72	35,85	0,52	19,15
Водорастворимые формы в снеге				
1	34,19±13,92	80,34±25,54	1,72±0,53	11,06±7,04
2	31,01±4,94	58,20±8,84	1,37±0,31	5,01±0,71
4	19,22±5,40	31,16±6,03	0,71±0,20	4,28±1,04
6	23,12±2,64	26,00±1,18	0,67±0,09	3,24±0,29
30	7,24±0,78	14,66±1,86	0,58±0,15	2,73±0,23
Кислоторастворимые формы в снеге				
1	169,27±6,79	55,28±3,83	1,04±0,11	34,89±2,30
2	137,23±13,19	60,35±4,47	0,65±0,04	32,58±2,34
4	47,86±2,21	19,45±0,19	0,34±0,04	8,80±0,16
6	54,65±2,97	23,75±0,71	0,23±0,01	10,48±0,35
30	31,93±3,51	14,89±1,27	0,23±0,02	5,62±0,29

5. Анализ зависимостей доза-эффект. В качестве дозы токсической нагрузки принят относительный показатель, часто используемый в прикладных экологических исследованиях — сумма превышений фоновых концентраций приоритетных поллютантов:

$$[Cu]_i/[Cu]_ф + [Pb]_i/[Pb]_ф + [Cd]_i/[Cd]_ф,$$

где  $[ ]_i$  — концентрация в  $i$ -й точке,  $[ ]_ф$  — фоновая концентрация. Данный показатель рассматривается как удобный маркер всего комплекса поллютантов, действующих на экосистему. Он представляет собой индекс токсической нагрузки и, строго говоря, не имеет токсикологического смысла.

Зависимости аппроксимировали логистическим уравнением

$$y = \frac{A - a_0}{1 + \exp(\alpha + \beta x)} + a_0,$$

где  $y$  — эффект (параметр);  $x$  — доза;  $A$  и  $a_0$  — максимальный и минимальный уровни  $y$ ;  $\alpha$  и  $\beta$  — коэффициенты. Параметры уравнения находили итерационным численным оцениванием Марквардта (процедура реализована в пакете «Statgraphics» для IBM-ПЭВМ). При этом кривая проходит по центрам верхнего и нижнего скопления точек, а

не по их верхним и нижним границам, как в традиционном методе наименьших квадратов. На кривой выделяются три точки перегиба — верхняя, средняя и нижняя. Средняя соответствует изменению параметра наполовину от максимального уровня (аналогична LD<sub>50</sub> в токсикологии). Верхняя и нижняя — началу и концу наиболее стремительного изменения параметра. Приравняв нулю производные второго и третьего порядков логистической функции, координаты критических точек можно найти аналитически через коэффициенты уравнения (Зайцев, 1984). Их абсциссы ( $x_B$ ,  $x_C$ ,  $x_H$ ) равны:

$$x_B = \frac{-\alpha + \ln(2 - \sqrt{3})}{\beta}; \quad x_C = -\frac{\alpha}{\beta}; \quad x_H = \frac{-\alpha + \ln(2 + \sqrt{3})}{\beta}.$$

Для характеристики плавности кривой мы предлагаем индекс «крутизны ступени»:

$$K = 1 - \left| \frac{x_B - x_H}{x_{\max} - x_{\min}} \right|,$$

где  $x_{\min}$  и  $x_{\max}$  — «начало» и «конец» градиента нагрузки. Теоретически индекс изменяется от нуля (очень плавный переход между верхним и нижним уровнями) до единицы (очень резкий переход). Индекс интерпретируется как доля в общей длине градиента участков с плавными изменениями и представляет собой удобно интерпретируемую форму тангенса угла наклона прямой, описываемой логистическим уравнением в логарифмических координатах.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Феноменология трансформаций

Характеристика исследованных древостоев дана в табл. 2. Леса относятся к южнотаежному округу среднеуральской низкогорной провинции Уральской горно-лесной области. Все они — средневозрастные пихто-ельники липняковые III класса бонитета с преобладанием пихты и примесью березы, липы, осины. Выделяется лишь участок 4 км, где ель составляет почти половину древостоя и имеет зрелый возраст.

Зарегистрированы изменения в возрастной структуре древостоев (рис. 1): из-за преимущественного выпадения более зрелых особей увеличивается доля молодняка. Это отражается на сомкнутости крон и густоте древостоя. Уменьшение высоты и диаметра обнаружено только для доминирующей породы (высота меняется в пределах одного класса). Существенно падает запас древостоя. Значительно увеличивается доля сухостоя по запасу и густоте, что свидетельствует об интенсификации процессов распада древостоев на техногенной территории. Соответственно жизненность древостоя (доля особей первых трех категорий санитарного состояния) уменьшается при приближении к заводу (рис. 2).

В целом жизненность ели выше, чем пихты, которая принимает на себя основную нагрузку от выбросов (либо у нее острее внутривидовая конкуренция). На участке 4 км, где ель имеет большую густоту, возраст и высоту, ее жизненность снижается. В то же время здесь улучшается жизненность пихты. При средних уровнях загрязнения жизненность уменьшается быстрее, чем запас. Затем жизненность почти не меняется, а запас резко падает. Вероятно, это связано с отмеченным выше изменением возрастной структуры: молодняк, появляющийся в большом количестве при среднем загрязнении, имеет значительную долю особей удовлетворительного состояния, что и обуславливает стабильность показателя общей жизненности древостоя.

Рассмотрим действие загрязнения на возобновление. Количество всходов и самосева пихты падает начиная с участка 4 км; на части пробных площадей участка 2 км всходы полностью отсутствуют. Уг-

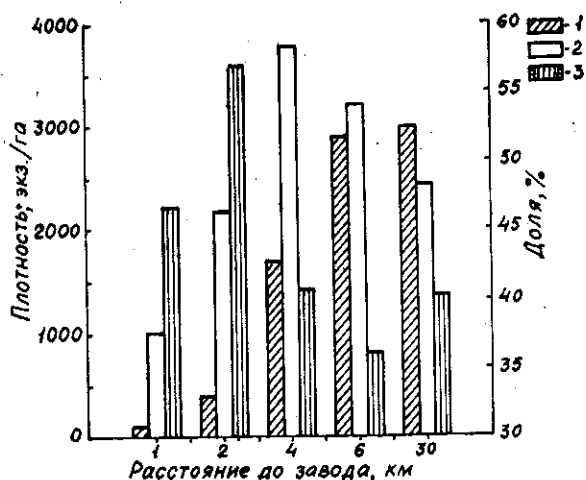


Рис. 1. Плотность всходов (1), подроста (2) и доля молодняка (3) пихты на разном расстоянии до завода.

нетение возобновления может быть связано как с уменьшением семенной продуктивности, так и с ухудшением условий прорастания семян. Вероятные причины этого — токсичность почвы и подстилки, значительное развитие мохового покрова и увеличение мощности лесной подстилки (Санников, 1992). Последнее происходит из-за торможения

Таблица 2

Параметры древесного яруса на разном удалении от завода

Параметр	Удаление от завода, км				
	1	2	4	6	30
Ассоциация . . . . .	Мохово-хвошковая	Мохово-хвошковая	Кислично-разнотравная	Неморально-кисличная	Неморально-кисличная
Состав древостоя . . . . .	8П2Е+Б, Ос, Л	8П2Е+Б, Ос, Л	6П4Е+Б, Ос	9П1Е+С, Б, Л, Ос	8П2Е+Б, Ос, Л
Сомкнутость, % . . . . .	26	43	46	42	47
Запас, м <sup>3</sup> /га: живых/сухостоя . . . . .	58/12,5	112/26	243/31	263/12	284/8
Густота, шт./га: древостоя . . . . .	2160	4317	2509	3514	3314
подроста хвойных . . . . .	1552	2496	6144	4480	3552
подроста лиственных . . . . .	608	1536	784	960	430
Доля сухостоя, %: по запасу . . . . .	18	16	14	5	2
по густоте . . . . .	32	38	22	12	17
Пихта: диаметр, см . . . . .	9	8	11	12	12
высота, м . . . . .	8	9	9	9	10
возраст, лет . . . . .	41	43	59	51	49
полнота . . . . .	0,44	0,7	0,72	1,55	1,2
Ель: диаметр, см . . . . .	11	13	22	22	15
высота, м . . . . .	9,3	11	13,8	10,7	11
возраст, лет . . . . .	32	35	43—88	40—80	17—43
полнота . . . . .	0,22	0,39	0,97	0,49	0,42

процессов разложения: в ряде мест техногенной территории подстилка достигает 10—11 см при фоновых 1—2 см (Воробейчик, 1991). С увеличением нагрузки новые генерации хвойных становятся все малочисленнее — уже на участке 2 км имеющегося подроста недостаточно для нормального возобновления. На расстоянии 4 км отмечена

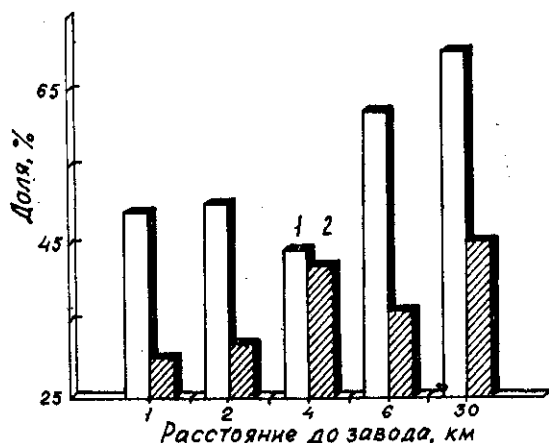


Рис. 2. Жизненное состояние (доля особей первых трех категорий) ели (1) и пихты (2) на разном расстоянии до завода.

максимальная густота подроста хвойных, хотя количество всходов здесь уменьшено. Это, вероятно, связано с защитой подроста древесным ярусом, экранирующим действие поллютантов, а зимой — полной или частичной защитой снеговым покровом. Изменение параметров возобновления происходит волнообразно (см. рис. 1): по мере возрастания нагрузки снижается количество всходов, но увеличивается количество подроста, снижается количество подроста — увеличивается доля молодняка. На фоновой территории распределение всходов, подроста и молодняка соответствует известной кривой самоочищения, на нарушенных территориях — меняется на противоположное.

Таблица 3

Параметры живого напочвенного покрова на разном удалении от источника выбросов

Параметр	Удаление от завода, км,				
	1	2	4	6	30
Травяно-кустарничковый ярус					
Общее количество видов . . . . .	15	18	35	39	48
Видовая насыщенность, видов/25 м <sup>2</sup>	7	9	23	30	31
Биомасса, г/м <sup>2</sup>	16	6	17	7	16
Доля от общего количества видов/доля от биомассы, %:					
лесные (без хвошей)	40/0	50/2	70/32	70/71	75/86
луговые	47/2	32/9	16/6	17/0,5	11/1
эксплеренты	78/100	60/100	38/70	28/32	33/25
крупнотравье	21/0,5	33/2	49/17	45/11	48/29
мелкотравье	17/0	20/0	33/19	39/62	37/51
хвоши	14/98	11/90	4/54	3/26	3/11
злаки	48/1	32/7	8/10	7/5	4/9
Моховой ярус					
Общее количество видов . . . . .	2	2	2	2	8
Покровие, % . . . . .	58	69	55	17	26
Биомасса, г/м <sup>2</sup> . . . . .	351	314	96	17	8

Наиболее мобильный элемент лесного фитоценоза — живой почвенный покров: его реакции на загрязнение проявляются раньше и с большей амплитудой, чем древесная (табл. 3). На расстоянии 6 км характер ассоциации такой же, как в 30 км, но снижается общее видовое богатство (с 48 до 39 видов). Уменьшается обилие крупнотравья (*Pleurospermum uralensis*, *Pulmonaria obscura*, *P. dacica*, *Crepis paludosa*, *Cacalia hastata*, *Actae spicata*, *A. erythrocarpa*, *Lathyrus gmelini* и др.). Мелкотравье не реагирует на этот уровень загрязнения, а грушанка и майник даже увеличивают обилие, вероятно, за счет ослабления конкуренции со стороны других видов. Наблюдаются изменения в представленности злаковых: исчезают *Brachyopodium sylvaticum* и *Melica nutans*, снижается обилие *Calamagrostis obtusata*, типичного для темнохвойных лесов. Это приводит к значительному уменьшению доли данного семейства в биомассе травостоя. Доля злаков в видовом богатстве остается на уровне фона, поскольку появляются, хотя и с незначительным обилием, *Calamagrostis arundinacea* и *Agrostis tenuis*. Наблюдаются изменения в моховом покрове: уменьшается количество видов (с 8 до 2), снижается площадь проективного покрытия.

На участке 4 км продолжают уменьшаться видовое богатство (до 35 видов) и обилие крупнотравья, снижается обилие мелкотравья (кислицы и седмичника). Выпадают неморальные виды (*Asarum europaeum*, *Paris quadrifolia*, *Actae spicata*, *Galium odoratum*), вероятно, из-за предпочтения ими нейтральных или слабощелочных мягкогумусных почв и слабой резистентности к техногенному подкислению. В пользу этого объяснения свидетельствует повышение численности хвоща, предпочитающего кислые почвы, и появление такого ацидофильного вида, как щучка дернистая. Увеличение обилия *Calamagrostis arundinacea* связано, вероятно, с осветлением леса. Неморально-кисличная ассоциация сменяется на этом участке кислично-разнотравной.

На удалениях 1 и 2 км наблюдается резкое обеднение травостоя (до 7—9 видов). Почти полностью выпадают типично лесные виды. Доля хвоща в общей биомассе травостоя возрастает почти до 100%. Из крупнотравья и мелкотравья встречаются лишь единичные экземпляры. Значительное развитие получает моховой покров: на максимально близких к заводу площадках мхами занято до 70% поверхности почвы. При этом наблюдается полная смена видового состава. Ассоциация меняется на мохово-хвощовую.

Таким образом, химическое загрязнение кардинально изменяет структуру фитоценоза, превращает его из закрытого в открытый. Деградация древесного яруса приводит к значительному изменению фитоценоза среды, что в комплексе с прямым токсическим действием поллютантов и нарушением химизма почвы становится ведущим фактором его организации. Сохраняются виды определенной жизненной стратегии — эксплеренты. Их доля в биомассе увеличивается вплоть до абсолютного преобладания в импактной зоне. Трансформация травостоя происходит по ярусам — вначале меняется крупнотравье, затем мелкотравье. Снижение конкуренции со стороны травостоя приводит к развитию мохового покрова. На уровне тенденции отмечается, что порядок выпадения видов обратен их филогенетическому развитию, т. е. виды древних семейств более резистентны.

Наиболее информативные показатели реакции травостоя — параметры видового разнообразия и структуры. Общая биомасса стабильна на всем градиенте загрязнения, так как угнетение чувствительных видов компенсируется усиленным развитием других. Аналогичные эффекты описаны в литературе (Степанов, 1988). Данный факт можно

рассматривать как проявление одного из механизмов устойчивости экосистемы, поддерживающей стабильность функциональных параметров за счет изменения структурных.

### Зависимости доза — эффект

Изменение некоторых параметров фитоценоза в зависимости от уровня токсической нагрузки показано на рис. 3 и 4. Графики иллю-

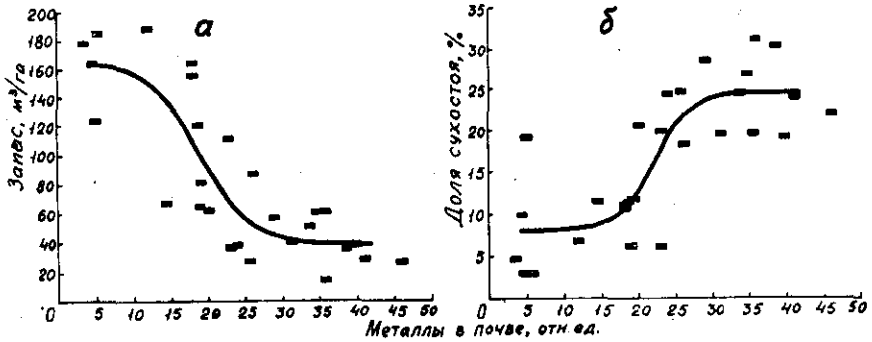


Рис. 3. Зависимости доза — эффект для запаса хиты (а) и доли сухостя хиты по запасу (б).

стрируют наиболее типичные случаи кривых доза — эффект. Результаты количественного анализа дозовых зависимостей приведены в табл. 4. Включены лишь те параметры, которые демонстрируют закономерные изменения в градиенте нагрузки хотя бы на уровне тенденции (когда доля объясняемой регрессией дисперсии более 15%). Величины абсцисс критических точек выражены в относительной фор-

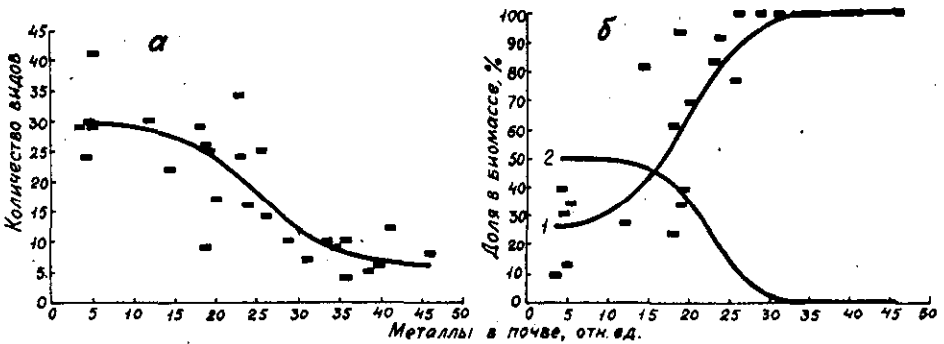


Рис. 4. Зависимости доза — эффект для общего видового богатства травяно-кустарничкового яруса (а) и доли в биомассе травостоя отдельных групп (б): 1 — эксплерентов, 2 — крупнотравья (эмпирические точки не приведены).

ме — они показывают, во сколько раз превышен фоновый уровень загрязнения. В ряде случаев кривая не выходит на плато в области реальных значений нагрузки (критические точки соответствуют отрицательным нагрузкам, или нагрузкам ниже фоновых величин). Причина этого — недостаточный объем той части выборки, которая приходится на фоновый и слабый уровень загрязнения. В этом случае расчет критических точек не имеет смысла.

Приведенные дозовые зависимости красноречиво характеризуют процесс техногенной деградации растительности. Поскольку градиент токсической нагрузки достаточно широк — максимальные значения превышают фоновые почти в десять раз, реакция фитоценоза очень



Таблица 4

## Характеристики зависимости доза — эффект для параметров лесного фитоценоза

Параметр	R	Критические точки			K	D
		верхняя	средняя	нижняя		
Древесный ярус						
Средняя высота:						
ели . . . . .	-0,23	6,19	6,31	6,43	0,97	32,89
пихты . . . . .	-0,44*	2,71	3,62	4,52	0,80	22,95
Средний диаметр:						
ели . . . . .	-0,39*	6,55	6,86	7,17	0,93	46,47
пихты . . . . .	-0,67***	5,45	5,71	6,00	0,94	54,48
Густота:						
живой пихты . . . . .	-0,36	8,38	8,40	8,45	0,99	26,25
живых всех пород . . . . .	-0,46*	7,95	7,98	8,00	0,99	25,27
сухостоя пихты . . . . .	0,29	6,24	6,31	6,40	0,98	24,01
сухостоя всех пород . . . . .	0,34	6,36	6,43	6,50	0,98	26,60
Доля по густоте:						
сухостоя ели . . . . .	0,46**	7,52	7,69	7,86	0,96	36,13
сухостоя пихты . . . . .	0,55**	3,64	5,12	6,60	0,67	50,21
сухостоя всех пород . . . . .	0,59***	4,33	5,50	6,67	0,74	52,56
Запас:						
ели . . . . .	-0,27	7,33	7,38	7,45	0,99	30,64
пихты . . . . .	-0,72***	3,38	4,48	5,55	0,76	70,41
всех пород . . . . .	-0,76***	5,33	6,57	7,81	0,73	68,09
Доля по запасу:						
сухостоя ели . . . . .	0,49**	5,86	6,57	7,29	0,84	44,03
сухостоя пихты . . . . .	0,75***	4,52	5,29	6,05	0,83	66,44
сухостоя всех пород . . . . .	0,73***	4,76	5,79	6,79	0,78	63,02
Сомкнутость полога . . . . .	-0,53**	8,02	8,40	8,76	0,92	44,71
Количество видов подлеска . . . . .	-0,18	7,98	8,14	8,31	0,96	26,08
Параметры возобновления древостоя						
Плотность:						
самосева ели . . . . .	-0,26	4,90	6,45	8,00	0,66	76,93
подроста ели . . . . .	-0,32	5,67	5,67	5,69	0,99	64,40
подроста пихты . . . . .	-0,39*	5,69	5,69	5,71	0,99	37,23
Доля неблагонадежного под- роста ели . . . . .	0,31	8,50	8,64	8,81	0,96	39,35
Травяно-кустарничковый ярус						
Количество видов:						
злаковых . . . . .	0,62***	—	—	—	—	39,64
мелкотравья . . . . .	-0,78***	6,17	6,33	6,48	0,97	76,07
крупнотравья . . . . .	-0,82***	4,21	5,62	7,02	0,69	71,64
эксплерентов . . . . .	-0,62***	3,10	5,07	7,05	0,56	50,52
лесных . . . . .	-0,83***	4,48	6,05	7,62	0,65	73,84
всех травяного яруса . . . . .	-0,81***	4,43	5,98	7,55	0,66	69,80
Доля количества видов:						
злаковых . . . . .	0,83***	6,67	6,93	7,19	0,94	79,19
мелкотравья . . . . .	-0,53**	7,40	7,57	7,76	0,96	42,61
крупнотравья . . . . .	-0,71***	5,07	5,60	6,10	0,89	57,71
эксплерентов . . . . .	0,78***	7,48	7,62	7,74	0,97	80,18
лесных . . . . .	-0,62***	7,83	8,02	8,24	0,96	75,36
Биомасса:						
мха . . . . .	0,74***	6,74	8,74	—	—	68,19
мелкотравья . . . . .	-0,53**	—	—	—	—	52,21
крупнотравья . . . . .	-0,72***	—	—	—	—	56,80
хвоща . . . . .	0,38*	2,88	3,74	4,60	0,81	17,37
Доля биомассы:						
мелкотравья . . . . .	-0,64***	—	—	—	—	38,86
крупнотравья . . . . .	-0,72***	4,45	5,38	6,33	0,79	57,57
хвощей . . . . .	0,82***	3,83	4,93	6,02	0,76	79,16
эксплерентов . . . . .	0,81***	3,36	4,67	6,00	0,71	78,20

Примечание: R — коэффициент линейной корреляции (уровни значимости: \* —  $P < 0,05$ ; \*\* —  $P < 0,01$ ; \*\*\* —  $P < 0,001$ ); K — параметр «крутизны ступени»; D — доля (в %) объясняемой логистическим уравнением дисперсии; прочерк означает ситуацию, когда критические точки кривой находятся вне области реальных значений нагрузки.

контрастна. Это объясняет высокие значения коэффициентов корреляции между фитocenотическими параметрами и нагрузкой (хотя в ряде случаев имеет место значительный разброс значений).

Основной вывод, следующий из анализа дозовых кривых, — наличие ярко выраженной ступенчатости. Другими словами, реакция существенно нелинейна: фитocenоз реагирует на постепенное увеличение загрязнения не соответствующим постепенным изменением параметров, а резко, по закону «все или ничего». Это дает основание говорить о том, что в процессе своей трансформации фитocenоз находится в трех качественно различающихся состояниях — двух относительно стабильных (гомеостатических) и одном неустойчивом (переходном). Границы между ними — верхняя и нижняя критические точки. Первое из стабильных состояний соответствует фоновому уровню нагрузки и характеризуется высокой жизнеспособностью растительности, второе — импактному с почти нулевой жизнеспособностью. Фактически сообщества в разных состояниях — это разные системы, кардинально различающиеся набором элементов и структурой (см. табл. 3).

Базируясь на принципе пространственно-временных аналогий, можно сказать, что переход из одного состояния в другое осуществляется очень быстро, по типу триггера. В теории катастроф Тома он соответствует топологической фигуре «складка» («Экосистемы...», 1989). Участок градиента нагрузки, на котором происходит переход, крайне узок: его доля в общей длине чаще всего составляет 5—15%, а в ряде случаев даже 0,3—1% (см. табл. 4). Лишь небольшая часть параметров изменяется более плавно.

Описанный S-образный характер дозовых кривых не является неожиданным. Именно он предсказывался экологами на основе теоретических представлений об устойчивости экосистем (Арманд и др., 1987; «Экосистемы...», 1989; Dabrowska-Prot, 1985). Кривые доза — эффект для экосистемных параметров сходны с дозовыми зависимостями на уровне организма, с которыми оперирует классическая токсикология. Это можно рассматривать как проявление общих закономерностей реакций биосистем разного уровня организации. Другая аналогия — изменение структуры растительности в районах резких ландшафтных границ (например, переход лес — луг в горах) («Экосистемы...», 1989).

Интервал нагрузки от фонового уровня до значений в верхней критической точке — это оценка величины устойчивости лесного фитocenоза. При этом имеется в виду только один из типов устойчивости — упругость системы по Холлингу (Holling, 1973). Измерить устойчивость другого типа — эластичность — не представляется возможным, поскольку переход от фонового уровня к импактному в масштабе времени жизни нескольких поколений деревьев-эдификаторов можно считать необратимым. «Давление жизни», обычно приводящее к быстрому восстановлению нарушенных территорий, в данном случае неэффективно. Даже если поступление поллютантов будет прекращено, накопленный потенциал токсичности почвы не позволит лесному фитocenозу быстро восстановиться до фонового уровня, как это произошло бы, например, при рубке. На основе модельных имитаций показано, что время восстановления лесной экосистемы после техногенного разрушения — более 2000 лет (Арманд и др., 1987).

Оценки устойчивости разных параметров имеют одинаковую размерность, что позволяет их сравнивать. Травяно-кустарничковый ярус начинает изменяться раньше древесного, когда фоновый уровень загрязнения превышен в 2,8—3,3 раза. Соответствующее значение для древостоя — 3,4—4,5, для параметров возобновления — 4,9—5,7. В пре-

делах группы параметров по каждому ярусу разброс значений достаточно велик. Так, для древостоя устойчивость наиболее чувствительных параметров (средняя высота и запас пихты) соизмерима с устойчивостью травостоя, но ряд параметров (сомкнутость полога, густота живой пихты, запас ели) остаются стабильными вплоть до почти максимальных уровней загрязнения. Параметры доминирующей породы — пихты — начинают изменяться при нагрузках в 2—3 раза меньших, чем для ели. Результирующие показатели (густота древостоя, сомкнутость полога) более консервативны, чем структурные (доля сухостоя). Запас доминирующей породы — один из наиболее чувствительных к загрязнению параметров. В противоположность этому общая биомасса травостоя не меняется в градиенте загрязнения, а первыми на нагрузку реагируют доли отдельных групп (крупнотравья, эксплерентов). По сравнению с ними параметры видового разнообразия более стабильны.

Результаты анализа зависимостей доза — эффект имеют важное прикладное значение. Их ступенчатость можно трактовать как наличие порога в реакции фитоценозов на химическое загрязнение. Это означает, что существуют величины нагрузок, не выводящие систему из фонового состояния. Следовательно, имеется объективное обоснование для введения экологических нормативов как пороговых или подпороговых величин. Если бы зависимости доза — эффект имели вид прямой линии или плавной кривой, такого объективного критерия не существовало бы. Это потребовало бы поиска других подходов либо вынудило устанавливать нормативы произвольно. Таким образом, наличие порога существенно упрощает решение задачи нормирования техногенных нагрузок.

В качестве ориентировочных оценок нормативов предельно допустимых токсических нагрузок на растительность могут быть использованы минимальные из найденных величин абсцисс критических точек. Такой подход к экологическому нормированию (Воробейчик и др., 1992) имеет существенные преимущества перед другими, поскольку сводит к минимуму элемент произвола в определении нормативов. Логика рассуждений при этом следующая. Нагрузка до верхней критической точки рассматривается как допустимая, поскольку не выводит фитоценологические параметры за пределы естественного варьирования и их отклонения от фонового уровня могут считаться несущественными; после прохождения критической точки начинается стремительное изменение параметра, что нельзя признать допустимым (Гродзинский, 1988). Норматив, выраженный в виде необходимой кратности снижения нагрузки, задает положение области критического перехода в пространстве возле источника выбросов таким образом, чтобы граница перехода не выходила за пределы отчуждаемой предприятием территории. По наиболее чувствительным параметрам лесного фитоценоза такая необходимая кратность снижения токсической нагрузки составляет 3,5—4,0 раза. В настоящей работе мы не обсуждаем пути практического использования данных величин.

Наш анализ дозовых кривых подтверждает общий вывод о нелинейном характере реакций фитоценозов на загрязнение (Арманд и др., 1991; Алексеев, Тарасов, 1990; «Комплексная экологическая оценка...», 1992; Салиев, 1989). В то же время использование нами строгий расчет координат критических точек более адекватен задачам оценки устойчивости и экологического нормирования, чем их определение «на глаз». Заметим, что имеющееся приращение информации по сравнению с традиционными исследованиями техногенных трансформаций растительности полностью обусловлено изменением обычной схемы работ (вместо парных сравнений — регистрация парамет-

ров в градиенте нагрузки с синтопным измерением уровней загрязнения). Полученные оценки устойчивости (координаты критических точек) можно считать экспериментальными, поскольку исследования возле источников выбросов — это регистрация результатов полевого эксперимента, начатого во время пуска завода. В этом плане представленные материалы имеют интерес как основа для верификации многочисленных математических моделей реакций экосистем на различные стрессоры (Арманд и др., 1987).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев А. С., Тарасов Е. В. Количественный анализ связи состояния древостоев ели и загрязнения снегового покрова. — В кн.: Экология и защита леса. Л., 1990, с. 3—7.
- Арманд А. Д., Ведюшкин М. А., Тарко А. М. Модель воздействия промышленных загрязнений на лесной биогеоценоз. — В кн.: Воздействие промышленных предприятий на окружающую среду. М., 1987, с. 291—296.
- Арманд А. Д., Кайдакова В. В., Кушнарева Г. В., Добродеев В. Г. Определение пределов устойчивости геосистем на примере окрестностей Мончегорского металлургического комбината. — Изв. АН СССР. Сер. географич., 1991, № 1, с. 93—104.
- Биоиндикация загрязнений наземных экосистем. Под ред. Р. Шуберта. — М.: Мир, 1988. — 350 с.
- Воробейчик Е. Л. Изменение интенсивности деструкции целлюлозы под воздействием техногенной нагрузки. — Экология, 1991, № 6, с. 73—76.
- Воробейчик Е. Л., Садыков О. Ф., Фарафонов М. Г. Методология экологического нормирования аэрогенных загрязнений наземных экосистем от локальных источников. — В кн.: Экологическое нормирование: проблемы и методы. М., 1992, с. 39—40.
- Гродзинский М. Д. Эмпирические и формально-статистические методы определения областей допустимых и нормальных состояний геосистемы. — В кн.: Научные подходы к определению норм нагрузок на ландшафты. М., 1988, с. 215—224.
- Гудериан Р. Загрязнение воздушной среды. — М.: Мир, 1979. — 200 с.
- Загрязнение воздуха и жизнь растений. Под ред. М. Трешоу. — Л.: Гидрометеондат, 1988. — 535 с.
- Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. — М.: Наука, 1984. — 424 с.
- Ильин В. Б. Тяжелые металлы в системе почва — растение. — Новосибирск: Наука, 1991. — 151 с.
- Илькун Г. Н. Газоустойчивость растений. — Киев: Наукова думка, 1979. — 246 с.
- Колесников Б. П., Зубарева Р. С., Смолоногов Е. П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973. — 175 с.
- Комплексная экологическая оценка техногенного воздействия на экосистемы южной тайги. Под ред. А. М. Степанова. — М.: ЦЕПЛ, 1992. — 246 с.
- Крючков В. В. Предельные антропогенные нагрузки и состояние экосистем Севера. — Экология, 1991, № 3, с. 28—40.
- Лесные экосистемы и атмосферные загрязнения. Под ред. В. А. Алексеева. — Л.: Наука, 1990. — 197 с.
- Лукина Н. В., Никонов В. В. Состояние еловых биогеоценозов Севера в условиях техногенного загрязнения. — Апатиты: Кольский научный центр, 1993. — 133 с.
- Махнев А. К., Трубина М. Р., Прямонослова С. А. Лесная растительность в окрестностях предприятий цветной металлургии. — В кн.: Естественная растительность промышленных и урбанизированных территорий Урала. Свердловск, 1990, с. 3—40.
- Николаевский В. С. Биологические основы газоустойчивости растений. — Новосибирск: Наука, 1979. — 278 с.
- Салиев А. В. Моделирование воздействия атмосферных фитотоксикантов на растения — пространственный аспект. — В кн.: Основы биологического контроля загрязнения окружающей среды. М., 1988, с. 137—160.
- Санитарные правила в лесах СССР. — М.: Гослесхоз СМ СССР, 1970. — 16 с.
- Санников С. Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. — М.: Наука, 1992. — 264 с.
- Смит У. Х. Лес и атмосфера. Взаимодействие между лесными экосистемами и примесями атмосферного воздуха. — М.: Прогресс, 1985. — 429 с.
- Степанов А. М. Методология биоиндикации и фонового мониторинга экосистем суши. — В кн.: Экотоксикология и охрана природы. М., 1988, с. 28—108.

- Сыронд Н. А. Влияние газообразных отходов промышленных предприятий на фитоценозы окружающих территорий. — В кн.: Проблемы изучения и охраны природы Прибеломорья. Мурманск, 1987, с. 10—41.
- Черненко Т. В., Степанов А. М., Гордеева М. М. Изменение организации лесных фитоценозов в условиях техногенеза. — Журнал общ. биол., 1989, 50, № 3, с. 388—394.
- Экосистемы в критических состояниях. Под ред. Ю. Г. Пузаченко. — М.: Наука, 1989. — 155 с.
- Burton M. A. S. Biological monitoring of environmental contaminants (Plant.) — London: MARC, 1986. — 247 p.
- Dabrowska-Prot E. The effect of industry on biocoenoses. — Pol. Ecol. Stud., 1984, 10, N 1—2, p. 187—205.
- Holling C. S. Resilience and stability of ecological systems. — Ann. Rev. Ecol. Syst., 1973, 4, p. 1—23.
- Linzon S. N. Effects of airborne sulfur pollutants on plants. — In: Sulfur in the environment. 2. Ecological impacts. N. Y. etc., 1978, p. 109—162.