

## МИКРОМАСШТАБНОЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЕ ВАРЬИРОВАНИЕ ФИТОТОКСИЧНОСТИ ЛЕСНОЙ ПОДСТИЛКИ

© 2003 г. Е. Л. Воробейчик, В. Н. Позолотина

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

Поступила в редакцию 26.01.2003 г.

Оценена пространственная вариабельность (в пределах участка 100x100 м) загрязненности лесной подстилки тяжелыми металлами (Cu, Cd, Pb, Zn), ее кислотности и фитотоксичности (по корневому тесту на проростках из генетически однородной выборки одуванчика лекарственного). Подстилка собрана в трех зонах с разным уровнем токсической нагрузки на территории, подверженной многолетнему полиметаллическому загрязнению выбросами медеплавильного завода на Среднем Урале. Разброс фитотоксичности максимален на участке со средним уровнем загрязнения, где отмечены как очень высокие, так и очень низкие значения, что приводит к возникновению существенной нелинейности в дозовой зависимости. Фитотоксичность подстилки в первую очередь определяют обменные формы металлов. Обнаружен резко выраженный антагонизм между тяжелыми металлами и кислотностью при биотестировании образцов с максимально загрязненного участка.

*Ключевые слова:* тяжелые металлы, кислотность, лесная подстилка, промышленное загрязнение, биотестирование, фитотоксичность, одуванчик лекарственный, пространственное варьирование, зависимости доза–эффект, Средний Урал.

Токсичность тяжелых металлов в почве и лесной подстилке может модифицироваться многими факторами, основные из которых – кислотность, содержание органического вещества, глинистых частиц и емкость катионного обмена (Ладонин, 2002; Alva et al., 2000; Tyler, Olsson, 2001a,б). Соответственно при одинаковом валовом содержании металлов их биодоступность и токсичность в конкретных локалитетах будут существенно зависеть от пространственного варьирования данных факторов. Именно поэтому валовое содержание тяжелых металлов само по себе малоинформативно для оценки и прогнозирования негативных последствий их действия на биоту. Материалы по модификации токсичности поллютантов получены в основном в лабораторных экспериментах, в которых показано, что токсичность металлов для растений, животных и микроорганизмов может различаться на несколько порядков величин в зависимости от выраженности тех или иных модифицирующих факторов (Karustika et al., 1995; Redente et al., 1996). Интересно было выяснить, в какой степени полученные в лабораторных экспериментах эффекты могут иметь место в реальных условиях природных экосистем, достигает ли в природе размах значений модифицирующих факторов в пределах относительно небольших участков такого уровня, чтобы существенно влиять на токсичность почвы и подстилки?

Цель настоящей работы – попытаться ответить на поставленные вопросы. Для этого исследовали микромасштабное (в пределах участка площадью около 1 га) пространственное варьирование загрязненности лесной подстилки тяжелыми металлами, ее кислотности, а также фитотоксичности, оцененной по ростовой реакции растений. Использование биотестирования позволяет оценить суммарное влияние многих, иногда разнонаправленных, факторов во всем многообразии их природного варьирования, “автоматически” выделить наиболее значимые взаимодействия.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Субстрат для биотестирования собран в районе Среднеуральского медеплавильного завода (Свердловская обл., г. Ревда, Средний Урал, южная тайга). Главные ингредиенты выбросов – SO<sub>2</sub> и полиметаллическая пыль (в основном соединения Cu, Pb, Cd, Zn, As). Многолетнее загрязнение (начиная с 1940 г.) привело к значительному подкислению лесной подстилки и увеличению содержания в ней металлов (табл. 1). Закономерности техногенной трансформации лесных экосистем района исследований описаны ранее (Воробейчик и др., 1994).

Лесная подстилка отобрана в ельниках-пихтарниках зеленомошных на серых лесных почвах, расположенных в фоновой (20 км в западу от

**Таблица 1.** Актуальная кислотность лесной подстилки (единиц рН) и содержание в ней тяжелых металлов (мкг/г) в разных зонах токсической нагрузки (во всех зонах проанализировано по 25 образцов)

Элемент	Зона нагрузки		
	фоновая	буферная	импактная
рН	5.36 ± 0.07	4.50 ± 0.04	4.03 ± 0.09
		Подвижные формы	
Cd	4.48 ± 0.21	8.84 ± 0.70	8.98 ± 0.94
Cu	113.23 ± 6.86	1886.62 ± 126.78	6107.66 ± 373.87
Pb	103.50 ± 6.34	664.82 ± 42.36	1438.52 ± 62.04
Zn	356.14 ± 18.21	475.29 ± 34.87	662.57 ± 71.31
		Обменные формы	
Cd	0.75 ± 0.06	3.83 ± 0.31	4.31 ± 0.43
Cu	4.55 ± 0.44	70.88 ± 5.97	622.97 ± 43.30
Pb	0.61 ± 0.08	4.51 ± 0.47	13.64 ± 1.50
Zn	37.22 ± 1.99	155.86 ± 13.47	280.55 ± 20.80

завода), буферной (4.5 км) и импактной (1 км) зонах токсической нагрузки. В каждой зоне заложили по одной площадке 100x100 м, которая была поделена квадратной сеткой на 25 ячеек. В узловых точках сетки подстилка отобрана с площади 15 × 15 см на всю глубину залегания. Подстилку измельчали на механической мельнице и просеивали через сито 2 мм, до проведения анализов образцы хранили в лаборатории в герметично закрытых полиэтиленовых пакетах. Всего проанализировано 75 образцов подстилки.

Концентрации тяжелых металлов (Cu, Pb, Cd, Zn) измерены на атомно-абсорбционном спектрофотометре AAS-3 фирмы “Carl Zeiss” в вытяжках при отношении субстрата к экстрагенту 1 : 10, время экстракции – сутки. Использовали два экстрагента – 5 % HNO<sub>3</sub> и 0.05 М CaCl<sub>2</sub>. Первый дает оценку фракции подвижных форм металлов, что в нашем случае тесно связано с их валовым содержанием; второй характеризует пул обменных форм (Ладонин, 2002). Кислотность подстилки измеряли ионометром в водной вытяжке при отношении подстилки к дистиллированной воде 1 : 25.

В качестве тест-объекта для оценки токсичности использовали проростки одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* s.l.). Это растение – многолетний травянистый поликарпик из семейства астровых (Asteraceae), размножается преимущественно путем нередуцированного партеногенеза без псевдогамии (Поддубная-Арнольди, 1976; Ермакова, 1990), т.е. зародыши развиваются из неоплодотворенных нередуцированных яйцеклеток, без участия отцовских хромосом. Следовательно, семенное потомство одного растения представляет собой фактически клон или чистую линию. Использование такого генетически однородного материала позволяет максимально со-

кратить вариабельность, вносимую индивидуальной генетической изменчивостью. Одуванчик достаточно чувствителен к действию тяжелых металлов (Позолотина и др., 2000). В природных растительных сообществах импактной и буферной зон района исследований этот вид отсутствует. Для экспериментов использовали выборку семян третьего поколения, полученных от единого родоначальника (второе поколение выращено в теплице в оптимальных условиях).

Токсичность лесной подстилки оценивали по корневому тесту, т.е. относительной скорости роста корней проростков, культивируемых на разных по уровню загрязнения субстратах (“Растения ...”, 1983). Семена одуванчика проращивали методом рулонной культуры в сосудах, содержащих суспензию подстилки в дистиллированной воде в пропорциях 1 : 10 (первый эксперимент) и 1 : 50 (второй эксперимент). Каждый образец подстилки тестировали в одной повторности. Растения культивировали в течение двух недель при постоянной температуре и искусственном освещении, ежедневно доливая воду в сосуды для поддержания начальных условий разведения. В конце эксперимента у каждого проростка измеряли длину корня с точностью до 1 мм, а также отмечали наличие и характер некрозов. Сравнивая длину корней проростков в вариантах из буферной и импактной зон с контролем (фоновая зона), определяли степень торможения скорости роста и таким образом косвенно оценивали уровень фитотоксичности субстрата. Дополнительную информацию получали, учитывая долю проростков с некрозами (повторность – экспериментальный сосуд). При анализе частотных распределений повторностью считали отдельный проросток, при корреляционном и регрессионном анализе – сово-

**Таблица 2.** Индексы загрязненности лесной подстилки тяжелыми металлами (1 – по подвижным формам, 2 – по обменным формам) и концентрации в ней иона водорода (мкг/л) в разных зонах токсической нагрузки

Параметр	Индекс-1			Индекс-2			H <sup>+</sup>		
	фоно- вая	буфер- ная	импакт- ная	фоно- вая	буфер- ная	импакт- ная	фоно- вая	буфер- ная	импакт- ная
Среднее арифметическое	1.72	10.66	28.59	2.12	18.76	103.62	5.84	34.64	122.24
Минимум	1.12	5.99	20.60	1.00	10.41	19.38	1.38	8.13	3.31
Максимум	2.69	21.24	50.88	3.54	41.88	183.96	23.99	79.43	295.12
Коэффициент вариации, %	21.35	30.68	26.10	29.99	40.70	34.22	87.97	46.27	58.25

купность проростков в одном сосуде. Объем выборки в первом эксперименте составил 825 проростков для фоновой зоны, 768 – для буферной и 736 – для импактной, во втором – 1466, 1358 и 1301 проростков соответственно.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Загрязненность лесной подстилки возле источника выбросов, оцененная по общему пулу подвижных форм металлов, возрастает по сравнению с фоновой зоной от двух (Cd и Zn) до пятидесяти раз (Cu); загрязненность по обменным формам металлов между зонами различается еще сильнее – от 6 – 7 (Cd и Zn) до 137 раз (Cu) (см. табл. 1). По сравнению со средними значениями регионального фона (Воробейчик, 2003) содержание подвижных форм металлов в 20 км от завода повышено в 1.2 раза для Zn, 2.1 – для Cd, 2.7 – для Cu и 3.0 – для Pb. Превышение минимальных значений регионального фона еще существеннее и составляет 2.4, 4.0, 4.8 и 6.0 раз соответственно. Следовательно, рассматриваемый в данной работе фоновый участок можно охарактеризовать как умеренно загрязненный по сравнению с региональным фоном.

На фоновой территории обменные формы металлов составляют небольшую долю от подвижных: 0.6 % – для Pb, 4 % – для Cu, 10% – для Zn и 17 % – для Cd. В загрязненных зонах ряд металлов по данному критерию сохраняется прежним, но увеличиваются абсолютные значения долей обменных форм, особенно цинка и кадмия. В импактной зоне они составляют 0.9 % для Pb, 10% – для Cu, 42 % – для Zn и 48 % – для Cd, в буферной – 0.6, 4, 33 и 43% соответственно. Кислотность подстилки в импактной зоне возрастает почти на 1.5 рН по сравнению с фоновой.

При объединении данных по всем зонам в одну выборку обнаружены очень тесные положительные корреляции между содержанием отдельных элементов. Для пары Cu–Pb коэффициент линейной корреляции равен 0.92, для Cd–Zn он достигает 0.90, в остальных сочетаниях данный показатель лежит в интервале 0.43–0.65 (во всех случаях

$p \ll 0.001$ ). Такая ситуация делает корректным использование агрегационного индекса токсической нагрузки, предназначенного для свертывания информации о загрязненности субстрата:

$$K_i = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \frac{C_{ij}}{C_{jf}}$$

где  $K_i$  – индекс загрязненности  $i$ -й точки,  $C_{ji}$  – концентрация  $j$ -го элемента в  $i$ -й точке,  $C_{jf}$  – минимальная концентрация  $j$ -го элемента в фоновой зоне,  $n$  – количество анализируемых элементов. Индекс показывает, во сколько раз превышен фоновый уровень загрязненности в среднем по всем металлам. Наиболее сильно индекс коррелирует с содержанием меди и свинца (коэффициент корреляции равен 0.94–0.99,  $p \ll 0.001$ ), что свидетельствует о максимальном вкладе именно этих элементов в его изменение.

Индекс нагрузки, рассчитанный по концентрациям подвижных форм, возле источника выбросов превышает фоновое значение в среднем в 16.6 раза, обменных форм – в 48.9 раза. Максимальный разброс значений индекса и концентраций иона водорода наблюдается в импактной зоне (табл. 2). При этом превышение максимальных значений над минимальными составляет 89.2 раза для концентрации иона водорода, 9.5 раза – для индекса по обменным формам, 2.5 раза – по подвижным. В буферной и фоновой зонах разброс значений индекса менее сильный (отношение максимума к минимуму составляет 2.4–4.0 раза), тогда как разброс концентраций иона водорода остается значительным (9.7–17.4). Коэффициенты вариации индексов нагрузки, характеризующие разброс в среднем по всем частям частотного распределения, а не только по его крайним значениям, максимальны в буферной зоне – они в 1.4 раза превышают минимальные значения, которые регистрируются в фоновой зоне. Как абсолютные значения индекса нагрузки, так и коэффициенты вариации выше для обменных форм, чем для подвижных. В противоположность индексу нагрузки коэффициент вариации концентрации иона водорода максимален в фоновой зоне

**Таблица 3.** Фитотоксичность подстилки (средняя длина корня, учетная единица – экспериментальный сосуд) в разных зонах нагрузки и при разных условиях проведения биотестирования

Статистический параметр	Соотношение подстилка : вода					
	1 : 10			1 : 50		
	фоновая	буферная	импактная	фоновая	буферная	импактная
Среднее арифметическое, мм	15.0	6.7	1.7	27.9	22.1	3.5
Асимметрия	1.62** (0.03)	0.39 (0.68**)	3.79** (4.8**)	-0.92* (-0.56**)	-1.15** (-0.20**)	4.12** (3.74**)
Эксцесс	4.53** (-0.08)	0.20 (-0.28)	15.93** (28.37**)	0.29 (-0.07)	0.78 (-0.67**)	18.51** (14.98**)
Минимум, мм	11.4	2.3	1.0	18.6	5.7	1.1
Максимум, мм	23.4	11.5	7.9	32.9	29.8	23.4
Коэффициент вариации, %:						
аналитический	16.5	34.3	79.1	12.9	27.4	128.6
медианный	11.4	22.3	33.1	11.1	13.7	55.3

Примечание. В скобках приведены значения коэффициентов асимметрии и эксцесса, когда повторностью считали отдельный проросток. Достоверность отличий от нуля асимметрии и эксцесса: \* –  $p < 0.05$ ; \*\* –  $p < 0.01$ .

и минимален - в буферной; при этом он существенно выше коэффициентов вариации индексов.

Результаты биотестирования свидетельствуют о том, что ростовые реакции растений сильно различаются в зависимости от зоны нагрузки и условий проведения опытов (табл. 3). В первом эксперименте (более концентрированная суспензия) длина корня растений, выращенных на субстрате из импактной и буферной зон, была значительно ниже, чем в контроле. Частотные распределения в этих вариантах – эксцессивны и асимметричны, фактически односторонни, узки диапазоны изменчивости (рис. 1). Очевидно, из-за токсичности субстрата рост корней был подавлен на самых ранних этапах развития у большей части растений. Индекс толерантности (отношение средней длины корней растений, выращенных на тестируемой среде, к аналогичному показателю в фоновой зоне) составил для буферной зоны 0.45, для импактной – 0.12. При выращивании на подстилке из импактной зоны практически у всех проростков (от 81 до 100%) отмечен некроз корневых меристем, в буферном варианте их доля в среднем составила 7.3% (разброс 0–51%), в фоновом – случаи некроза были единичны (в среднем 1.3%, разброс – от 0 до 17.6%).

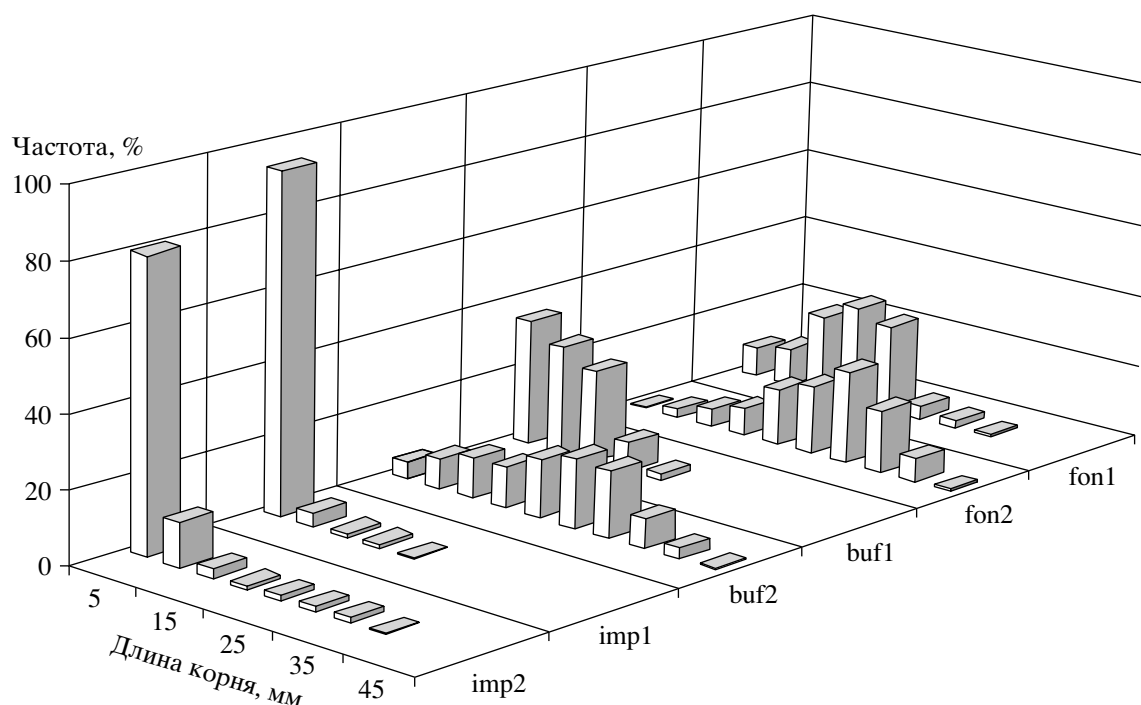
Во втором опыте (менее концентрированная подстилка) условия для роста растений были более благоприятны: средняя длина корней в фоновом варианте почти в два раза больше, чем в первом опыте. За счет смещения верхней границы значительно расширились диапазоны изменчивости во всех выборках (см. табл. 3). Для импактной зоны индекс толерантности был по-прежнему очень низким (0.13), также неизменно высокими

остались коэффициенты эксцесса и асимметрии. При переходе от фоновой зоны к импактной даже меняется знак у коэффициента асимметрии: правостороннее распределение трансформировалось в левостороннее. Субстраты из буферной зоны вызвали достоверное подавление роста корней по сравнению с фоновым вариантом ( $t$ -критерий Стьюдента равен 4.64,  $p < 0.001$ ), но угнетение не было таким сильным, как в первом эксперименте (индекс толерантности составил 0.79). В данном диапазоне концентраций металлов выявилось многообразие реакций растений на токсическое воздействие, характерное для фоновой зоны (см. рис. 1).

В дополнительном эксперименте использовали подстилку из импактной зоны, увеличив отношение субстрата к воде до 1 : 100. И в этом случае токсичность субстрата была столь же большой, и результаты практически не отличались от данных второго опыта.

Во всех экспериментах самые высокие коэффициенты вариации длины корня характерны для тестирования подстилки из импактной зоны. Аналогичная закономерность – повышение вариативности признаков в экстремальных условиях – проявляется у разных объектов и при самом широком спектре действующих факторов (Безель и др., 2001).

Зависимость между загрязненностью подстилки и реакцией биотеста в масштабе всего градиента хорошо описывается S-образной логистической кривой на рис. 2, на котором представлены результаты второго эксперимента (зависимость по данным первого опыта аналогична). В пределах буферной зоны максимальные значения ток-



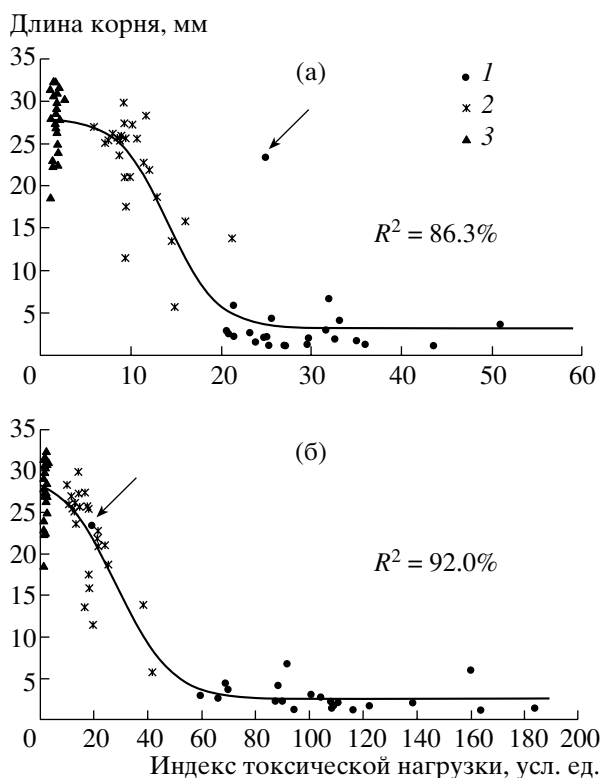
**Рис. 1.** Частотное распределение длины корня (учетная единица – проросток) при выращивании растений в суспензии лесной подстилки из фоновой (fon), буферной (buf) и импактной (imp) зон. Отношение субстрата к воде равно 1 : 10 (1) и 1 : 50 (2).

сичности соизмеримы со значениями в импактной зоне; в свою очередь минимальные значения равны фоновому уровню. При оперировании индексом нагрузки, который рассчитан по концентрациям подвижных форм металлов, видно, что выпадающий образец из импактной зоны с очень низкой фитотоксичностью соответствует высокому содержанию металлов (см. рис. 2а). Однако именно в данном образце зарегистрированы аномально низкие для импактной зоны значения кислотности: рН равен 5.48, в то время как для остальных образцов он лежит в интервале 3.68–4.45. Использование индекса нагрузки, рассчитанного по обменным формам металлов, все составляет по своим местам: прежде выпадающая точка из импактной зоны сдвигается к облаку буферных точек и логистическая функция значительно лучше аппроксимирует дозную зависимость (см. рис. 2б). Наличие этого выпадающего образца объясняет большие различия между аналитическим и медианным коэффициентами вариации, последний рассчитан по Л.А. Животовскому (1991) и не зависит от выпадающих значений (см. табл. 3).

Рассмотрение зависимости между содержанием металлов и реакцией биотеста отдельно по каждой зоне нагрузки показывает, что в фоновой зоне связь практически отсутствует (табл. 4). В буферной зоне фитотоксичность отрицательно связана с содержанием металлов. Особенно от-

четливо это проявляется для эксперимента с менее концентрированной суспензией и для обменных форм металлов. При биотестировании подстилки из импактной зоны зарегистрированы как отрицательные, так и положительные достоверные корреляции между содержанием металлов и фитотоксичностью. Однако более подробный анализ показывает, что их наличие обусловлено единственной выпадающей точкой, рассмотренной выше. При ее исключении коэффициенты корреляции в большинстве случаев становятся недостоверными. Аналогичным образом “исчезает” зависимость между кислотностью и фитотоксичностью в варианте с менее концентрированной суспензией, однако в последнем случае связь с рН остается достоверной и при исключении выпадающего образца. Таким образом, тесная и стабильная связь между содержанием металлов и фитотоксичностью наблюдается только в буферной зоне, тогда как для фоновой и импактной зон связь неустойчива и, скорее всего, носит случайный характер.

Пошаговый регрессионный анализ позволяет выделить ведущие детерминанты фитотоксичности (табл. 5). Учитывая сильную скоррелированность объясняющих переменных между собой, мы использовали вариант гребневой регрессии, специально разработанный для таких случаев. В буферной зоне определяющее значение имеет содержание обменных форм металлов, которое в



**Рис. 2.** Зависимость средней длины корня (учетная единица – экспериментальный сосуд) от содержания тяжелых металлов в лесной подстилке (отношение субстрата к воде равно 1:50). Индекс нагрузки оценен по подвижным (а) и обменным (б) формам тяжелых металлов.

1 – подстилка из импактной зоны, 2 – из буферной, 3 – из фоновой. Стрелкой показана выпадающая точка (обсуждение см. в тексте);  $R^2$  – коэффициент детерминации при аппроксимации зависимости логистическим уравнением.

свою очередь зависит от подвижных форм и pH. Так, в буферной зоне  $R^2$  (скорректированный коэффициент детерминации) множественной регрессии (зависимая переменная – концентрация обменной формы, объясняющие – концентрация подвижной формы и pH) для рассматриваемых четырех элементов лежит в пределах 0.68–0.89 ( $F_{2,22} = 26.15–93.65$ , во всех случаях  $p \ll 0.0001$ ), в импактной зоне  $R^2 = 0.45–0.89$  ( $F_{2,21} = 10.32–91.25$ , как минимум  $p < 0.001$ ). Возможно, этим объясняется то обстоятельство, что основными детерминантами фитотоксичности в импактной зоне оказываются кислотность в сочетании с концентрацией подвижных форм либо только кислотность. В варианте с более концентрированной суспензией основным детерминантом оказался кадмий, тогда как при большем разбавлении его заменил цинк. Такая “взаимозаменяемость” обусловлена тем, что концентрации обменных форм этих элементов в буферной зоне связаны почти функциональной зависимостью (коэффициент корреля-

ции равен 0.97,  $p \ll 0.0001$ ). В целом полученные зависимости укладываются в современные представления о связи подвижности, биодоступности и токсичности тяжелых металлов, с одной стороны, и кислотности среды – с другой (Alva et al., 2000; Brun et al., 1998, 2001; Gray et al., 1999; Salam, Helmke, 1998; Tyler, Olsson, 2001a, б).

Сопоставление пространственных распределений (интерполяция выполнена в программе Surfer 6.04 методом кригинга с использованием сферической модели) содержания подвижных форм металлов, кислотности и фитотоксичности подтверждает выводы, сделанный по результатам корреляционного и регрессионного анализов (рис. 3). Видно, что в буферной зоне реакция биотеста результирует разнонаправленное действие накопленных в подстилке металлов и ее кислотности. При этом пространственные мозаики совпадают не по отдельным изолированным точкам, как это наблюдается в импактной зоне, а по целым областям рассматриваемого участка. В фоновой зоне пространственные мозаики рассматриваемых показателей независимы.

Полученные нами результаты могут быть использованы при обсуждении общих закономерностей реагирования биоты на химическое загрязнение. Реакция на токсическую нагрузку многих групп организмов, даже по интегральным показателям, имеет резко выраженный нелинейный характер, что находит отражение в “классической” S-образной форме кривых доза–эффект, связывающих поступление поллютантов в экосистему и функционирование биоты (Воробейчик и др., 1994). Существование нелинейности означает, что в очень узком интервале токсических нагрузок в переходной зоне резко увеличено разнообразие наблюдаемых состояний биоты, т.е. при одном и том же уровне нагрузки могут быть зарегистрированы как почти фоновые, так и почти импактные варианты состояния. Иначе говоря, в зоне перехода имеет место триггерный эффект, под которым понимается стремительное “переключение” биоты из нормального (фоновое) режима функционирования в максимально нарушенный (импактный).

Безусловно, использованный в нашей работе корневой тест – очень упрощенная модель реакции биоты на токсическую нагрузку. Тем не менее в полученной дозовой зависимости также наблюдается выраженный триггерный эффект: в буферной зоне разброс фитотоксичности покрывает почти весь диапазон возможных значений, а переход от фоновому уровню к импактному занимает лишь 15–19% от общей величины всего градиента нагрузки. Следовательно, пространственное варьирование концентраций поллютантов в буферной зоне даже в пределах относительно небольшого участка приводит к возникновению нелинейности в реакции био-

**Таблица 4.** Коэффициенты линейной корреляции Пирсона между средней длиной корня и концентрациями элементов в разных зонах токсической нагрузки и при разных условиях проведения биотестирования

Элемент	Соотношение подстилка : вода					
	1 : 10			1: 50		
	фоновая	буферная	импактная	фоновая	буферная	импактная
pH	0.12	-0.08	0.87*** (0.70***)	-0.30	0.20	0.78*** (0.34)
Подвижные формы						
Cu	0.01	-0.41*	0.02 (0.35)	0.20	-0.65***	-0.12 (0.01)
Cd	0.19	-0.47*	0.59** (0.49*)	0.18	-0.46*	0.45* (0.07)
Pb	0.16	-0.19	-0.42* (-0.06)	0.21	-0.54**	-0.55** (-0.44*)
Zn	0.24	-0.45*	0.86*** (0.60**)	-0.06	-0.47*	0.76*** (0.15)
Ind	0.18	-0.41*	0.04 (0.34)	0.17	-0.64***	-0.11 (-0.04)
Обменные формы						
Cu	-0.19	-0.38	-0.61** (-0.30)	0.13	-0.75***	-0.59** (-0.25)
Cd	-0.05	-0.58**	0.29 (0.31)	0.36	-0.75***	0.18 (0.03)
Pb	-0.21	-0.16	-0.45* (-0.31)	0.29	-0.59**	-0.43* (-0.26)
Zn	0.11	-0.57**	0.54** (0.35)	0.23	-0.77***	0.45* (0.08)
Ind	-0.22	-0.36	-0.57** (-0.29)	0.32	-0.75***	-0.55** (-0.26)

Примечание. В скобках приведены значения коэффициента корреляции в импактной зоне без выпадающей точки. Ind – индекс токсической нагрузки. Достоверность отличий от нуля коэффициента корреляции: \* –  $p < 0.05$ ; \*\* –  $p < 0.01$ ; \*\*\* –  $p < 0.001$ .

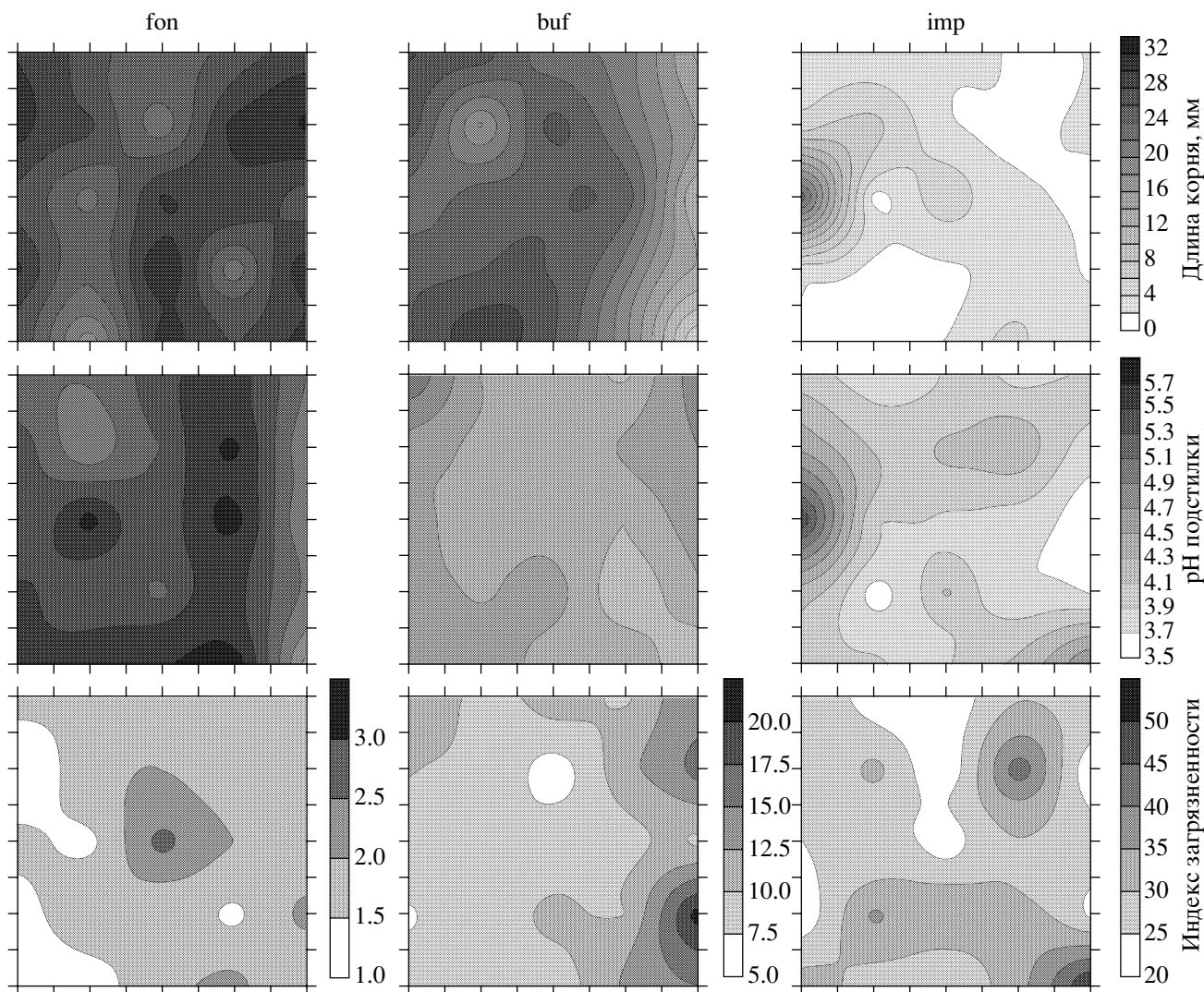
**Таблица 5.** Параметры достоверных (на 5%-ном уровне значимости) уравнений множественной линейной регрессии для связи между средней длиной корня и содержанием элементов в подстилке в разных зонах нагрузки

Параметр	Соотношение подстилка : вода			
	1 : 10		1 : 50	
	буферная	импактная	буферная	импактная
Объясняющие переменные	Cd-2 (-0.52)	pH (0.63)	Zn-2 (-0.57) Pb-1 (-0.38)	Pb-2 (-0.30) pH (0.27)
$R^2$	0.27	0.41	0.58	0.19
$F$ -отношение	$F_{1, 23} = 9.78$	$F_{1, 21} = 16.49$	$F_{2, 22} = 17.54$	$F_{2, 20} = 3.50$
$p$	0.00473	0.00056	0.00003	0.04975

Примечание. В фоновой зоне во всех вариантах множественная регрессия незначима на 5%-ном уровне. Для импактной зоны уравнения рассчитаны для массива данных без выпадающей точки. Цифра рядом с обозначением элемента: 1 – подвижные формы, 2 – обменные формы; в скобках приведено значение бета-коэффициента при объясняющей переменной в уравнении регрессии;  $R^2$  – скорректированный коэффициент множественной детерминации.

ты и в определенной степени может служить объяснением триггерного эффекта. Учитывая, что при биотестировании использована генетически однородная выборка, можно говорить о том, что именно высокое пространственное варьирование содержания токсичных форм тяжелых металлов, которое, в свою очередь, определяется наложением двух пространственных мозаик – валового содержания и кислотности субстрата, – ключевой механизм возникновения триггерного эффекта в реакции биоты на токсическую нагрузку.

Таким образом, результаты анализа микро-масштабного пространственного варьирования загрязненности лесной подстилки тяжелыми металлами и ее фитотоксичности позволяют утвердительно ответить на поставленные вопросы. При среднем уровне поступления поллютантов от точечного источника даже в пределах относительно небольшого участка наблюдается очень большой разброс фитотоксичности подстилки обусловленный большим варьированием как содержания металлов, так и кислотности субстрата. Именно кислотность можно считать основным



**Рис. 3.** Пространственное варьирование в пределах площадки  $100 \times 100$  м фитотоксичности лесной подстилки (отношение субстрата к воде равно 1 : 50), оцененной по длине корня, pH подстилки и индекса загрязненности субстрата тяжелыми металлами (подвижные формы) в фоновой (fon), буферной (buf) и импактной (imp) зонах.

фактором, модифицирующим токсичность подстилки: в рассмотренном нами диапазоне pH доля обменной фракции металлов, в наибольшей степени доступной растениям и тем самым максимально детерминирующей токсичность, при прочих равных условиях напрямую зависит от кислотности. Следствие широкого диапазона пространственной изменчивости фитотоксичности подстилки – возникновение выраженной нелинейности в дозовой зависимости: при относительно небольшом перепаде уровня токсической нагрузки наблюдается максимальный разброс реакции биотеста.

Возможность модификации действия поллютантов естественными экологическими факторами известна давно, однако данные получены в основном в лабораторных экспериментах, когда в среду вносятся фиксированные концентрации поллютантов

на фоне контролируемых значений прочих параметров. Нами продемонстрирована модификация токсичности тяжелых металлов высокими и низкими значениями кислотности подстилки на материале из природных экосистем. Это означает, что эффекты, неоднократно показанные в лабораторных экспериментах, в частности отсутствие ингибирующего действия тяжелых металлов на фоне высоких значений pH почвенного раствора (Alva et al., 2000), действительно имеют место в природных условиях при реально существующем разбросе значений pH и должны учитываться при анализе реакции биоты на токсическую нагрузку.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 01–05–65258). Авторы признательны Э.Х. Ахуновой за измерение концентраций тяжелых металлов, Е.В. Прокопович – за из-



мерение кислотности, Н.В. Кузнецовой и Е.В. Ульяновой – за техническую помощь при проведении биотестирования.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Безель В.С., Позолотина В.Н., Бельский Е. А., Жуйкова Т. В. Изменчивость популяционных параметров: адаптация к токсическим факторам среды // Экология. 2001. № 6. С. 441–447.
- Воробейчик Е.Л. Реакция лесной подстилки и ее связь с почвенной биотой при токсическом загрязнении // Лесоведение. 2003. № 2. С. 32–42.
- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
- Ермакова И.М. Одуванчик лекарственный. Номенклатура и систематическое положение // Биологическая флора Московской области. М., 1990. Т. 8. С. 210–269.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
- Ладонин Д.В. Соединения тяжелых металлов в почвах – проблемы и методы изучения // Почвоведение. 2002. № 6. С. 682–692.
- Поддубная-Арнольди В. А. Цитозембриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 508 с.
- Позолотина В.Н., Жуйкова Т.В., Безель В.С. Механизмы адаптации к техногенному стрессу в ценопопуляциях растений (*Taraxacum officinale* s.l.) // Докл. РАН. 2000. Т. 371. № 4. С. 565–568.
- Растения в экстремальных условиях минерального питания: эколого-физиологические исследования / Под ред. Школьника М.Я., Алексеевой-Поповой Н.В. Л.: Наука, 1983. 176 с.
- Alva A. K., Huang B., Paramasivam S. Soil pH affects copper fractionation and phytotoxicity // Soil Sci. Soc. Am. J. 2000. V. 64. P. 955–962.
- Brun L.A., Maillet J., Hinsinger P., Pepin M. Evaluation of copper availability to plants in copper-contaminated vineyard soils // Environmental Pollution. 2001. V. 111. P. 293–302.
- Brun L.A., Maillet J., Richarte J. et al. Relationships between extractable copper, soil properties and copper uptake by wild plants in vineyard soils // Environmental Pollution. 1998. V. 102. P. 151–161.
- Gray C.W., McLaren R.G., Roberts A.H.C., Condron L.M. Effect of soil pH on cadmium phytoavailability in some New Zealand soils // New Zealand J. Crop and Horticultural Science. 1999. V. 27. P. 169–179.
- Kapustka L.A., Lipton J., Galbraith H., Cacela D., LeJeuune K. Metals and arsenic impacts to soils, vegetation communities, and wildlife habitat in Southwest Montana uplands contaminated by smelter emissions: II. Laboratory phytotoxicity studies // Environmental Toxicology and Chemistry. 1995. V. 14. P. 1905–1912.
- Redente E.F., Zadeh H., Paschke M.W. Phytotoxicity of smelter-impacted soils in Southwest Montana, USA // Environmental Toxicology and Chemistry. 1996. V. 21. P. 269–274.
- Salam A.K., Helmke P.A. The pH dependence of free ionic activities and total dissolved concentrations of copper and cadmium in soil solution // Geoderma. 1998. V. 83. P. 281–291.
- Tyler G., Olsson T. Concentrations of 60 elements in the soil solution as related to the soil acidity // Europ. J. Soil Science. 2001a. V. 52. P. 151–165.
- Tyler G., Olsson T. Plant uptake of major and minor mineral elements as influenced by soil acidity and liming // Plant and Soil. 2001b. V. 230. P. 307–321.