

УДК 574.4:546.26+504.5:661+631.46

ПОЧВЕННОЕ ДЫХАНИЕ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ В ГРАДИЕНТАХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ ВЫБРОСАМИ МЕДЕПЛАВИЛЬНЫХ ЗАВОДОВ

© 2011 г. И. А. Сморкалов, Е. Л. Воробейчик

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: ivan.a.smorkalov@gmail.com

Поступила в редакцию 08.06.2011 г.

Исследовано влияние промышленного загрязнения на почвенное дыхание, измеренное *in situ*. Рассмотрены два градиента, сформированные выбросами крупных медеплавильных заводов — Среднеуральского (елово-пихтовые леса) и Карабашского (березовые леса). Загрязнение слабо влияет на почвенное дыхание — его резкое снижение наблюдается только на участке техногенной пустоши. Отсутствует связь почвенного дыхания с расстоянием до источника выбросов, содержанием металлов в подстилке и ее кислотностью. Высказано предположение, что это может быть связано со смешением соотношения корневого и микробияльного компонентов дыхания в градиенте загрязнения.

Ключевые слова: почвенное дыхание, измерение *in situ*, эмиссия CO₂, лесная подстилка, лесные экосистемы, Средний Урал, Южный Урал, медеплавильный завод, тяжелые металлы, сернистый ангидрид, кислотность, рН.

Почвенное дыхание — один из ключевых компонентов цикла углерода наземных экосистем, определяемый метаболической активностью почвенной микрофлоры, корневых систем растений (включая микоризы) и почвенной фауны (Luo, Zhou, 2006; Наумов, 2009). При измерении *in situ* оценивают скорость эмиссии CO₂ с поверхности почвы, что интегрально характеризует интенсивность продукционных (дыхание автотрофов) и деструкционных (дыхание гетеротрофов) процессов (Hanson et al., 2000; Kuzyakov, 2006). Соответственно почвенное дыхание широко используют как для оценки продуктивности экосистем, так и для анализа активности почвенного микробоценоза (Ryan, Law, 2005). В почвенной микробиологии дыхание чаще всего оценивают *ex situ* — в лабораторных условиях в образцах почвы, из которой удалены корни (в большинстве случаев как часть процедуры измерения биомассы микроорганизмов методом субстрат-индуцированного дыхания).

Экспериментальное внесение больших доз тяжелых металлов при длительной экспозиции обычно снижает интенсивность почвенного дыхания (Doelman, Naanstra, 1984; Hattori, 1992; Laskowski et al., 1994; Aoyama, Nagumo, 1997; Frey et al., 2006; Akerblom et al., 2007), хотя кратковременный эффект может быть и положительным (Bardgett, Sagar, 1994). При измерении *ex situ* установлено уменьшение эмиссии CO₂ из почв, подверженных полиметаллическому загрязнению возле крупных металлургических предприятий (Ebregt, Boldewijn, 1977; Nordgren et al., 1986; Fritze et al., 1989; Vanhala,

Ahtiainen, 1994; Zwoliński, 1994; Yao et al., 2003), автоторог (Gülser, Erdoğan, 2008) и в городской среде (Papa et al., 2010). Однако в ряде случаев не выявлено изменений почвенного дыхания в градиенте промышленного загрязнения (Paton et al., 2006; Stefanowicz et al., 2008).

Большинство работ, связанных с изучением влияния загрязнения, базируется на оценках почвенного дыхания, полученных *ex situ*, т.е. характеризующих только микробиальную активность. Лишь в единичных публикациях рассмотрено влияние загрязнения на дыхание *in situ* (Ramsey et al., 2005a, б; Kozlov et al., 2009), причем обнаружено как его снижение, так и отсутствие изменений. Недостаточность сведений и противоречивость результатов определяют необходимость накопления большего объема информации о влиянии загрязнения на эмиссию CO₂ в природных условиях. Цель данной работы — анализ изменения интенсивности почвенного дыхания, измеренного *in situ*, в двух градиентах загрязнения, сформированных крупными точечными источниками эмиссии поллютантов.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ

Работы проведены возле двух крупных предприятий цветной металлургии — Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ) и Карабашского медеплавильного завода (КМЗ): СУМЗ, действующий с 1940 г., расположен на Среднем Урале (подзона южной тайги) около г. Ревды, в 50 км к западу от

г. Екатеринбург; КМЗ, действующий с 1910 г., расположен на Южном Урале (подзона предлесостепных сосново-березовых лесов лесной зоны) около г. Карабаша, в 90 км к северо-западу от г. Челябинска. Состав выбросов предприятий сходен: основные ингредиенты — SO_2 и пылевые частицы с сорбированными металлами и металлоидами (Cu, Pb, Cd, Zn, Fe, As, Hg и др.). Заводы также сопоставимы по мощности: в конце 1980-х годов каждый из них ежегодно выбрасывал около 160 тыс. т поллютантов, в середине 2000-х годов — около 30–40 тыс. т. Все это время СУМЗ действовал непрерывно, тогда как деятельность КМЗ была приостановлена с 1989 по 1997 г.

Загрязнение территории и трансформация различных групп биоты возле рассматриваемых предприятий подробно охарактеризованы ранее (Комплексная экологическая оценка ..., 1992; Воробейчик и др., 1994; Кайгородова, Воробейчик, 1996; Purvis et al., 2004; Бельская, Зиновьев, 2007; Kozlov et al., 2009; Trubina, 2009; Золотарев, 2009; Бельский, 2010; Мухачева и др., 2010). В обоих районах хорошо выражены фоновая (20–30 км от завода), буферная (4–15 км) и импактная (до 2–5 км) зоны, характеризующие последовательные стадии техногенной дигрессии лесных экосистем. В непосредственной близости от КМЗ образовалась обширная техногенная пустошь — специфический “лунный” ландшафт, частично переработанный эрозионными процессами, практически лишенный высшей растительности и естественного почвенного покрова (верхние слои почвы замещены техногенными поверхностными образованиями из эрозионных наносов). Возле СУМЗа техногенная пустошь представлена фрагментарно (только к востоку от завода) и не включена в наш анализ.

В районе СУМЗа работы проведены в ельниках-пихтарниках. Под действием загрязнения произошла смена растительных ассоциаций (от неморально-кисличных через разнотравно-злаковые до мохово-хвощовых и мертвопокровных). Почвенный покров представлен горно-лесными бурями, дерново-подзолистыми и серыми лесными почвами. В фоновой зоне мощность подстилки равна 2–3 см, в буферной — 5–7 см, в импактной — до 10–15 см.

В районе КМЗ работы проведены в производных березняках, образовавшихся на месте сосновых лесов. Загрязнение вызвало закономерную смену растительных ассоциаций (от разнотравных через разнотравно-злаковые до мертвопокровных). Почвенный покров представлен буроземами, дерново-подзолистыми и темно-серыми почвами. В фоновой и буферной зонах мощность подстилки равна 1–4 см, в импактной — до 8–10 см, на пустоши подстилка полностью отсутствует.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для каждого градиента выбрали по 10 участков: в районе СУМЗа они располагались в одном направлении (к западу от завода), КМЗ — в двух (к северу и югу). На каждом участке было заложено по 3 пробные площади в сходных ландшафтных и почвенно-растительных условиях (отстоят на 50–200 м друг от друга). В районе СУМЗа почвенное дыхание измеряли 5–8 июля 2010 г., КМЗ — 13–16 июля 2010 г. (время измерений — с 10 до 16 ч). На каждой пробной площади дыхание измеряли в 5 случайно выбранных точках (отстоят не менее чем на 5 м друг от друга). Всего выполнено 295 измерений на 59 пробных площадях.

Скорость потока CO_2 с поверхности почвы измерена полевым респирометром SR1LP (Qubit Systems, Канада), работающем по принципу закрытого динамического камерного метода (Luo, Zhou, 2006). После установки измерительной камеры на поверхность почвы воздух циркулирует внутри замкнутой системы, состоящей из камеры, насоса, датчика скорости потока и инфракрасного газоанализатора, подключенного к портативному компьютеру. Концентрация CO_2 в системе обычно растет линейно (до момента насыщения), что позволяет рассчитать скорость эмиссии газа из почвы. Камеру (цилиндр диаметром 10 см и высотой 12.5 см) втыкали в подстилку (зеленые части сосудистых растений были предварительно срезаны) на глубину около 2 см на 3–4 мин, скорость потока составляла 450–500 мл/мин. Интенсивность почвенного дыхания ($\text{мг CO}_2/\text{м}^2/\text{ч}$) рассчитывали по наклону кривой накопления CO_2 с учетом объема системы, площади основания камеры и температуры почвенного воздуха. Для расчетов выбирали максимально линейный участок кривой (для которого коэффициент корреляции составлял более 0.97), отступив не менее 30 с от начала измерения. Температуру подстилки определяли почвенным термометром, входящим в комплект респирометра, в непосредственной близости от места установки камеры на глубине 2–3 см.

На каждой пробной площади (кроме участка техногенной пустоши) отбирали по 5 смешанных образцов (каждый составлен из 5 индивидуальных) лесной подстилки для оценки содержания подвижных форм тяжелых металлов (Cu, Pb, Cd) и кислотности. Металлы экстрагировали 5%-ной HNO_3 (отношение подстилки к экстрагенту равно 1 : 10, время экстракции — сутки), концентрации измерены на атомно-абсорбционном спектрометре AAS 6 Vario (Analytik Jena, Германия); pH водный измерен с помощью ионометра inoLab 740 (WTW, Германия); отношение подстилки к деионизированной воде равно 1 : 25.

Для статистической обработки использовали однофакторный и двухфакторный дисперсионный анализы (ANOVA); множественные сравнения выполнены по Тьюки. Степень влияния загрязнения

Параметры загрязнения лесной подстилки и величина почвенного дыхания на разном удалении от двух исследованных медеплавильных заводов

Зона	Участок	Концентрация, мкг/г			pH _{водный}	Почвенное дыхание, мг CO ₂ /м ² /ч	Температура подстилки, °С
		Cu	Pb	Cd			
Район СУМЗа							
Фоновая	R33W	31.6 (3.3)	73.1 (4.1)	2.9 (0.2)	4.8 (0.1)	759.3 (106.5)	11.9 (0.1)
	R29W	30.3 (0.8)	71.3 (7.0)	2.5 (0.2)	5.1 (0.2)	756.5 (34.1)	14.0 (0.5)
	R20W	39.0 (12.8)	76.0 (14.6)	3.1 (0.3)	5.5 (0.2)	664.6 (19.9)	14.0 (0.7)
Буферная	R10W	231.2 (67.0)	345.2 (20.4)	7.6 (0.7)	4.8 (0.2)	737.6 (8.7)	12.1 (0.1)
	R7W	371.0 (27.0)	527.9 (62.5)	12.3 (0.9)	5.0 (0.2)	736.8 (67.3)	11.5 (0.2)
	R6W	714.8 (199.8)	819.2 (44.7)	15.4 (1.6)	4.6 (0.1)	611.2 (36.3)	11.1 (0.1)
	R4W	1020.8 (46.7)	1135.7 (203.1)	12.0 (2.4)	4.4 (0.1)	605.6 (25.9)	9.8 (0.1)
Импактная	R3W	3368.3 (308.6)	2677.8 (210.5)	32.9 (1.2)	4.4 (0.2)	707.2 (46.0)	13.5 (0.3)
	R2W	5530.4 (312.8)	2780.9 (263.8)	28.1 (5.2)	4.0 (0.1)	848.2 (121.8)	13.9 (0.5)
	R1W*	3243.4 (468.8)	3069.0 (281.3)	38.7 (5.6)	4.5 (0.1)	463.4 (102.1)	16.3 (0.7)
Район КМЗ							
Фоновая	K32N	37.4 (0.5)	72.0 (2.6)	1.7 (0.1)	6.4 (0.1)	1083.4 (109.9)	18.9 (0.3)
	K27S	18.6 (1.0)	55.0 (1.5)	1.4 (0.1)	6.6 (0.1)	745.2 (106.2)	14.4 (0.2)
	K26S	24.6 (0.7)	75.7 (3.2)	1.6 (0.1)	6.7 (0.1)	625.0 (39.2)	13.7 (0.1)
Буферная	K18N	89.7 (5.6)	172.9 (6.7)	2.8 (0.1)	6.4 (0.1)	958.0 (117.5)	16.7 (0.2)
	K12S	104.5 (3.1)	275.4 (16.6)	4.3 (0.1)	6.6 (0.1)	673.3 (89.7)	14.0 (0.1)
	K11N	235.0 (57.9)	401.9 (54.2)	5.7 (0.4)	6.4 (0.1)	1047.2 (82.9)	15.8 (0.4)
	K9S	421.1 (60.9)	650.0 (34.3)	8.7 (0.3)	6.6 (0.1)	986.4 (168.6)	14.2 (0.2)
Импактная	K5N	4383.2 (66.3)	2260.3 (213.6)	27.3 (1.2)	5.8 (0.1)	737.9 (40.4)	15.1 (0.1)
	K4S	3994.6 (333.4)	1908.5 (252.8)	23.2 (1.8)	5.7 (0.1)	594.1 (16.7)	15.8 (0.3)
	K1S	—	—	—	—	96.2 (27.8)	20.0 (0.7)

Примечание. Приведено среднее значение, в скобках – среднеквадратическое отклонение, учетная единица – пробная площадь ($n = 3$; * – $n = 2$). Цифры в обозначении участка – округленное расстояние (в км) до источника выбросов, последняя буква – направление. Прочерк означает, что измерения не проводились из-за отсутствия лесной подстилки.

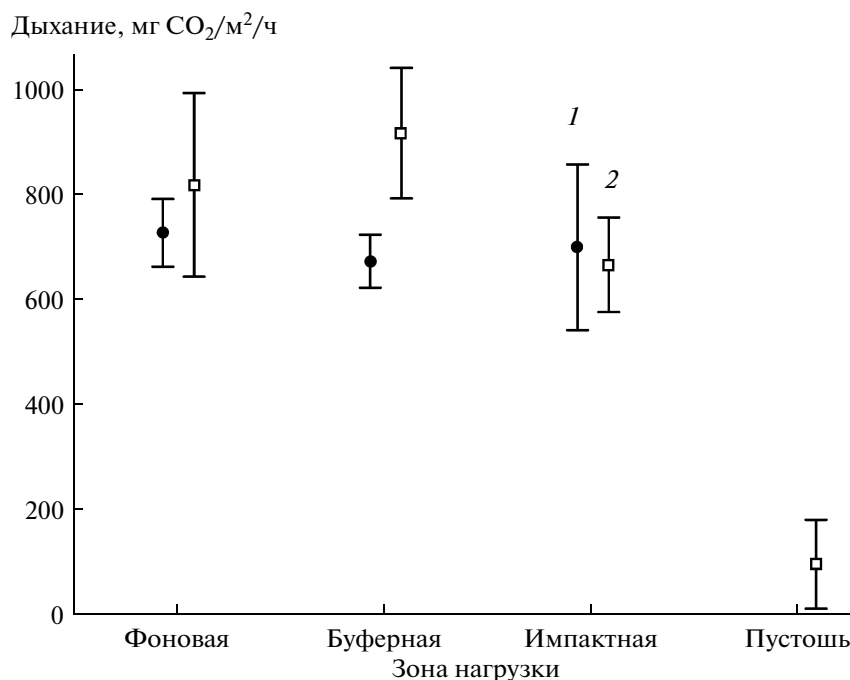
оценивали также с помощью величины эффекта (разница между средними значениями в импактной и фоновой зонах, нормированная к стандартному отклонению; учетная единица – пробная площадь). С помощью ВСА-бутстрепа (10 тыс. повторений, программа RSXL 4.0, www.resample.com) были рассчитаны 95%-ные доверительные интервалы (ДИ). Связь между дыханием и возможными предикторами оценена с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена (R).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Фоновые концентрации металлов и характер загрязнения территории сходен в обоих районах (см. таблицу). При приближении к заводу концентрация Cu в лесной подстилке увеличена более чем в 100 раз, Pb – в 30–40, Cd – в 10–20. Кислотность подстилки в фоновой зоне СУМЗа на 1.5 ед. pH выше по сравнению с КМЗ; под действием загрязнения в обоих районах кислотность увеличивается

почти на единицу. Температура почвы в районе СУМЗа в среднем на 3°C ниже, чем в районе КМЗ; в пределах каждого градиента различия между пробными площадями могут достигать 6°C, но значимой разницы между фоновой и импактной зонами нет (результаты не приведены).

По результатам однофакторных ANOVA различия дыхания между участками значимы в обоих районах (СУМЗ: $F_{9;19} = 4.2$, $p = 0.004$; КМЗ: $F_{9;20} = 20.2$, $p \ll 0.001$). Однако не обнаружено связи (на уровне участка) ни с расстоянием до источника выбросов (СУМЗ: $R = 0.43$, $p > 0.2$; КМЗ: $R = 0.55$, $p = 0.098$; $n = 10$), ни с концентрациями металлов (СУМЗ: $R = -0.26 \dots -0.42$, $p > 0.2$, $n = 10$; КМЗ: $R = -0.15 \dots -0.27$, $p > 0.5$, $n = 9$), ни с pH (СУМЗ: $R = 0.10$, $p > 0.8$; КМЗ: $R = -0.07$, $p > 0.9$), ни с температурой (СУМЗ: $R = 0.05$, $p > 0.9$; КМЗ: $R = 0.06$, $p > 0.9$; $n = 10$). Аналогичные результаты получены и при расчете корреляции на уровне отдельных пробных площадей (результаты не приведены).



Величина почвенного дыхания в районе СУМЗа (1) и КМЗ (2). Вертикальная линия – 95%-ный доверительный интервал (учетная единица – пробная площадь). В районе КМЗ техногенная пустошь исключена из импактной зоны.

При объединении участков в зоны нагрузки (см. рисунок) по результатам двухфакторного ANOVA можно сделать вывод об отсутствии значимых различий между сравниваемыми районами ($F_{1;53} = 0.6$, $p > 0.5$). В то же время значимо как влияние зоны нагрузки ($F_{2;53} = 6.64$, $p = 0.003$), так и взаимодействие “район \times зона” ($F_{2;53} = 7.62$, $p = 0.001$). Множественные сравнения показывают, что взаимодействие проявляется из-за более высоких значений дыхания в буферной зоне КМЗ по сравнению с буферной зоной СУМЗа ($p = 0.030$).

Для района СУМЗа результаты однофакторного ANOVA свидетельствуют об отсутствии значимого влияния зоны нагрузки ($F_{2;26} = 0.5$, $p > 0.6$). Противоположная ситуация наблюдается для района КМЗ ($F_{2;27} = 9.3$, $p < 0.001$), причем фоновая и буферная зоны не различаются между собой ($p > 0.6$), тогда как импактная зона отличается и от фоновой ($p = 0.014$), и от буферной ($p < 0.001$). Отличие импактной зоны от остальных обусловлено участком техногенной пустоши, где почвенное дыхание снижено почти на порядок величины по сравнению с фоновой зоной. Исключение данного участка не меняет вывод о значимом влиянии зоны нагрузки ($F_{2;24} = 3.5$, $p = 0.047$), но при этом различия между импактной и фоновой зонами становятся незначимыми ($p = 0.300$), хотя сохраняются между импактной и буферной ($p = 0.038$).

Сравнение двух контрастных зон загрязнения по величине эффекта подтверждает разный характер реакции почвенного дыхания на загрязнение в ис-

следованных районах. Для района СУМЗа величина эффекта составляет всего -0.19 , а ДИ ($-1.16...+0.74$) включает нулевое значение. В районе КМЗ эффект более выражен и составляет -1.30 , а ДИ ($-1.58...-0.86$) не включает ноль. Если не рассматривать участок техногенной пустоши, величина эффекта снижается до -0.82 , но ДИ ($-1.48...-0.10$) не включает ноль, хотя верхняя граница интервала близка к нему.

Пространственное варьирование почвенного дыхания выше на загрязненной территории: в районе СУМЗа коэффициент вариации (учетная единица – пробная площадь) увеличен с 11.5% (ДИ 8.7–15.5%) до 27.0% (15.8–46.9%), в районе КМЗ – с 27.8% (20.8–34.4%) до 61.6% (31.7–106.7%). Однако если исключить техногенную пустошь, варьирование в импактной зоне становится даже ниже, чем в фоновой, – коэффициент вариации равен 12.9% (8.7–14.8%).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные нами оценки почвенного дыхания на фоновой территории (625–1100 мг CO₂/м²/ч) близки по абсолютной величине к значениям, которые обычно регистрируют для лесов умеренных широт – например 1000–1500 мг CO₂/м²/ч (Машика, 2006) или 690–1800 мг CO₂/м²/ч (Kozlov et al., 2009). Оцененный нами уровень пространственного варьирования дыхания близок к наблюдаемому в естественных условиях (Luo, Zhou, 2006).

Выбросы медеплавильных заводов — один из наиболее сильных видов загрязнения, как правило, негативно влияющий на все компоненты наземных экосистем, включая почвенный микробиоценоз и растительность (Воробейчик и др., 1994; Kozlov et al., 2009). Логично было предположить, что это должно приводить к снижению интенсивности эмиссии CO_2 из почвы. Однако в нашем случае загрязнение слабо влияет на почвенное дыхание: фактически его резкое снижение наблюдается только на участке техногенной пустоши, тогда как на остальной загрязненной территории оно почти не выходит за границы варьирования, обусловленного естественными причинами.

Абсолютные величины дыхания на пустоши (100 мг $\text{CO}_2/\text{м}^2/\text{ч}$) сопоставимы со значениями, которые характерны для пессимальных биотопов техногенного или естественного происхождения. Так, на угольных отвалах эмиссия CO_2 составляла 140–230 мг/ $\text{м}^2/\text{ч}$ (Наумов, 2009), на шахтных отвалах из отработанной полиметаллической руды — 50–160 мг/ $\text{м}^2/\text{ч}$ (Ramsey et al., 2005a), в полярных и аридных пустынях — 50–390 мг/ $\text{м}^2/\text{ч}$ (Cable et al., 2011). Учитывая полное отсутствие растительности, дыхание на пустоши можно отнести практически исключительно на счет активности резистентных к загрязнению микроорганизмов.

Различия между двумя исследованными районами обусловлены только тем, что в одном из них техногенная пустошь занимает более обширную территорию, чем в другом (что, в свою очередь, можно связать с более холмистым рельефом и длительным загрязнением). Если пустошь исключить из рассмотрения, характер влияния загрязнения на почвенное дыхание в обоих районах оказывается очень сходным, хотя они различаются и по климатическим условиям (разные географические подзоны), и по характеру растительности (хвойные и лиственные леса), и по кислотности.

Сравнительный анализ результатов измерений *in situ* почвенного дыхания в районах действия 18 металлургических предприятий по всему миру (по 5 измерений на участок, по 10 участков на район) (Kozlov et al., 2009) выявил в целом негативный характер влияния промышленного загрязнения на дыхание, причем эффект был наиболее выражен в районах действия предприятий цветной металлургии, особенно если вблизи них происходило подкисление почвы. В число изученных этими авторами источников выбросов попали и рассмотренные нами заводы. В отношении СУМЗа вывод оказался аналогичен нашему, тогда как для района КМЗ была зарегистрирована сильная корреляция и с расстоянием до источника выбросов, и с уровнем загрязнения территории. Возможно, это расхождение связано со смещением оценок из-за малых объемов выборки, что может играть важную роль при значительном пространственном варьирова-

нии почвенного дыхания (Luo, Zhou, 2006). Другим объяснением могут быть различия в соотношении сильно и умеренно загрязненных участков: в выборке М.В. Козлова с соавт. оно смещено в сторону первых по сравнению с нашим случаем. Нельзя исключить также и фактор межгодовой изменчивости, а также возможное наличие восстановительного тренда (измерения указанными авторами выполнены в 2003 г.).

Известно, что на почвенное дыхание влияют многие абиотические факторы, включая температуру, влажность, текстуру и рН почвы (Luo, Zhou, 2006). В ряде случаев удавалось связать изменчивость дыхания *in situ* с содержанием металлов в почве (Ramsey et al., 2005b) и ее кислотностью (Ramsey et al., 2005a). Эти же факторы могут удовлетворительно объяснять и изменчивость дыхания *ex situ* (Ebregt, Boldewijn, 1977; Yao et al., 2003; Stefanowicz et al., 2008). В нашем случае такой связи обнаружено не было, что соответствует выводу о слабом влиянии загрязнения на дыхание и может свидетельствовать о множественности механизмов его регулирования в отсутствие какого-либо одного ведущего фактора.

Почвенное дыхание — интегральная функциональная характеристика интенсивности продукционных и деструкционных процессов в наземных экосистемах. Соответственно его неизменность в градиенте загрязнения может свидетельствовать либо об отсутствии влияния на обе составляющие, либо о смещении соотношения вкладов гетеротрофов и автотрофов. Разделение вкладов представляет собой чрезвычайно сложную методическую задачу (Hanson et al., 2000; Kuzyakov, 2006). В разных природных условиях их соотношение варьирует в очень широких пределах (Hanson et al., 2000; Ryan, Law, 2005; Kuzyakov, 2006), хотя часто его априорно принимают равным 1 : 1. Нам не известны попытки разделения вкладов корневого и микробного дыхания в условиях загрязнения, но косвенные данные позволяют предположить, что именно оно может пролить свет на причины стабильности рассматриваемого параметра.

С одной стороны, неоднократно описано ярко выраженное ингибирование активности почвенных микроорганизмов высоким содержанием металлов и повышенной кислотностью (Ebregt, Boldewijn, 1977; Doelman, Haanstra, 1984; Nordgren et al., 1986; Fritze et al., 1989; Hattori, 1992; Laskowski et al., 1994; Aoyama, Nagumo, 1997; Yao et al., 2003; Frey et al., 2006; Akerblom et al., 2007). Концентрации металлов, зарегистрированные нами в импактных зонах обоих предприятий, сопоставимы с уровнями, при которых происходит гибель многих групп несимбиотических микроорганизмов (Ebregt, Boldewijn, 1977; Nordgren et al., 1986; Fritze et al., 1989). Возле исследованных источников выбросов подавление микробной активности можно диагно-

стировать по увеличенной мощности лесной подстилки и снижению скорости деструкции целлюлозы (Воробейчик и др., 1994; Кайгородова, Воробейчик, 1996; Воробейчик, 2007). С другой стороны, корневое дыхание (включая ризомикробную составляющую), скорее всего, более устойчиво к загрязнению. К сожалению, мы не располагаем прямыми оценками величин подземной фитомассы в районах исследований; имеются лишь сведения о том, что под действием загрязнения происходит перераспределение корней деревьев в нижние почвенные горизонты (Веселкин, 2002). Однако косвенные данные можно интерпретировать именно таким образом. Так, продуктивность травяно-кустарничкового и мохового ярусов из-за компенсаторного замещения чувствительных видов более толерантными может не меняться на загрязненных территориях (Воробейчик и др., 1994). В районе СУМЗа не зарегистрировано также и сильного снижения продукции древесной растительности (Усольцев и др., 2010). Все это дает основание предположить, что под действием загрязнения соотношение вкладов корневого и микробного дыхания должно смещаться в сторону первого.

Анализ изменений почвенного дыхания в градиенте загрязнения интересен в плане обсуждения характера связей между структурными и функциональными параметрами экосистем. Полученные результаты свидетельствуют о том, что почвенное дыхание — достаточно консервативная функциональная характеристика, в значительной степени инвариантная к структурным изменениям экосистем. При очевидных сильных изменениях в составе биоты, вызванных загрязнением, его стабильность можно рассматривать как подтверждение гипотезы функциональной избыточности биотических сообществ (Ramsey et al., 2005b).

Выражаем благодарность С.Ю. Кайгородовой за сбор образцов подстилки и почвенную диагностику, А.В. Щепеткину — за измерение концентрации металлов, О.А. Межевикиной и И.З. Биктимирову — за измерение pH, Д.В. Веселкину, М.Р. Трубиной и В.С. Микрюкову — за обсуждение и комментарии к тексту рукописи.

Работа завершена при финансовой поддержке РФФИ (проект 11-05-01218), Программы развития ведущих научных школ (НШ-3260.2010.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бельская Е.А., Зиновьев Е.В.* Структура комплексов жу-желиц (Coleoptera, Carabidae) в природных и техногенно-нарушенных лесных экосистемах на юго-западе Свердловской области // Сибирский эколог. журн. 2007. № 4. С. 533–543.
- Бельский Е.А.* Экология птиц импактных регионов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2010. 39 с.
- Веселкин Д.В.* Распределение тонких корней хвойных деревьев по почвенному профилю в условиях загрязнения выбросами медеплавильного производства // Экология. 2002. № 4. С. 250–253.
- Воробейчик Е.Л.* Сезонная динамика пространственного распределения целлюлозолитической активности почвенной микрофлоры в условиях атмосферного загрязнения // Экология. 2007. № 6. С. 427–437.
- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г.* Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
- Золотарев М.П.* Изменение таксономической структуры населения паукообразных-герпетобионтов в градиенте загрязнения от выбросов медеплавильного комбината // Экология. 2009. № 5. С. 378–382.
- Кайгородова С.Ю., Воробейчик Е.Л.* Трансформация некоторых свойств серых лесных почв под действием выбросов медеплавильного комбината // Экология. 1996. № 3. С. 187–193.
- Комплексная экологическая оценка техногенного воздействия на экосистемы южной тайги / Под ред. Степанова А.М. М.: ЦЕПЛ, 1992. 246 с.
- Машика А.В.* Эмиссия диоксида углерода с поверхности подзолистой почвы // Почвоведение. 2006. № 12. С. 1457–1463.
- Мухачева С.В., Давыдова Ю.А., Киняев И.А.* Реакция населения мелких млекопитающих на загрязнение среды выбросами медеплавильного производства // Экология. 2010. № 6. С. 452–458.
- Наумов А.В.* Дыхание почвы: составляющие, экологические функции, географические закономерности. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. 208 с.
- Усольцев В.А., Бергман И.Е., Уразова А.Ф.* и др. Изменение продуктивности ассимиляционного аппарата деревьев в градиенте промышленных загрязнений на Среднем Урале // Изв. Оренбургского гос. аграрного ун-та. 2010. № 1. С. 40–43.
- Akerblom S., Bååth E., Bringmark L., Bringmark E.* Experimentally induced effects of heavy metal on microbial activity and community structure of forest mor layers // Biol. Fertility Soils. 2007. V. 44. № 1. P. 79–91.
- Aoyama M., Nagumo T.* Comparison of the effects of Cu, Pb, and As on plant residue decomposition, microbial biomass, and soil respiration // Soil Sci. Plant Nutr. 1997. V. 43. № 3. P. 613–622.
- Bardgett R.D., Saggat S.* Effects of heavy metal contamination on the short-term decomposition of labelled ¹⁴C glucose in a pasture soil // Soil Biol. Biochem. 1994. V. 26. № 6. P. 727–733.
- Cable J., Ogle K., Lucas R. et al.* The temperature responses of soil respiration in deserts: a seven desert synthesis // Biogeochemistry. 2011. V. 103. № 1. P. 71–90.
- Doelman P., Haanstra L.* Short-term and long-term effects of cadmium, chromium, copper, nickel, lead and zinc on soil microbial respiration in relation to abiotic soil factors // Plant Soil. 1984. V. 79. № 3. P. 317–327.
- Ebregt A., Boldewijn J.* Influence of heavy-metals in spruce forest soil on amylase activity, CO₂ evolution from starch and soil respiration // Plant Soil. 1977. V. 47. № 1. P. 137–148.

- Frey B., Stemmer M., Widmer F.* et al. Microbial activity and community structure of a soil after heavy metal contamination in a model forest ecosystem // *Soil Biol. Biochem.* 2006. V. 38. № 7. P. 1745–1756.
- Fritze H., Niini S., Mikkola K.* et al. Soil microbial effects of a Cu–Ni smelter in southwestern Finland // *Biol. Fertility Soils.* 1989. V. 8. № 1. P. 87–94.
- Gülser F., Erdoğan E.* The effects of heavy metal pollution on enzyme activities and basal soil respiration of roadside soils // *Environ. Monit. Assess.* 2008. V. 145. № 1. P. 127–133.
- Hanson P.J., Edwards N.T., Garten C.T.* et al. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations // *Biogeochemistry.* 2000. V. 48. № 1. P. 115–146.
- Hattori H.* Influence of heavy metals on soil microbial activities // *Soil Sci. Plant Nutr.* 1992. V. 31. № 1. P. 93–100.
- 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.
- Kuzyakov Y.* Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods // *Soil Biol. Biochem.* 2006. V. 38. № 3. P. 425–448.
- Laskowski R., Maryanski M., Niklińska M.* Effect of heavy metals and mineral nutrients on forest litter respiration rate // *Environ. Pollut.* 1994. V. 84. № 1. P. 97–102.
- Luo Y., Zhou X.* Soil respiration and the environment. Burlington: Acad. Press, 2006. 316 p.
- Nordgren A., Kauri T., Bååth E.* et al. Soil microbial activity, mycelial lengths and physiological groups of bacteria in a heavy metal polluted area // *Environ. Pollut. Ser. A.* 1986. V. 41. № 1. P. 89–100.
- Papa S., Bartoli G., Pellegrino A.* et al. Microbial activities and trace element contents in an urban soil // *Environ. Monit. Assess.* 2010. V. 165. № 1–4. P. 193–203.
- Paton G.I., Viventsova E., Kumpene J.* et al. An ecotoxicity assessment of contaminated forest soils from the Kola Peninsula // *Sci. Total Environ.* 2006. V. 355. № 1–3. P. 106–117.
- Purvis O.W., Chimonides P.J., Joness G.C.* et al. Lichen biomonitoring near Karabash Smelter Town, Ural Mountains, Russia, one of the most polluted areas in the world // *Proc. R. Soc. Lond., Ser. B: Biol. Sci.* 2004. V. 271. № 1536. P. 221–226.
- Ramsey P.W., Rillig M.C., Feris K.P.* et al. Mine waste contamination limits soil respiration rates: A case study using quantile regression // *Soil Biol. Biochem.* 2005a. V. 37. № 6. P. 1177–1183.
- Ramsey P.W., Rillig M.C., Feris K.P.* et al. Relationship between communities and processes; new insights from a field study of a contaminated ecosystem // *Ecol. Lett.* 2005b. V. 8. № 11. P. 1201–1210.
- Ryan M.G., Law B.E.* Interpreting, measuring, and modeling soil respiration // *Biogeochemistry.* 2005. V. 73. № 1. P. 3–27.
- Stefanowicz A.M., Niklińska M., Laskowski R.* Metals affect soil bacterial and fungal functional diversity differently // *Environ. Toxicol. Chem.* 2008. V. 27. № 3. P. 591–598.
- Trubina M.R.* Species richness and resilience of forest communities: combined effects of short-term disturbance and long-term pollution // *Plant Ecol.* 2009. V. 201. № 1. P. 339–350.
- Vanhala P.T., Ahtainen J.H.* Soil respiration, ATP content, and Photobacterium toxicity test as indicators of metal pollution in soil // *Environ. Toxicol. Water Qual.* 1994. V. 9. № 2. P. 115–121.
- Yao H., Xu J., Huang C.* Substrate utilization pattern, biomass and activity of microbial communities in a sequence of heavy metal-polluted paddy soils // *Geoderma.* 2003. V. 115. № 1–2. P. 139–148.
- Zwoliński J.* Rates of organic matter decomposition in forests polluted with heavy metals // *Ecol. Eng.* 1994. V. 3. № 1. P. 17–26.