

КРАЕВЫЕ ЭФФЕКТЫ ДЛЯ СОСНОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ В КРУПНОМ ГОРОДЕ

© 2017 г. Д. В. Веселкин^{1,*}, С. А. Шавнин^{2,**}, Е. Л. Воробейчик¹,
В. А. Галако², В. Э. Власенко²

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

²Ботанический сад УрО РАН, 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202 а

*e-mail: denis_v@ipae.uran.ru

**e-mail: sash@botgard.uran.ru

Поступила в редакцию 16.01.2017 г.

Оценивали проявления краевого эффекта для деревьев и древостоя сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в южно-таежных лесах естественного происхождения на территории крупного промышленного города (Екатеринбург, Россия). На 14 трансектах (сериях из 6–10 круговых площадок размером 400 м², сопряженных в линию длиной 140–260 м от края в глубь насаждения перпендикулярно его границе) выполнено 128 регистраций состояния деревьев (высота, диаметр, степень дефолиации кроны, продолжительность жизни хвои) и древостоя (густота стволов и запас древесины) сосны. Границы различались по возрасту, т.е. давности возникновения (до 8 лет и старше 20 лет), и типу (примыкали к автодорогам и пустырям). Краевой эффект выражен только вблизи старых границ и только для высоты деревьев (вблизи границы они на 5 м ниже, чем в глубине насаждения), густоты древостоя и объема древесины (на 25% меньше). Тип границы не влиял на проявление краевого эффекта. Параметры линейно возрастали с увеличением расстояния от края насаждения, что не позволило определить глубину проявления краевого эффекта.

Ключевые слова: границы экосистем, фрагментация местообитаний, городские леса, урбанизация, автомобильные дороги, *Pinus sylvestris*.

DOI: 10.7868/S0367059717060014

Урбанизация – одно из основных направлений трансформации природных ландшафтов, и ее значение в будущем будет возрастать [1]. Во многих работах оценивали влияние рекреации и загрязнения на лесные экосистемы в условиях города [2–5]. Последствия фрагментации местообитаний для урбанизированных лесов исследованы меньше и поэтому, возможно, они недооценены. Как ни странно, при изучении фрагментации городских лесов древесные растения практически не изучены по сравнению с естественными условиями [6–10].

Фрагментация усиливает краевые эффекты, поскольку увеличивает размеры областей экотона, в пределах которых изменены микроклимат, разнообразие и функционирование биоты [6–10]. Краевые эффекты считают важными драйверами экосистемных процессов при фрагментации. Например, в тропиках поток CO₂ увеличен на треть из-за формирования краевой зоны шириной 100 м, в которую попадают около 20% подвергшихся вырубкам лесов [11]. Краевые эффекты очень изменчивы во времени и пространстве, а их проявления неодинаковы для разных компонентов экосистем и параметров [7, 12, 13]. Они потенциально важны для древесного яруса: его

видового состава [14–16], возрастной структуры [17, 18], состояния отдельных особей [19, 20], смертности, сомкнутости крон, биомассы и продуктивности [7, 12, 13, 21, 22].

В городах фрагментация лесов часто сопровождается образованием границ между лесными участками и дорогами. На таких границах изменения режимов абиотических факторов в наземной и подземной сферах особенно контрастны [10, 23, 24]. На урбанизированных территориях действует еще один фактор трансформации растительности, также, вероятно, недооцененный – поступление повышенных количеств азота [25, 26] и его депонирование [26, 27]. Источник дополнительного азота в городах – преимущественно выбросы автотранспорта [28, 29]. Поэтому на границах урбанизированных лесов, особенно “лес–дорога”, можно ожидать эвтрофикации.

Ранее мы сопоставили относительную значимость фрагментации насаждений и других компонентов урбанизации (на примере сосновых лесов Екатеринбурга) [30, 31] и получили свидетельства тесной связи состояния древостоя с размером лесного массива и удаленностью участка от границы насаждения, что мы объяснили краевым эффектом.

Глубина его проявления для запаса древесины (70 м) была оценена косвенно – по анализу зависимости “запас–размер массива” на большом наборе городских и пригородных лесов [31]. Следующим логичным шагом стал анализ краевых эффектов прямым методом, результаты которого изложены в настоящей работе.

Цель работы – оценить проявления краевого эффекта для деревьев и древостоя сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в лесах естественного происхождения на территории крупного промышленного города. Проверяли три гипотезы: 1) краевой эффект для деревьев и древостоя проявляется в условиях города; 2) краевой эффект сильнее выражен на старых границах по сравнению с молодыми и примыкающих к дорогам по сравнению с пустырями; 3) глубина проявления краевого эффекта составляет 50–100 м. Гипотезы сформулированы исходя из предположения о связи между состоянием деревьев и уровнем и/или продолжительностью воздействий и открытостью участка для потока поллютантов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Район исследований. Город Екатеринбург – крупный промышленный и административный центр на Среднем Урале с населением 1.5 млн человек; городские леса и лесопарки преимущественно естественного происхождения, занимают почти треть (15.3 тыс. га) его площади [31]. Согласно ботанико-географическому районированию, город расположен в южно-таежной подзоне бореально-лесной зоны, где преобладают сосновые с лиственницей травяные, травяно-кустарничковые и зеленомошные леса [32] на дерново-подзолистых почвах и буроземах. Территория города сильно загрязнена из-за большого числа промышленных предприятий и высокой плотности автотранспортной сети [28, 29].

Лесной массив. Исследования проведены в лесопарке “Юго-Западный”, расположенном в 5–7 км от центра города, который попал в зону активного освоения 40–45 лет назад. Почвы средне- и слабокаменистые типичные и оподзоленные буроземы, сформированные в условиях хорошего дренажа. Основные черты их трансформации типичны для влияния урбанизации: подщелачивание верхних горизонтов на 0.2–0.5 ед. рН (в загородных лесах $pH_{\text{водный}}$ лесной подстилки равен 5.0–5.5, гумусового горизонта – 5.4–5.7), увеличение насыщенности обменного комплекса кальцием, обогащение подвижными формами азота [27]. В настоящее время лесопарк состоит из четырех пространственно разделенных автодорогами или пустырями лесных

массивов площадью 40–150 га, разрывы между стенами леса составляют 100–200 м.

Экспериментальная схема. Места закладки учетных площадок подбирали по следующим критериям: 1) естественное происхождение древостоя; 2) доля сосны в древостое по запасу – не менее 70%; 3) средний возраст деревьев – не менее 100 лет; 4) насаждения расположены в транзитных элементах рельефа с лесорастительными условиями, соответствующими разнотравной группе типов леса; 5) отсутствуют свежие, масштабные и/или целенаправленные антропогенные нарушения почвенного покрова (дороги, раскопы) и древостоя (пожары, рубки).

Для анализа краевого эффекта учетные площадки размещали вдоль линий (трансект), перпендикулярных границам. Термином “граница насаждения” обозначена разделительная линия между сплошным лесным массивом и прилегающим безлесным пространством (дорога или пустырь). Трансекта – это серия из 10 (в нескольких случаях 6–9) учетных круговых площадок радиусом 11.28 м (т.е. площадью 400 м²) со взрослым деревом сосны в центре, заложенных от границы насаждения в глубь лесного массива вдоль прямой линии через 23–30 м. Первую площадку полукруглой формы закладывали непосредственно на границе насаждения. Трансекты подразделены в зависимости от давности возникновения границы и ее типа (табл. 1). Границы, возникшие не более 8 лет назад, считали молодыми, не менее 20 лет назад – старыми. По типу границы трансекты разделили на примыкающие к дорогам с интенсивным движением автотранспорта или к пустырям (незастроенным участкам без автомобильных дорог). Первые площадки трансект удалены от центра города на 5.2–6.7 км, от ближайших районов жилой застройки – на 0.2–1.2 км. Всего заложено 14 трансект (128 круговых площадок).

Оценка состояния деревьев и древостоя. На каждой круговой площадке проводили сплошной пересчет деревьев сосны с измерением диаметра ствола на высоте 1.3 м мерной вилкой с точностью 1 см и высоты электронным высотомером с точностью 0.5 м. К категории дерева относили особи диаметром более 8 см на высоте 1.3 м. Запас (объем) древесины стволов живых деревьев на площадке рассчитывали как сумму по всем деревьям произведений площади сечения ствола на высоте 1.3 м на видовую высоту – величину, зависящую от вида и высоты дерева [33]. На первых полукруглых площадках (площадью 200 м²) численность деревьев пересчитывали на площадь 400 м² умножением на

Таблица 1. Характеристики трансект

№ трансекты	Координаты первой площадки		Граница		Число площадок	Удаление последней площадки от границы, м
	с.ш.	в.д.	Тип	Возраст (давность рубки), лет		
1	56°47'33.20"	60°35'36.60"	Дорога	3	7	173
2	56°47'25.80"	60°35'37.90"	– // –	3	9	168
3	56°47'09.70"	60°35'48.90"	– // –	3	10	268
5	56°47'37.00"	60°33'22.00"	Пустырь	7	9	200
6	56°47'33.70"	60°33'22.10"	– // –	7	10	146
7	56°47'31.60"	60°33'44.30"	– // –	>20	10	232
8	56°47'30.60"	60°34'05.30"	– // –	>20	10	160
9	56°47'16.70"	60°34'04.60"	Дорога	>30	10	245
10	56°47'10.90"	60°34'00.00"	– // –	7	10	225
11	56°47'00.20"	60°33'45.50"	– // –	>30	10	141
12	56°47'07.40"	60°33'57.60"	– // –	7	7	150
13	56°47'55.10"	60°31'58.70"	– // –	7	10	225
14	56°46'58.10"	60°35'51.50"	– // –	>40	6	90
15	56°47'22.40"	60°34'40.50"	– // –	>40	10	230

2 числа учетных деревьев, за исключением одного центрального дерева. У каждого дерева визуально с помощью бинокля определяли степень дефолиации кроны с точностью 5% [34] и среднюю (по 3–5 ветвям кроны) продолжительность жизни хвои с точностью полгода [35].

Статистический анализ. Выраженность краевого эффекта для рассматриваемых параметров оценивали по характеру зависимости “параметр – расстояние от границы насаждения”. Использовали смешанные линейные модели (*LMM*) со случайным эффектом, в которых фиксированными факторами были расстояние от границы насаждения, тип границы (дорога или пустырь), возраст границы (молодые или старые), а случайным – номер трансекты. Такой подход позволил учесть индивидуальные различия между трансектами. Зависимости параметров от расстояния для конкретного варианта границы анализировали линейными моделями (*LM*) со случайным эффектом (номер трансекты). Контроль над ожидаемой частотой ложных отклонений (*false discovery rate, FDR*) при множественных проверках статистических гипотез осуществляли с помощью поправки Беньямини–Йекутили (везде приведены *FDR*-скорректированные значения уровня значимости *P*). Разные модели зависимостей “параметр – расстояние” (линейная, полиномиальная, логистическая) сравнивали с помощью состоятельного критерия Акаике (*AICc*).

Расчеты выполнены в пакете JMP 10.0.0 (SAS Institute Inc., USA, 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Выраженность краевого эффекта. Полные модели, включающие фиксированные и случайные факторы, объясняли 24–47% изменчивости (табл. 2), но основная ее часть связана не собственно с краевым эффектом, а с различиями между трансектами (33–93% от дисперсии, которую объясняет полная модель). Тип и возраст границы сами по себе (как по отдельности, так и при взаимодействии друг с другом) не влияли на древостой, что свидетельствует об относительной однородности изученных лесных массивов.

При рассмотрении всех трансект вместе краевой эффект отсутствует. Однако значимое взаимодействие факторов (расстояния от края насаждения до учетной площадки и возраста границы) свидетельствует о наличии краевого эффекта, который разнонаправленно проявляется возле молодых и старых границ. Тип границы не влияет на его проявление.

Краевой эффект также неодинаково выражен для разных признаков: он установлен для морфометрических характеристик (диаметр и высота) и параметров древостоя (густота стволов и запас древесины), но не для жизненного состояния

Таблица 2. Значимость (*FDR*-скорректированные значения *P*) влияния факторов на состояние деревьев и древостоя сосны в смешанных линейных моделях со случайным эффектом (номер трансекты)

Признак	Источник изменчивости						R^2_{adj}	
	Дистанция [1]	Возраст границы [2]	Тип границы [3]	[1]×[2]	[1]×[3]	[2]×[3]	<i>M1</i>	<i>M2</i>
Морфометрические характеристики деревьев								
Средний диаметр	1.0000	0.5439	1.0000	0.0364	1.0000	1.0000	0.29	0.10
Средняя высота	0.1000	0.7743	1.0000	0.0001	0.8747	1.0000	0.47	0.24
Характеристики жизненного состояния деревьев								
Степень дефолиации кроны	0.1786	0.8245	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.30	0.02
Продолжительность жизни хвои	1.0000	0.4636	1.0000	1.0000	0.3058	1.0000	0.31	0.12
Характеристики древостоя								
Густота	1.0000	0.7526	1.0000	0.0154	1.0000	0.7387	0.24	0.14
Запас древесины	1.0000	0.4474	1.0000	0.0451	0.6306	0.6586	0.30	0.20

Примечание. R^2_{adj} – скорректированный на число параметров коэффициент детерминации (R^2); *M1* – полная модель; *M2* – модель без случайного эффекта. Значения $P < 0.05$ выделены полужирным шрифтом.

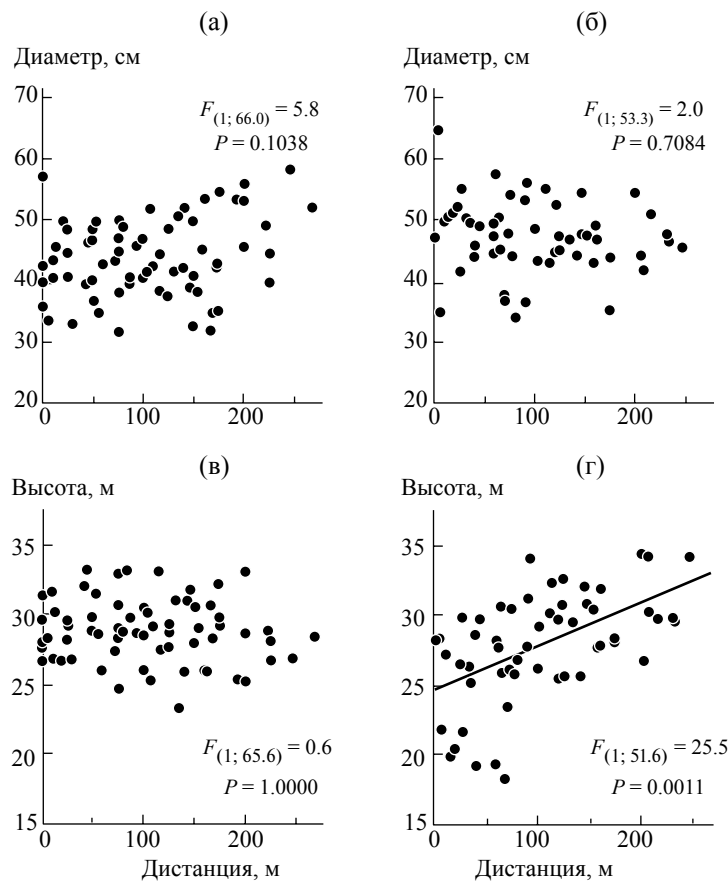


Рис. 1. Зависимость среднего диаметра (а, б) и средней высоты (в, г) деревьев сосны от дистанции от края насаждения для молодых (а, в; $n = 72$) и старых (б, г; $n = 56$) границ. Здесь и на рис. 2 приведены значения критерия Фишера (*F*) и *FDR*-скорректированные значения *P* для линейных моделей со случайным эффектом (номер трансекты). Линейные аппроксимации представлены только для значимых ($P < 0.05$) эффектов.

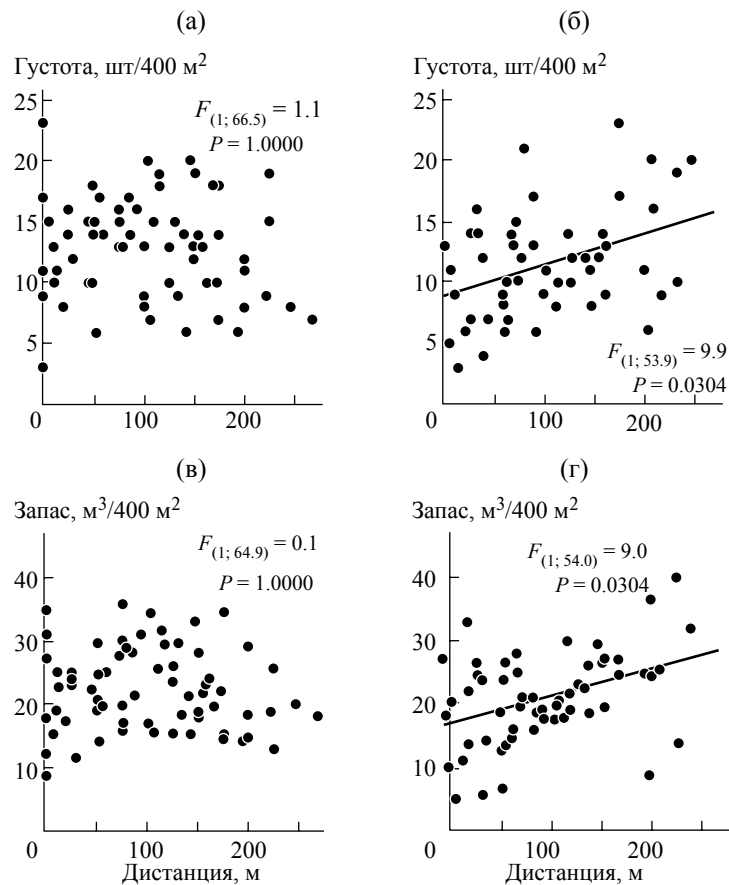


Рис. 2. Зависимость густоты (а, б) и запаса (в, г) древостоя сосны от дистанции от края насаждения для молодых (а, в; $n = 72$) и старых (б, г; $n = 56$) границ.

деревьев. Средний диаметр дерева при удалении от края в глубь насаждения значимо не изменяется ни вблизи молодых (рис. 1а), ни вблизи старых (рис. 1б) границ. Средняя высота дерева возле молодых границ не связана с расстоянием от края насаждения (рис. 1в), но возле старых границ (рис. 1г) она в среднем на 5 м ниже на периферийных площадках, расположенных ближе 40 м от границ (здесь и далее $m \pm SE$; 24.8 ± 1.0 м, $n = 13$), чем в глубине насаждений, на площадках, расположенных далее 120 м от границ (29.8 ± 0.6 м, $n = 22$). Краевой эффект для густоты стволов и запаса древесины также значим только вблизи старых границ (рис. 2). На периферийных площадках трансект, расположенных вблизи старых границ, оба параметра на 25% меньше, чем на внутренних (соответственно 9.8 ± 1.2 и 13.1 ± 0.9 шт/400 м²; 18.6 ± 8.7 и 24.7 ± 6.8 м³ / 400 м²).

Для закономерно меняющихся вблизи старых границ параметров (рис. 1г, 2б, г) вкладывает собственно краевого эффекта в доли дисперсии, которые объясняют полные модели

(27–54%), составляют около половины: для высоты дерева коэффициент детерминации полной линейной модели $R^2_{adj} = 0.54$, модели без случайного эффекта – $R^2_{adj} = 0.28$; для густоты стволов – $R^2_{adj} = 0.27$ и $R^2_{adj} = 0.14$; для запаса древесины – $R^2_{adj} = 0.27$ и $R^2_{adj} = 0.15$ соответственно.

Глубина краевого эффекта. Для оценки величины порога в проявлении краевого эффекта исследовали форму зависимости между расстоянием от края насаждений и теми признаками, для которых эффект был надежно подтвержден. Сравнивали качество линейной и нелинейных аппроксимаций (табл. 3). Нет свидетельств нелинейного изменения параметров по мере удаления от границы: значения $AICc$ во всех случаях минимальны для линейной аппроксимации, которая в 1.5–3 раза лучше, чем полиномиальная аппроксимация, и в 1.5–10 раз, чем логистическая (по соотношению весов Акаике). Таким образом, средняя высота деревьев, густота и запас древостоя монотонно возрастают при продвижении на 200–250 м в глубь лесного массива без какой-либо стабилизации.

Таблица 3. Значения критерия Акаике ($AICc$) и весов Акаике (w) для разных моделей зависимости характеристик деревьев и древостоя от дистанции от края насаждения для трансект со старыми границами ($n = 56$)

Признак	Модель					
	линейная		полином второй степени		4-параметрическая логистическая	
	$AICc$	w	$AICc$	w	$AICc$	w
Средняя высота дерева	296.3	0.495	298.2	0.194	297.2	0.310
Густота стволов	320.6	0.701	322.8	0.230	325.2	0.070
Запас древесины	376.4	0.675	378.4	0.246	380.6	0.080

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные нами материалы свидетельствуют об обнаружении краевого эффекта для деревьев и древостоя сосны в городских лесах Екатеринбурга: с одной стороны, этот результат ожидаем и поэтому отчасти тривиален, с другой — нам не известны публикации с оценками краевых эффектов для лесобразующих видов деревьев в городских лесах. В многочисленных исследованиях фрагментации лесов в условиях урбанизации анализировались разные объекты, например животные и грибы [36, 37], травянистые растения и кустарники [3, 38], но не собственно деревья.

Наша первая гипотеза подтверждена лишь частично, поскольку краевой эффект установлен не для всех признаков. Надежен вывод об увеличении от края в глубь насаждения средней высоты деревьев, а также густоты древостоя и запаса древесины. Существенно меньше оснований обсуждать краевой эффект для среднего диаметра деревьев и характеристик их жизненного состояния. Его негативный характер совпадает с многочисленными свидетельствами деградации древесного компонента на границах естественных лесов [8, 17, 21, 39]. Впрочем, есть и противоположные примеры [16, 19, 40], поэтому в обзорных работах подчеркивается неоднозначность последствий краевого эффекта [7, 12, 13]. Общее направление установленной трансформации состояния деревьев и древостоя на краях насаждений совпадает с полученным нами ранее результатом [31]. Вероятно, депрессия высот деревьев в краевых зонах обусловлена меньшей конкуренцией за свет, а уменьшение густоты насаждений — повышенным отпадом вследствие воздействия поллютантов и ветровых нагрузок [6, 9, 10, 24].

Вторая гипотеза, как и первая, также подтверждена лишь частично: степень проявления краевого эффекта зависит от свойств границ, но только в отношении их возраста (старые

или молодые), но не типа (дорога или пустырь). Трансформация состояния деревьев и древостоя зарегистрирована только вблизи длительно существующих границ. Этот результат отражает кумулятивный отклик (т.е. требующий накопления на протяжении некоторого времени) на изменение внешних условий. Зависимость проявления краевого эффекта от длительности периода после фрагментации означает, что деградация древостоя в краевых зонах носит отложенный характер. Такое запаздывание, аналогичное эффекту отложенного вымирания видов после фрагментации местообитаний [41], обусловлено большой инертностью надорганизменных систем. Эффекты запаздывания наименее изучены, хотя важны для понимания феномена фрагментации [13].

Заметим, что при значительной продолжительности существования границ (20–40 лет) регистрируемые отклики деревьев на краях насаждений вряд ли можно считать очень сильными. Разность высот деревьев на крайних и внутренних площадках составляет около 15%, густоты и запаса — 25%. Такие небольшие контрасты не противоречат результатам о незначительном изменении состояния деревьев на границах насаждений [17, 19], об отсутствии выраженных отрицательных последствий краевых эффектов для депонирования углерода [16, 40] и в целом о большой изменчивости и разнонаправленности краевых эффектов для растительности [7, 13].

Небольшая амплитуда краевых эффектов (а также их отсутствие в отношении признаков жизнеспособности) свидетельствует о низкой чувствительности взрослых деревьев сосны к изменению условий на границах урбанизированных лесов, что соответствует нашему выводу об относительной устойчивости взрослых особей этого вида к урбанизации [30]. Вероятно, небольшая амплитуда связана с возрастом сосны в лесах г. Екатеринбурга: деревья основного поколения на изученных площадках достигли 110 лет и более (до 140–160 лет) [30]. Следовательно, при образовании границ 20–40 лет

назад им было более 70 лет, а в этом возрасте древостой сосны уже обычно минуют фазу кульминации приростов и сильного изреживания [42].

Исходно мы предполагали, что краевые эффекты равной амплитуды могут быть результатом либо длительного накопления небольших нарушений при незначительной контрастности условий на границе, либо относительно быстрых изменений состояния деревьев при большом контрасте условий. Поэтому мы ожидали, что особенно сильны они будут вблизи автомобильных дорог, влияние которых на деревья может быть значительным [20, 23], однако разницы между границами вблизи автодорог и пустырей не обнаружили. Это может быть следствием как несбалансированности экспериментального плана (из 14 трансект только 4 примыкали к пустырям), так и иных причин, требующих дополнительного анализа.

Третья гипотеза основывалась на предположении, что депрессии высот деревьев или запаса древесины проявляются лишь до определенного удаления от границы насаждения, а затем стабилизируются. Исходя из имеющихся оценок [7–10, 31, 39], мы ожидали, что стабильность внутренних частей насаждения обеспечивается краевой полосой шириной около 50–100 м. Однако полученные данные не позволили установить нелинейность краевых эффектов на дистанциях 200–250 м, из-за чего у нас нет оснований обсуждать какие-либо пороговые значения дистанций. Это противоречит нашей оценке о 70-метровой глубине проявления краевого эффекта в сосновых лесах г. Екатеринбург [31], которая была получена в результате сопоставления состояния насаждений разных типов – небольших остатков леса в зоне жилой застройки, внутригородских и загородных лесов, причем мы не разделяли собственно краевой эффект и эффект от уменьшения размеров фрагментов. В настоящей работе оценен только краевой эффект, поскольку площади лесных массивов различались не сильно. Отсутствие порога в краевом эффекте свидетельствует о том, что в урбанизированных лесах 200 м недостаточно для надежной аппроксимации зависимостей параметров от расстояния до границы. Впрочем, не исключена важная роль другого следствия фрагментации леса – уменьшения площади их фрагментов.

Таким образом, краевой эффект – значимый, но далеко не ключевой фактор, определяющий состояние южно-таежных сосновых лесов в условиях крупного промышленного города. В зонах, примыкающих к границам урбанизированных лесов, закономерно меньше высота деревьев, густота древостоя и запас древесины. В то же время не обнаружено изменений вблизи границ жизненного состояния деревьев. Основной фактор, модифицирующий проявление краевых эффектов, – возраст

границы, т.е. давность фрагментации: эффекты проявляются только возле старых (20–40 лет) границ и, вероятно, усиливаются со временем. Необходимо подробнее исследовать вопрос об отложенной деградации насаждений в краевых зонах, что позволит обоснованно прогнозировать направления и скорость трансформации лесов в результате фрагментации. Дальнейшие исследования также должны включать поиск детерминантов состояния древостоя, поскольку значительная часть изменчивости связана с различиями между локальными участками (трансектами) и пока не объяснена.

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований УрО РАН (проект № 15-12-4-32).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Seto K.C., Güneralp B., Hutyra L.R.* Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools // *PNAS*. 2012. V. 109. № 40. P. 16083–16088.
2. *Tarvainen O., Markkola A.M., Strommer R.* Diversity of macrofungi and plants in Scots pine forests along an urban pollution gradient // *Basic Appl. Ecol.* 2003. V. 4. № 6. P. 547–556.
3. *Hamberg L., Lehvavirta S., Malmivaara-Lamsa M.* et al. The effects of habitat edges and trampling on understorey vegetation in urban forests in Helsinki, Finland // *Appl. Veg. Sci.* 2008. V. 11. № 1. P. 83–86.
4. *Honour S.L., Bell J.N.B., Ashenden T.W.* et al. Responses of herbaceous plants to urban air pollution: Effects on growth, phenology and leaf surface characteristics // *Environ. Pollut.* 2009. V. 157. № 4. P. 1279–1286.
5. *Ballantyne M., Pickering C.M.* The impacts of trail infrastructure on vegetation and soils: current literature and future directions // *J. Environ. Manage.* 2015. V. 164. P. 53–64.
6. *Saunders D.A., Hobbs R.J., Margules C.R.* Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review // *Conserv. Biol.* 1991. V. 5. № 1. P. 18–32.
7. *Murcia C.* Edge effects in fragmented forests: implications for conservation // *Trends Ecol. Evol.* 1995. V. 10. № 2. P. 58–62.
8. *Laurance W.F., Laurance S.G., Ferreira L.V.* et al. Biomass collapse in Amazonian forest fragments // *Science*. 1997. V. 278. № 5340. P. 1117–1118.
9. *Laurance W.F., Ferreira L.V., Rankin-de Merona J.M., Laurance S.G.* Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities // *Ecology*. 1998. V. 79. № 6. P. 2032–2040.
10. *Harper K.A., Macdonald S.E., Burton P.J.* et al. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes // *Conserv. Biol.* 2005. V. 19. № 3. P. 768–782.
11. *Brinck K., Fischer R., Groeneveld J.* et al. High resolution analysis of tropical forest fragmentation and its impact

- on the global carbon cycle // *Nat. Commun.* 2017. V. 8. 14855. DOI:10.1038/ncomms14855.
12. *Laurance W.F., Nascimento H.E.M., Laurance S.G.* et al. Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis // *PLoS ONE*. 2007. V. 2. № 10. e1017. DOI:10.1371/journal.pone.0001017.
 13. *Ibáñez I., Katz D.S.W., Peltier D.* et al. Assessing the integrated effects of landscape fragmentation on plants and plant communities: the challenge of multiprocess-multiresponse dynamics // *J. Ecol.* 2014. V. 102. № 4. P. 882–895.
 14. *McDonald R.I., Urban D.L.* Edge effects on species composition and exotic species abundance in the North Carolina Piedmont // *Biol. Invasions*. 2006. V. 8. № 5. P. 1049–1060.
 15. *Pauchard A., Alaback P.B.* Edge type defines alien plant species invasions along *Pinus contorta* burned, highway and clearcut forest edges // *Forest Ecol. Manage.* 2006. V. 223. № 1–3. P. 327–335.
 16. *Ziter C., Bennett E.M., Gonzalez A.* Temperate forest fragments maintain aboveground carbon stocks out to the forest edge despite changes in community composition // *Oecologia*. 2014. V. 176. № 3. P. 893–902.
 17. *Sampaio A.B., Scariot A.* Edge effect on tree diversity, composition and structure in a deciduous dry forest in Central Brazil // *Rev. Árvore*. 2011. V. 35. № 5. DOI: 10.1590/S0100–67622011000600018.
 18. *Lehvävirta S., Vilisics F., Hamberg L.* et al. Fragmentation and recreational use affect tree regeneration in urban forests // *Urban For. Urban Gree.* 2014. V. 13. № 4. P. 869–877.
 19. *McDonald R.I., Urban D.L.* Forest edges and tree growth rates in the North Carolina Piedmont // *Ecology*. 2004. V. 85. № 8. P. 2258–2265.
 20. *Kunert N., Aparecido L.M.T., Higuchi N.* et al. Higher tree transpiration due to road-associated edge effects in a tropical moist lowland forest // *Agr. Forest Meteorol.* 2015. V. 213. P. 183–192. DOI:10.1016/j.agrformet.2015.06.009.
 21. *Dantas de Paula M., Costa C.P.A., Tabarelli M.* Carbon storage in a fragmented landscape of Atlantic forest: the role played by edge-affected habitats and emergent trees // *Trop. Conserv. Sci.* 2011. V. 4. № 3. P. 349–358.
 22. *Dantas de Paula M., Groeneveld J., Huth A.* The extent of edge effects in fragmented landscapes: insights from satellite measurements of tree cover // *Ecol. Indic.* 2016. V. 69. P. 196–204. DOI:10.1016/j.ecolind.2016.04.018.
 23. *Spellerberg I.F.* Ecological effects of roads and traffic: a literature review // *Glob. Ecol. Biogeogr. Lett.* 1998. V. 7. № 5. P. 317–333.
 24. *Weathers K.C., Cadenasso M.L., Pickett S.T.* Forest edges as nutrient and pollutant concentrators: potential synergisms between fragmentation, forest canopies, and the atmosphere // *Conserv. Biol.* 2001. V. 15. № 6. P. 1506–1514.
 25. *Perrino C., Catrambone M., Di Menno Di Bucchianico A., Allegrini I.* Gaseous ammonia in the urban area of Rome, Italy and its relationship with traffic emissions // *Atmos. Environ.* 2002. V. 36. № 34. P. 5385–5394.
 26. *Kirchner M., Jakobi G., Felcht E.* et al. Elevated NH₃ and NO₂ air concentrations and nitrogen deposition rates in the vicinity of a highway in Southern Bavaria // *Atmos. Environ.* 2005. V. 39. № 25. P. 4531–4542.
 27. *Веселкин Д.В., Кайгородова С.Ю.* Связь между агрохимическими свойствами почв урбанизированной лесов и строением эктомикориз сосны обыкновенной // *Агрохимия*. 2013. № 11. С. 63–71.
 28. *Стурман В.И.* Природные и техногенные факторы загрязнения атмосферного воздуха российских городов // *Вестн. Удмуртского ун-та. Сер. биол. Науки о земле*. 2008. № 2. С. 15–29.
 29. *Антропов К.М., Вараксин А.Н.* Оценка загрязнения атмосферного воздуха г. Екатеринбурга диоксидом азота методом Land Use Regression // *Экологические системы и приборы*. 2011. № 8. С. 47–54.
 30. *Веселкин Д.В., Галако В.А., Власенко В.Э.* и др. Связь между характеристиками состояния деревьев и древостоев сосны обыкновенной в крупном промышленном городе // *Сибирский экол. журн.* 2015. № 2. С. 303–311.
 31. *Шавнин С.А., Веселкин Д.В., Воробейчик Е.Л.* и др. Факторы трансформации сосновых насаждений в районе города Екатеринбурга // *Лесоведение*. 2015. № 5. С. 346–355.
 32. *Куликов П.В., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н.* Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области. Екатеринбург: “Гошицкий”, 2013. 610 с.
 33. *Анучин Н.П.* Лесная таксация. М.: Лесная промышленность. 1971. 522 с.
 34. *Санитарные правила в лесах России.* М.: Наука, 1998. 16 с.
 35. *Manual on methodologies and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests.* Hamburg; Prague: Programme coordinating centers / UN-ECE, 1994. 177 p.
 36. *Crooks K.R., Suarez A.V., Bolger D.T.* Avian assemblages along a gradient of urbanization in a highly fragmented landscape // *Biol. Conserv.* 2004. V. 115. № 3. P. 451–462.
 37. *Drinnan I.N.* The search for fragmentation thresholds in a Southern Sydney Suburb // *Biol. Conserv.* 2005. V. 124. № 3. P. 339–349.
 38. *Guirado M., Pino J., Roda F.* Understorey plant species richness and composition in metropolitan forest archipelagos: effects of forest size, adjacent land use and distance to the edge // *Global Ecol. Biogeogr.* 2006. V. 15. № 1. P. 50–62.
 39. *Рысин Л.П., Рысин С.Л.* Урболесоведение. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2012. 240 с.
 40. *Reinmann A.B., Hutyrá L.R.* Edge effects enhance carbon uptake and its vulnerability to climate change in temperate broadleaf forests // *PNAS*. 2017. V. 114. № 3. P. 107–112. DOI: 10.1073/pnas.1612369114.
 41. *Хански И.* Ускользящий мир: экологические последствия утраты местообитаний. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2015. 340 с.
 42. *Кузьмичев В.В.* Закономерности динамики древостоев: принципы и модели / Отв. ред. Г.Б. Кофман. Новосибирск: Наука, 2013. 207 с.