

ДЫХАНИЕ ГОРОДСКИХ ПОЧВ

УДК 631.433.3+630*114.351+504.5:546.3

ВЛИЯНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ ДЕРЕВЬЕВ НА ДЫХАНИЕ ПОЧВЫ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

© 2023 г. И. А. Сморкалов^{a, b, *}, Е. Л. Воробейчик^a

^aИнститут экологии растений и животных УрО РАН,
ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия

^bУральский федеральный университет им. Первого президента России Б.Н. Ельцина,
ул. Мира, 19, Екатеринбург, 620002 Россия

*e-mail: ivan.a.smorkalov@gmail.com

Поступила в редакцию 10.03.2023 г.

После доработки 11.05.2023 г.

Принята к публикации 12.05.2023 г.

Впервые исследовано влияние отдельных деревьев на дыхание почвы и лесной подстилки в лесах, загрязненных тяжелыми металлами от выбросов медеплавильного завода. Тестировали гипотезу об уменьшении связанного с положением относительно ствола дерева компонента пространственной дисперсии дыхания на загрязненных участках по сравнению с фоновой территорией. Исследованы елово-пихтовые и березовые леса южной тайги, подверженные многолетнему загрязнению выбросами Среднеуральского медеплавильного завода (г. Ревда, Свердловская область). Точки измерения располагали возле модельных деревьев ели и березы на разном удалении от ствола дерева (приствольный участок, середина проекции кроны, окно в пологе древостоя). В каждой точке измеряли общую эмиссию CO₂, дыхание подстилки, ее вклад в дыхание почвы, удельную дыхательную активность подстилки и ее запас. На фоновой территории дыхание почвы снижается от ствола дерева к окну. Тестируемая гипотеза подтверждена лишь частично: в еловых лесах доля дисперсии дыхания почвы, объясняемая положением относительно ствола дерева, снижалась при увеличении загрязнения, но в березовых не менялась. Снижение роли положения относительно ствола дерева в еловых лесах связано с уменьшением удельной дыхательной активности подстилки, хотя запас подстилки был существенно больше возле ствола по сравнению с окном. Чтобы уменьшить возможное смещение оценок дыхания почвы предложено располагать точки измерения в подкроновых участках, т.е. на достаточном удалении от стволов деревьев и вне окон в пологе древостоя.

Ключевые слова: лесная подстилка, пространственная структура, медеплавильный завод, тяжелые металлы, Stagnic Retisols

DOI: 10.31857/S0032180X23600403, **EDN:** RIDBBC

ВВЕДЕНИЕ

Дыхание почвы (SR) чрезвычайно вариабельно в пространстве и во времени, поскольку зависит от многих факторов среды. Поэтому для оценок почвенной эмиссии характерна существенная неопределенность [12]. Считается, что при моделировании потоков углекислого газа одинаково важно учитывать и пространственную, и временную изменчивость дыхания [29]. Обычно модели хорошо объясняют вариабельность SR, связанную со временем (R^2 достигает 0.75–0.97). Существенно хуже результаты моделирования пространственной изменчивости SR [12, 20]. В экосистемах со сложной горизонтальной и вертикальной структурой, в частности в лесах, значительная часть пространственной вариабельности SR остается необъясненной [23]. Поэтому ва-

жен анализ факторов, детерминирующих SR не только во времени, но и в пространстве.

Анализ временной изменчивости относительно менее сложен по сравнению с пространственной. В первом случае он базируется на оценках “простых” факторов, прежде всего, температуры и влажности почвы, тогда как во втором — исследователи имеют дело главным образом с действием комплексных факторов. В лесах основным комплексным фактором можно считать близость к стволу дерева: именно деревья формируют горизонтальную структуру полей температуры, влажности и концентраций химических элементов в почве, во многом детерминируют функционирование подчиненных ярусов растительности и почвенной биоты.

Установлено, что эмиссия углекислого газа с поверхности почвы также зависит от расстояния

до ствола дерева [17, 23]. Обычно регистрируют уменьшение SR от ствола к окну в пологе древостоя. В качестве возможных объясняющих факторов рассматривают влажность почвы [23, 35], размер окна [25], запас корней [17], pH и концентрацию зольных элементов [18], содержание органического углерода и азота [17].

Все известные нам исследования влияния отдельных деревьев на SR выполнены в лесах, не подверженных действию промышленного загрязнения, которое может быть сильным экологическим фактором. Обычно влияние загрязнения рассматривают в масштабе десятков–сотен метров (несколько пробных площадей в пределах участка) или единиц–десятков километров (несколько участков, расположенных на разном расстоянии от источника выбросов) [10, 21, 22]. Для анализа влияния деревьев на SR необходимы исследования варьирования в меньшем пространственном масштабе — в пределах десятков сантиметров–единиц метров.

Под действием длительного промышленного загрязнения от выбросов крупных металлургических предприятий средообразующая роль деревьев, как правило, снижается, а микромасштабная вариабельность почвенных параметров увеличивается [3–5, 14]. Этот вывод, в частности, касается содержания металлов в лесной подстилке [5] и деструкции целлюлозы [4]. Возникает вопрос: дыхание почвы подчиняется такой же закономерности?

Цель работы — анализ влияния отдельных деревьев на дыхание почвы и лесной подстилки на территориях, подверженных длительному загрязнению от выбросов медеплавильного завода. Тестировали две гипотезы: (1) на незагрязненной территории положение относительно ствола дерева существенно влияет на дыхание почвы и подстилки, (2) на загрязненной территории влияние этого фактора снижается.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Район исследований расположен в южной тайге, в пределах кряжа остаточных гор осевой части Среднего Урала и его западного склона. Согласно физико-географическому районированию Свердловской области, территория относится к природному району низкогорий Среднего Урала с преобладанием темнохвойных лесов [11], по почвенно-географическому районированию — к Среднеуральской южно-таежной почвенной провинции, к Коноваловскому и Киргишанскому почвенным районам [7]. В почвенном покрове доминируют дерново-подзолистые почвы, в различной степени оглеенные и каменистые, реже встречаются буроземы оподзоленные.

Среднеуральский медеплавильный завод расположен на окраине г. Ревда Свердловской области, в 50 км к западу от Екатеринбурга. Предприятие функционирует с 1940 г., главные компоненты выбросов — газообразные соединения серы, фтора и азота, а также металлы (Cu, Pb, Zn, Cd, Fe, Hg) и металлоиды (As). В 1980-х гг. валовые выбросы завода достигали 150–225 тыс. т поллютантов в год, что делало его одним из крупнейших источников промышленного загрязнения в России. С начала 1990-х выбросы постепенно снижались: к 1999 г. — до 65 тыс. т/год, к 2005 г. — до 27 тыс. т/год, а после коренной реконструкции в 2010 г. — до 3–5 тыс. т/год [1, 2]. Несмотря на снижения выбросов, на момент исследования (2013 г.) вблизи завода не произошло ни восстановления растительности, ни очищения почвы от металлов [6]. На сильнозагрязненных участках фоновые концентрации металлов превышены на 1–2 порядка величины [2].

Полевые измерения. Выбрали два варианта биотопов, широко распространенных в южной тайге Среднего Урала: елово-пихтовый лес (Spruce-fir forest, SF) и вторичный березовый лес (Birch forest, BF). По состоянию высшей растительности выделили три зоны загрязнения: фоновую или незагрязненную (UP) (20 км к западу от завода для BF, 30 км — для SF), буферную или умеренно загрязненную (MP) (5 км — для BF, 4 км — для SF) и импактную или сильнозагрязненную (HP) (1 км — для BF, 2 км — для SF) (рис. S1).

В каждой зоне загрязнения и варианте биотопа выбрали по 5 модельных деревьев: в SF — ели (*Picea obovata* Ledeb.), в BF — березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) или повислой (*B. pendula* Roth.). Основным критерий их подбора — соседство с окном в пологе леса (но не с крупными полянами или опушками). Модельные деревья подбирали максимально схожими по габитусу (высота ствола не менее 15 м, диаметр — не менее 15 см для березы и 30 см для ели, хорошо развитая крона, отсутствие видимых механических повреждений). Расстояние между модельными деревьями в пределах одного варианта биотопа в фоновой и буферной зонах составляло 15–80 м, в импактной — 10–150 м.

Возле каждого дерева заложили по три линии под углом 20°–45°, без строгой ориентации по сторонам света. В пределах каждой линии измерения проводили в трех точках: первая (Trunk) соответствовала приствольному участку (10–20 см от ствола), вторая (Crown) — середине проекции кроны, третья (Gap) — окну в пологе древостоя. Такую схему использовали ранее для оценки влияния деревьев на содержание металлов и скорость деструкции целлюлозы в подстилке [3–5]. В каждой точке (т.е. для круга диаметром 10 см) измеряли общую эмиссию углекислого газа (SR) и дыхание подстилки (LR), а также определяли запас

подстилки (LSt). Всего выполнено 540 измерений возле 30 модельных деревьев.

Измерения дыхания проводили 23–24 августа 2013 г. Скорость эмиссии CO_2 с поверхности почвы измеряли закрытым динамическим камерным методом с помощью полевого респирометра Li-8100A (Li-Cor biosciences, США). LR измеряли по оригинальной методике [19], которая заключалась в следующем: после измерения SR подстилку из-под камеры прибора вынимали, помещали в полиэтиленовый пакет, возвращали на исходное место и через 30–40 мин измеряли ее дыхание непосредственно в пакете. Такое время достаточно для стабилизации дыхания после механического нарушения, но позволяет избежать сильного влияния колебаний температуры и изменения потока углекислого газа из-за гибели обрезанных при взятии образца корней. Удельную дыхательную активность (LSpR) подстилки рассчитывали как отношение ее дыхания к сухой массе подстилки в точке измерения.

Анализ данных выполняли в среде R v. 4.1.2. Статистической единицей во всех случаях, если не оговорено иное, считали значение в точке измерения. Влияние зоны нагрузки, варианта биотопа и положения относительно ствола оценивали с помощью пермутационного дисперсионного анализа (PERMANOVA), реализованного в пакете *vegan* [30]. Для контроля частоты ложных отклонений (*false discovery rate control*, FDR) при множественных проверках статистических гипотез использовали поправку Беньмини-Йекутиели. Множественные сравнения выполняли с помощью критерия Тьюки. Для разложения дисперсии использовали пакет *VCA* [31].

Силу влияния дерева на тот или иной параметр удобно оценивать с помощью отношения откликов (*ln Response Ratio*, RR) [26]:

$$RR = \ln \left(\frac{x_{\text{trunk}}}{x_{\text{gap}}} \right) \quad \text{или} \quad RR = \ln \left(\frac{x_{\text{crown}}}{x_{\text{gap}}} \right), \quad (1)$$

где x_{trunk} — значение показателя возле ствола, x_{gap} — в окне древостоя, x_{crown} — в середине проекции кроны. Отношение откликов обладает свойством аддитивности, что полезно при интерпретации результатов. Если параметр можно выразить через произведение нескольких величин, то отношение откликов результирующего параметра — это сумма отношений отклика входящих в него величин. Представим дыхание подстилки (LR) ($\text{мг C—CO}_2/(\text{м}^2 \text{ ч})$) следующими образом:

$$LR = SR \cdot L\text{Contr}, \quad (2)$$

$$LR = L\text{SpR} \cdot L\text{St}, \quad (3)$$

где SR ($\text{мг C—CO}_2/(\text{м}^2 \text{ ч})$) — дыхание почвы (т.е. общая эмиссия CO_2), LContr (в долях единицы) — вклад подстилки в общую эмиссию (т.е. LR/SR),

LSpR ($\text{мг C—CO}_2/(\text{г ч})$) — удельная дыхательная активность подстилки, LSt (кг/м^2) — запас органического вещества подстилки. Комбинируя уравнения (2) и (3), величину общей эмиссии с поверхности почвы можно выразить следующим образом:

$$SR = L\text{SpR} \cdot L\text{St} \cdot \frac{1}{L\text{Contr}}. \quad (4)$$

Соответственно, переходя к отношениям откликов:

$$RR_{SR} = RR_{L\text{SpR}} + RR_{L\text{St}} - RR_{L\text{Contr}}. \quad (5)$$

Уравнение (5) позволяет определить, за счет каких именно составляющих происходит изменение общего дыхания возле ствола (или в проекции кроны), по сравнению с окном. При усреднении значений по нескольким деревьям свойство аддитивности выполняется только при использовании средней геометрической, поэтому при расчетах использовали именно ее.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Биотопические различия. При приближении к заводу запас подстилки увеличивался, остальные параметры — уменьшались (рис. 1, табл. 1). Наибольшая разница между фоновой и импактной зонами — почти на порядок величины — отмечена для удельной дыхательной активности подстилки. Дыхание почвы и удельная дыхательная активность подстилки были выше в березняках по сравнению с ельниками, тогда как дыхание подстилки, ее запас и ее вклад в дыхание почвы — в ельниках. Различия всех параметров между зонами загрязнения и вариантами биотопов статистически значимы (табл. 2).

Варьирование SR (коэффициент вариации, абсолютный и относительный размахи) в еловых лесах при приближении к заводу уменьшалось, в березовых — увеличивалось (табл. 3). В обоих вариантах биотопов коэффициент вариации LR увеличивался на загрязненных территориях по сравнению с незагрязненными, тогда как абсолютный и относительный размахи уменьшались. Для остальных параметров четкие закономерности отсутствуют, но в большинстве случаев изменчивость в пределах зоны загрязнения высокая: она составляет более половины всей изменчивости в масштабе всего градиента загрязнения. Загрязнение в наибольшей степени объясняло дисперсию удельной дыхательной активности (75%) и запаса подстилки (14%), а вариант биотопа — вклада подстилки в общее дыхание (34%) (рис. 2).

Микробиотопические различия. Для всех параметров различия между отдельными деревьями не были статистически значимыми, также незначи-

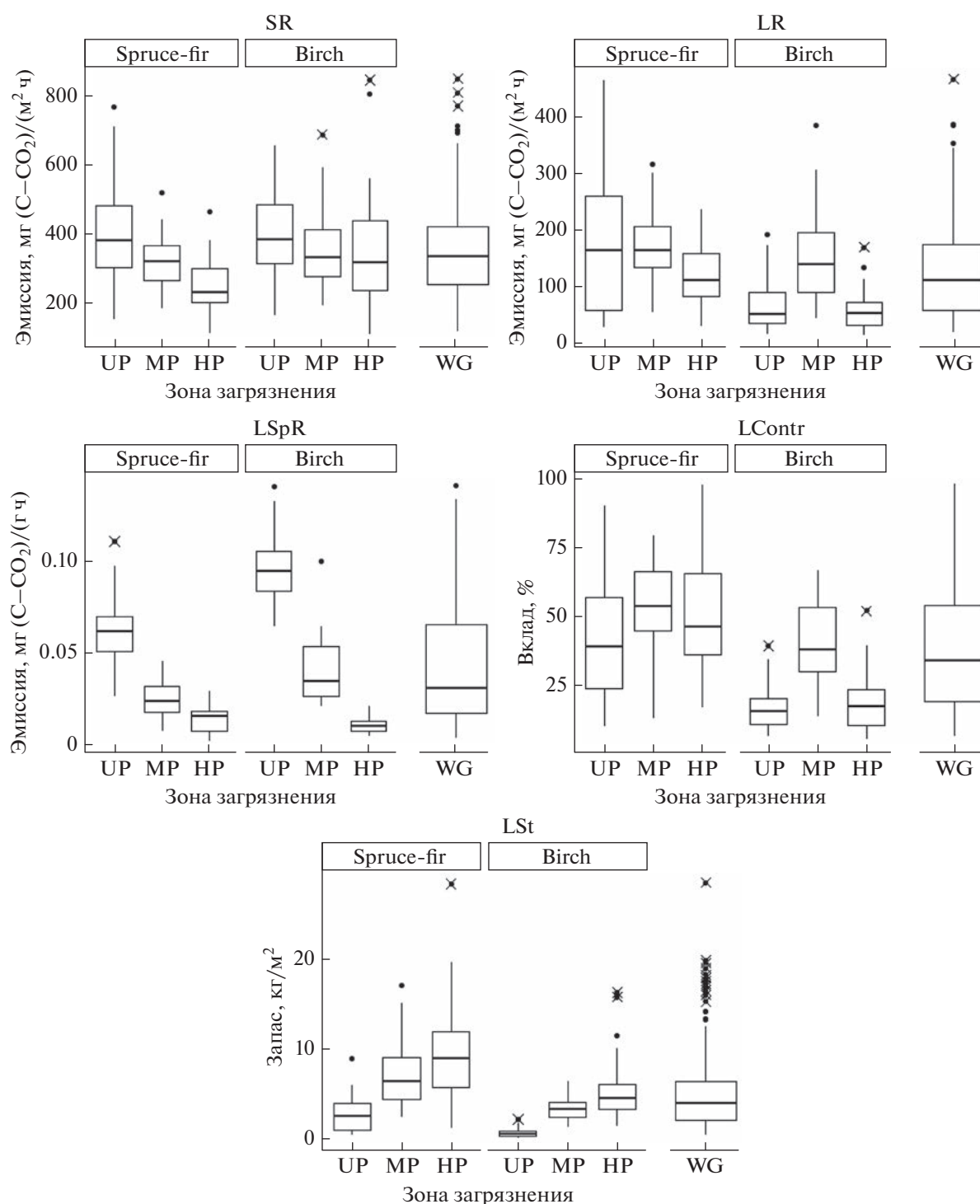


Рис. 1. Размах исследуемых параметров. SR – дыхание почвы, LR – дыхание подстилки, LSpR – удельное дыхание подстилки, LContr – вклад подстилки в дыхание почвы, LSt – запас подстилки. На графике “ящик с усами”: линия – медиана, боксы – 25–75% квантили, усы – размах без учета выбросов, точки – выбросы ($>1.5 \times$ межквартильный размах), крестики – экстремумы ($>2 \times$ межквартильный размах). Зоны загрязнения: UP – фоновая, MP – буферная, HP – импактная, WG – весь градиент. Spruce-fir – елово-пихтовые леса, Birch – березовые леса.

мо было и взаимодействие фактора “дерево” с другими факторами. В противоположность этому, положение относительно ствола дерева статистически значимо влияло на все параметры. Вза-

имодействие фактора “положение относительно ствола” с другими факторами было незначимым только для дыхания почвы. Для других параметров положение относительно ствола дерева по-

Таблица 1. Дыхание почвы (SR) и подстилки (LR) и подстилки (LSpR), удельное дыхание подстилки в дыхании почвы (LContr) и запас подстилки (LSt) в разных вариантах биотопов и зон загрязнения в зависимости от положения относительно ствола дерева, среднее $\pm$ стандартное отклонение ($n = 5$)

Положение	Елово-пихтовый лес			Березовый лес		
	УР	МР	НР	УР	МР	НР
Общая эмиссия CO ₂ (SR), мг C–CO ₂ /(м ² ч)						
Ствол	493 $\pm$ 48a	359 $\pm$ 50a	270 $\pm$ 56a	499 $\pm$ 73a	475 $\pm$ 58a	442 $\pm$ 72a
Проекция кроны	446 $\pm$ 60a	317 $\pm$ 22a	227 $\pm$ 48a	369 $\pm$ 87ab	331 $\pm$ 47b	358 $\pm$ 118ab
Окно	263 $\pm$ 64b	279 $\pm$ 46a	231 $\pm$ 44a	315 $\pm$ 64b	264 $\pm$ 26b	231 $\pm$ 39b
Дыхание подстилки (LR), мг C–CO ₂ /(м ² ч)						
Ствол	270 $\pm$ 61a	189 $\pm$ 55a	120 $\pm$ 32a	113 $\pm$ 41a	197 $\pm$ 47a	81 $\pm$ 21a
Проекция кроны	201 $\pm$ 61a	156 $\pm$ 27a	139 $\pm$ 37a	52 $\pm$ 17a	144 $\pm$ 29ab	45 $\pm$ 11a
Окно	53 $\pm$ 17b	161 $\pm$ 32a	96 $\pm$ 34a	42 $\pm$ 15a	94 $\pm$ 15b	44 $\pm$ 5a
Удельная дыхательная активность подстилки (LSpR), мг C–CO ₂ /(г ч)						
Ствол	0.055 $\pm$ 0.005a	0.016 $\pm$ 0.003a	0.008 $\pm$ 0.003a	0.093 $\pm$ 0.005ab	0.060 $\pm$ 0.008a	0.011 $\pm$ 0.003a
Проекция кроны	0.071 $\pm$ 0.008b	0.025 $\pm$ 0.005a	0.016 $\pm$ 0.005ab	0.090 $\pm$ 0.005a	0.038 $\pm$ 0.005b	0.011 $\pm$ 0.003a
Окно	0.057 $\pm$ 0.005a	0.036 $\pm$ 0.003b	0.019 $\pm$ 0.003b	0.101 $\pm$ 0.008b	0.027 $\pm$ 0.003ab	0.014 $\pm$ 0.003a
Вклад подстилки в общую эмиссию (LContr), %						
Ствол	56.5 $\pm$ 5.3a	52.5 $\pm$ 10.0a	44.4 $\pm$ 14.0ab	22.2 $\pm$ 6.4a	42.0 $\pm$ 11.9a	20.2 $\pm$ 6.5a
Проекция кроны	48.0 $\pm$ 16.5a	50.4 $\pm$ 8.3a	65.6 $\pm$ 15.2a	14.2 $\pm$ 3.4a	43.5 $\pm$ 7.7a	13.6 $\pm$ 4.3a
Окно	20.4 $\pm$ 1.4b	58.8 $\pm$ 6.1a	42.0 $\pm$ 17.2b	13.4 $\pm$ 4.1a	35.6 $\pm$ 6.2a	19.1 $\pm$ 1.1a
Запас подстилки (LSt), кг/м ²						
Ствол	4.6 $\pm$ 0.8a	10.6 $\pm$ 2.3a	15.4 $\pm$ 3.0a	1.1 $\pm$ 0.4a	3.2 $\pm$ 0.7a	7.7 $\pm$ 2.0a
Проекция кроны	2.6 $\pm$ 0.8ab	6.4 $\pm$ 1.2b	8.9 $\pm$ 2.7b	0.6 $\pm$ 0.2a	3.6 $\pm$ 0.8ab	4.2 $\pm$ 0.9b
Окно	0.9 $\pm$ 0.4b	4.2 $\pm$ 0.8b	4.7 $\pm$ 1.7c	0.4 $\pm$ 0.1a	3.3 $\pm$ 0.6b	3.5 $\pm$ 1.0b

Примечание. Зоны загрязнения: УР – фоновая, МР – буферная, НР – импактная. Статистическая единица – дерево (среднее арифметическое по трем измерениям). Одинаковые буквы обозначают отсутствие значимых различий между вариантами положения относительно ствола для каждого параметра в пределах зоны и варианта биотопа по критерию Тьюки ($p < 0.05$).

Таблица 2. Результаты PERMANOVA различий параметров почвенного дыхания между зонами загрязнения, вариантами биотопа и положения относительно ствола дерева, отдельными деревьями

Источник изменчивости	<i>df</i>	SR	LR	LSpR	LContr	LSt
Биотоп	1	8.5*	50.6**	17.2**	105.1**	53.7**
Зона нагрузки	2	16.8**	27.5**	257.2**	32.6**	104.7**
Дерево	4	0.8 ^{ns}	0.6 ^{ns}	0.9 ^{ns}	0.4 ^{ns}	1.2 ^{ns}
Положение	2	35.7**	24.2**	6.5**	6.8**	21.8**
Биотоп × зона	2	4.5 ^{ns}	7.1**	15.0**	11.3**	28.1**
Биотоп × дерево	4	0.3 ^{ns}	0.3 ^{ns}	0.4 ^{ns}	0.7 ^{ns}	0.6 ^{ns}
Биотоп × положение	2	2.5 ^{ns}	4.2 ^{ns}	12.5**	3.1 ^{ns}	10.1**
Зона × дерево	8	1.3 ^{ns}	0.8 ^{ns}	0.7 ^{ns}	1.2 ^{ns}	1.0 ^{ns}
Зона × положение	4	0.8 ^{ns}	4.8*	4.2**	4.5**	12.2**
Дерево × положение	8	0.3 ^{ns}	0.9 ^{ns}	0.6 ^{ns}	1.2 ^{ns}	1.4 ^{ns}

Примечание. Приведены значения F-критерия Фишера, FDR-скорректированные величины уровня значимости: * – $p \leq 0.05$, ** – $p \leq 0.01$, ns – $p > 0.05$; *df* – число степеней свободы фактора; SR – дыхание почвы, LR – дыхание подстилки, LSpR – удельное дыхание подстилки, LContr – вклад подстилки в дыхание почвы, LSt – запас подстилки.

Таблица 3. Показатели варьирования дыхания почвы (SR), дыхания подстилки (LR), удельного дыхания подстилки (LSpR), вклада подстилки в дыхание почвы (LContr) и запаса подстилки (LSt)

Параметр	Елово-пихтовый лес			Березовый лес			WG
	UP	MP	HP	UP	MP	HP	
Коэффициент вариации, %							
SR	38.6	22.7	32.3	30.6	32.6	43.2	37.8
LR	65.2	33.1	43.1	67.6	51.0	57.8	66.7
LSpR	26.1	38.3	49.3	17.4	40.5	39.1	77.4
LContr	52.1	26.6	42.5	46.0	36.9	54.9	58.8
LSt	70.0	48.9	59.3	70.5	38.2	61.2	90.9
Абсолютный размах							
SR, мг C–CO ₂ /(м ² ч)	612	334	266	488	492	734	734
LR, мг C–CO ₂ /(м ² ч)	435	261	207	177	340	156	449
LSpR, мг C–CO ₂ /(г ч)	0.085	0.038	0.027	0.076	0.079	0.016	0.139
LContr, %	79.8	66.3	80.7	32.8	53.0	46.3	92.1
LSt, кг/м ²	8.5	14.5	18.4	2.0	5.1	14.8	19.5
Относительный размах, %							
SR	83.4	45.6	36.3	66.6	67.1	100.0	—
LR	96.9	58.2	46.1	39.4	75.8	34.5	—
LSpR	60.8	27.5	19.6	54.9	56.9	11.8	—
LContr	86.6	72.0	87.6	35.6	57.6	50.3	—
LSt	43.8	74.7	94.5	10.5	26.3	75.8	—

Примечание. Зоны загрязнения: UP – фоновая, MP – буферная, HP – импактная, WG – весь градиент.

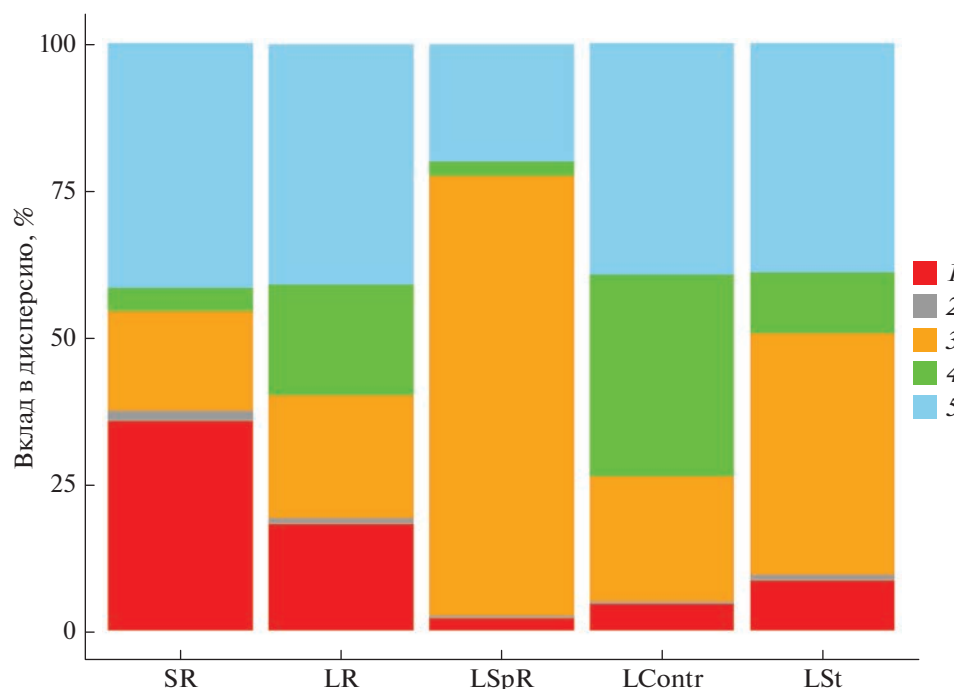


Рис. 2. Компоненты дисперсии исследуемых параметров, обусловленной различиями между: 1 — положением относительно ствола, 2 — деревьями, 3 — зоной загрязнения, 4 — биотопом, 5 — остаточная дисперсия. SR — дыхание почвы, LR — дыхание подстилки, LSpR — удельное дыхание подстилки, LContr — вклад подстилки в дыхание почвы, LSt — запас подстилки.

разному влияло в зависимости от варианта биотопа и зоны нагрузки.

Во всех случаях дыхание почвы и подстилки было выше у ствола дерева, по сравнению с окном. Для других параметров эта закономерность наблюдалась не всегда. Так, запас подстилки не уменьшался от ствола дерева к окну в березовом лесу буферной зоны, вклад подстилки в дыхание почвы — в буферной и импактной зонах. Характер изменения удельного дыхания подстилки при удалении от ствола дерева был наиболее разнообразным: в обоих вариантах биотопов дыхание не менялось на фоновой территории, в еловых лесах — увеличивалось в буферной и импактной зонах, а в березовых — уменьшалось в буферной зоне, но не менялось в импактной.

В масштабе всего градиента загрязнения положение относительно ствола дерева в наибольшей степени объясняло дисперсию дыхания почвы и подстилки, в наименьшей — удельной дыхательной активности. В еловом лесу вклад этого фактора в дисперсию дыхания почвы уменьшался при приближении к заводу, в березовом — не менялся (рис. 3). Для других параметров отсутствовали четкие закономерности изменения этого показателя при переходе от фоновой зоны к импактной. Различия между отдельными деревьями во всех случаях вносили минимальный вклад в дисперсию всех параметров.

Анализ отношения откликов показал, что увеличение дыхания почвы возле ствола может реализовываться за счет разных процессов (рис. 4). На фоновой территории в обоих вариантах биотопов более высокая эмиссия возле ствола связана с увеличенным вкладом дыхания подстилки за счет ее накопления, но при неизменной удельной дыхательной активности. В еловых лесах буферной и импактной зон дыхание почвы возле ствола увеличивается в меньшей степени, по сравнению с фоновой территорией, поскольку увеличение запаса подстилки нивелируется уменьшением ее удельной дыхательной активности. В березовом лесу буферной зоны дыхание почвы выше возле ствола за счет увеличения удельной дыхательной активности подстилки при отсутствии изменений ее вклада в дыхание и запаса, а импактной — за счет увеличения запаса подстилки при неизменной удельной дыхательной активности и вклада в дыхание.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные в настоящей работе абсолютные величины дыхания почвы на фоновых (214.3–604.8 мг С–СО₂/м² ч) и на загрязненных (159.8–561.2 мг С–СО₂/м² ч) территориях близки к диапазонам значений, которые обычно регистрируют в лесах умеренных широт (мг С–СО₂/м² ч): до 185.8 [16], 82.1–380.2 [8], 121.0–289.4 [9], 272.2–

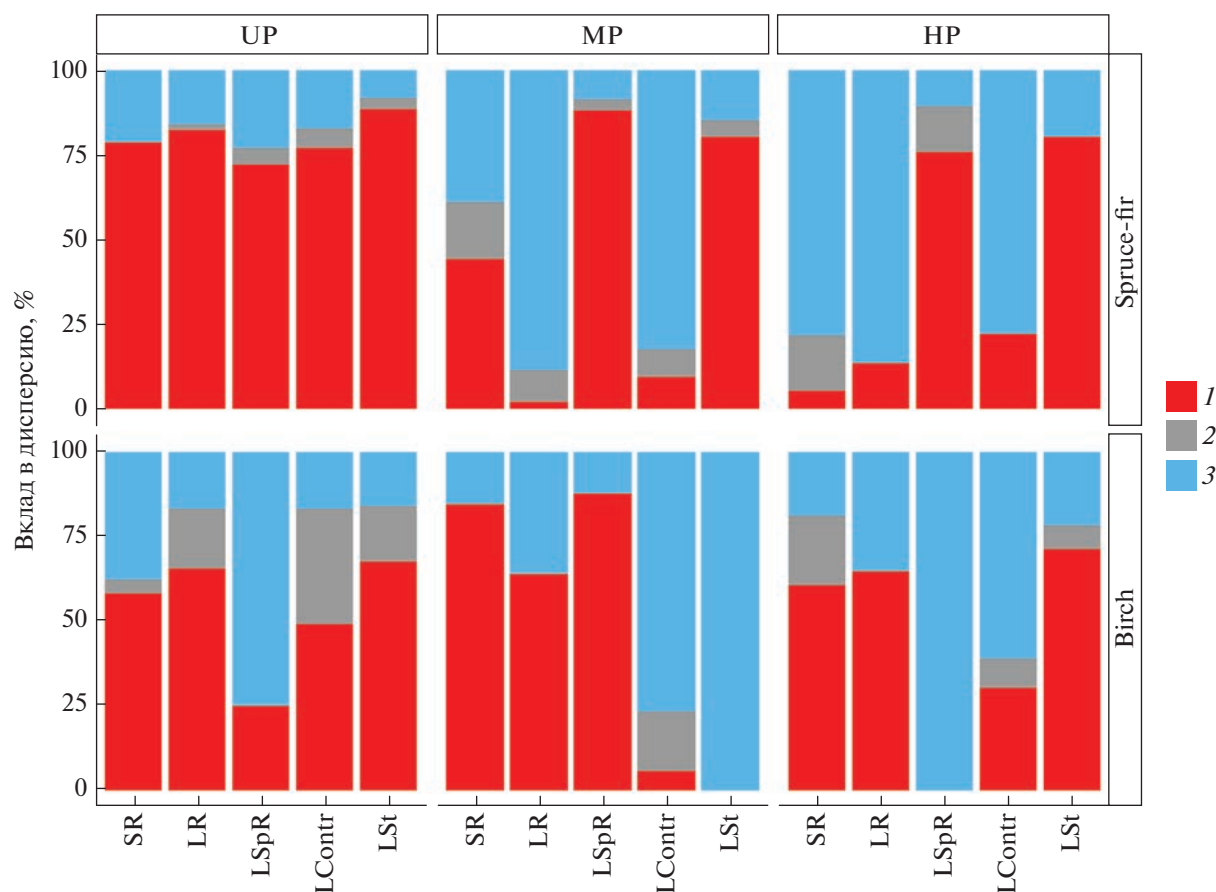


Рис 3. Компоненты дисперсии исследуемых параметров, обусловленной различиями между: 1 – положением относительно ствола, 2 – деревьями, 3 – остаточная дисперсия. UP – фоновая территория, MP – буферная зона, HP – импактная зона; SR – дыхание почвы, LR – дыхание подстилки, LSpR – удельное дыхание подстилки, LContr – вклад подстилки в дыхание почвы, LSt – запас подстилки. Spruce-fir – елово-пихтовые леса, Birch – березовые леса.

410.4 [15], 6.0–1095.8 [21, 22], 190.1–492.5 [27], 151.2–192.1 [36], 56.2–462.4 [20]. Значения дыхания подстилки, ее вклада в дыхание почвы и удельной дыхательной активности также сопоставимы с величинами, полученными нами ранее для еловых и березовых лесов [22].

Полученный уровень пространственного варьирования дыхания почвы на фоновой территории близок к наблюдаемому в естественных условиях [28]. Коэффициенты вариации дыхания почвы (23–43%) и на фоновой, и на загрязненной территории не выбиваются из диапазона значений, типичных для хвойных (20.2–48.0%) и лиственных (21.8–61.0%) лесов [13, 23].

Из всех изученных параметров только для удельной дыхательной активности подстилки обнаружено увеличение коэффициента вариации при приближении к источнику выбросов. Такое увеличение согласуется с резко выраженной неоднородностью пространственного распределения целлюлозолитической активности почвенных микроорганизмов в условиях загрязнения [4]. Для всех параметров за исключением LSpR

размах в пределах зоны загрязнения сопоставим с изменчивостью в масштабе всего градиента. Разница между зонами загрязнения наблюдается фактически из-за большей доли низких значений в импактной зоне, по сравнению с фоновой.

Как правило, дыхание почвы выше возле ствола дерева по сравнению с окном в пологом древостое [32, 34, 37], хотя при небольшом размере окна дыхание может не различаться между этими вариантами [25]. Полученные результаты подтверждают эту закономерность, свидетельствуя, о справедливости первой тестируемой гипотезы.

Считают, что температура почвы не играет решающей роли в микромасштабном варьировании дыхания [23, 35]. К числу наиболее важных факторов чаще всего относят те, которые закономерно меняются при удалении от ствола дерева: влажность почвы [23, 32, 35], массу тонких корней [25, 29, 34, 37], содержание углерода и азота, биомассу микроорганизмов [25, 29, 37], запас подстилки [29, 37]. В настоящей работе не рассматривали изменение возможных предикторов дыхания, но вызванная загрязнением трансфор-

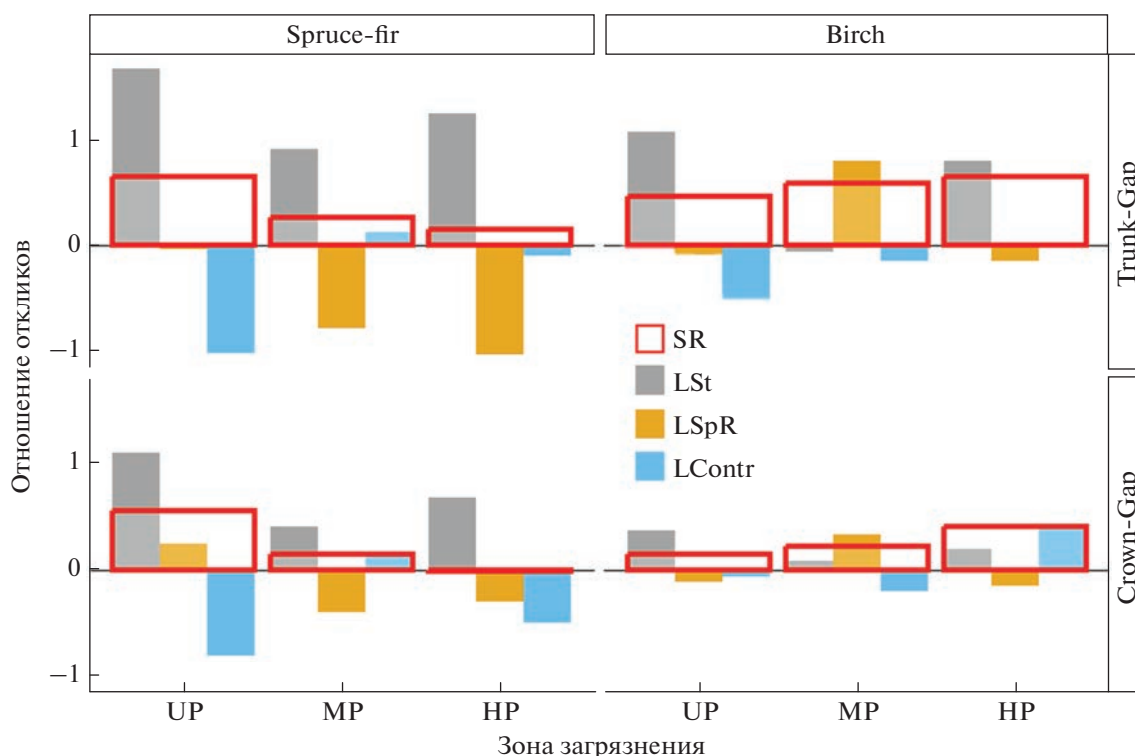


Рис. 4. Отношение откликов дыхания почвы у ствола и в середине проекции кроны по сравнению с окном древостоя и вклад в него отдельных составляющих ($\ln RR(LContr)$ изображен с отрицательным знаком согласно формуле (5)). Зоны загрязнения: UP – фоновая, MP – буферная, HP – импактная. SR – дыхание почвы, LSpR – удельное дыхание подстилки, LContr – вклад подстилки в дыхание почвы, LSt – запас подстилки. Положение относительно ствола: Trunk – у ствола, Crown – середина проекции кроны, Gap – окно древостоя. Spruce-fir – елово-пихтовые леса, Birch – березовые леса.

мация экосистем сильно усложняет картину влияния деревьев на дыхание почвы. Возможно, именно из-за такой сложности вторая гипотеза подтвердилась лишь частично: влияние деревьев на SR снижалось только в одном варианте биотопа, а во втором – не менялось.

В еловых лесах при переходе от фоновой зоны к импактной роль положения относительно ствола дерева в объяснении изменчивости дыхания почвы снижалась из-за уменьшения удельной дыхательной активности подстилки, хотя запас подстилки сильно различался между приствольными участками и окнами древостоя. Другими словами, несмотря на то, что в импактной зоне возле стволов деревьев подстилки становится намного больше, чем в окнах, ее удельная активность уменьшается, что и приводит к нивелированию различий в дыхании почвы. Очень сильное снижение удельной дыхательной активности подстилки наблюдается и при приближении к заводу.

Дыхание подстилки обеспечивается в основном деятельностью микрофлоры, поскольку корни в этом горизонте составляют всего 2–10% от общего запаса корней в верхнем (0–20 см) слое

почвы [33]. В основе изменения удельной активности в обоих масштабах (при приближении к заводу и при приближении к стволу дерева), скорее всего, лежит один и тот же механизм – подавление почвенных микроорганизмов. Показано, что на загрязненных территориях при приближении к стволу увеличиваются концентрации и запасы потенциально токсичных металлов, а также увеличивается кислотность [3, 5]. В березовых лесах роль положения относительно ствола дерева в объяснении варьирования дыхания почвы практически не меняется под действием загрязнения, поскольку нет снижения удельной дыхательной активности подстилки.

В работах, выполненных в рамках проблематики микромасштабного варьирования дыхания почвы, указывают на необходимость принимать во внимание положение точки измерения относительно ствола дерева. Однако такие указания обычно ограничены лишь констатацией феномена и не содержат конкретных методических рекомендаций [25, 35]. Известна единственная работа, в которой приведена такая рекомендация: авторы считают, что для получения несмещенных оценок дыхания почвы измерения необходимо

проводить в 1.8 м восточнее ствола дерева [24]. Данная рекомендация специфична для конкретного региона и излишне детализирована. Наиболее простой способ учесть микромасштабную вариабельность дыхания почвы, связанную с влиянием отдельных деревьев, — оценивать дыхание в пределах проекции крон деревьев, исключая как приствольные участки, так и окна в пологе древостоя. Для условий южной тайги и относительно крупных деревьев (т.е. диаметром более 20 см) точки измерения должны располагаться не ближе 1 м от ствола. В этом случае оценки дыхания, скорее всего, будут близки к средним значениям для всех вариантов положения относительно ствола.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изменение дыхания почвы при переходе от приствольного участка к окну в пологе древостоя — результат сложного взаимодействия многих динамичных и часто разнонаправленных процессов. В зависимости от варианта биотопа (еловый или березовый лес) и уровня загрязнения (фоновое, умеренное и сильное загрязнение) баланс этих процессов может складываться по-разному. В незагрязненных лесах средообразующая роль деревьев велика, что подтверждает первую из тестированных в данной работе гипотез: положение относительно ствола дерева объясняет значительную часть дисперсии дыхания почвы. Гипотеза об уменьшении этого компонента дисперсии на загрязненных территориях подтверждена лишь частично. Оказалось, что ситуация специфична по отношению к варианту биотопа: роль положения относительно ствола дерева снижается в еловом лесу, но не в березовом.

В методическом плане результаты работы подтверждают необходимость учета микромасштабной неоднородности дыхания почвы. Чтобы избежать возможного смещения оценок дыхания можно рекомендовать располагать точки измерения в подкروновых участках, т.е. на достаточном удалении от стволов деревьев и вне окон в пологе древостоя.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования РФ (проекты № 122021000076-9 и № FEUZ-2023-0023).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Онлайн версия содержит дополнительные материалы, доступные по адресу <https://doi.org/10.31857/S0032180X23600403>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Воробейчик Е.Л. Естественное восстановление наземных экосистем после прекращения промышленного загрязнения. 1. Обзор современного состояния исследований // Экология. 2022. № 2. С. 3–41. <https://doi.org/10.31857/S0367059722010115>
2. Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю. Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период сокращения объемов его выбросов // Почвоведение. 2017. № 8. С. 1009–1024. <https://doi.org/10.7868/S0032180X17080135>
3. Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г. Влияние отдельных деревьев на pH и содержание тяжелых металлов в лесной подстилке в условиях промышленного загрязнения // Почвоведение. 2009. № 8. С. 927–939.
4. Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г. Влияние деревьев на скорость деградации целлюлозы в почвах в условиях промышленного загрязнения // Почвоведение. 2011. № 5. С. 597–610.
5. Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г. Промышленное загрязнение снижает роль деревьев в формировании структуры полей концентраций тяжелых металлов в лесной подстилке // Экология. 2016. № 5. С. 323–334. <https://doi.org/10.7868/S0367059716050164>
6. Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е., Кайгородова С.Ю. Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2014. № 6. С. 448–458.
7. Гафуров Ф.Г. Почвы Свердловской области. Урал. ун-та, 2008. 417 с.
8. Глухова Т.В., Вомперский С.Э., Ковалев А.Г. Эмиссия CO₂ с поверхности олиготрофных болот южно-таежной зоны европейской территории России с учетом микрорельефа // Почвоведение. 2014. № 1. С. 48–57.
9. Кадулин М.С., Копчик Г.Н. Эмиссия CO₂ почвами в зоне влияния горно-металлургического комбината “Североникель” в Кольской Субарктике // Почвоведение. 2013. № 11. С. 1387–1396. <https://doi.org/10.7868/S0032180X13110063>
10. Кадулин М.С., Копчик М.Н. Эмиссия диоксида углерода почвами как критерий эффективности ремедиации техногенных пустошей вблизи медно-никелевых комбинатов в Кольской Субарктике // Экология. 2019. № 6. С. 429–437. <https://doi.org/10.1134/S0367059719060076>
11. Канустин В.Г. Физико-географическое районирование Свердловской области // География и современные проблемы естественнонаучного познания: Мат-лы конф. Екатеринбург, 2009. С. 11–24.
12. Карелин Д.В., Почикалов А.В., Замолотчиков Д.Г., Гитарский М.Л. Факторы пространственно-вре-

- менной изменчивости потоков CO₂ из почв южно-таежного ельника на Валдае // Лесоведение. 2014. № 4. С. 56–66.
13. Курганова И.Н., Кудеяров В.Н. Оценка потоков диоксида углерода из почв таежной зоны России // Почвоведение. 1998. № 9. С. 1058–1070.
 14. Лянгузова И.В., Примак П.А., Салихова Ф.С., Волкова Е.Н., Беляева А.И. Воздействие загрязнения почв тяжелыми металлами на пространственное распределение биомассы напочвенного покрова и запаса лесной подстилки в сосновых лесах Кольского полуострова // Растительные ресурсы. 2021. Т. 57. № 4. С. 340–358.
 15. Машика А.В. Эмиссия диоксида углерода с поверхности подзолистой почвы // Почвоведение. 2006. № 12. С. 1457–1463.
 16. Осипов А.Ф. Влияние межгодовых различий метеорологических характеристик вегетационного периода на эмиссию CO₂ с поверхности почвы среднетаежного сосняка бруснично-лишайникового (республика Коми) // Почвоведение. 2018. Т. 12. С. 1455–1463.
<https://doi.org/10.1134/S0032180X18120080>
 17. Припутина И.В., Фролова Г., Шанин В.Н., Мякшина Т.Н., Грабарник П.Я. Распределение органического вещества и азота в дерново-подбурях приокско-террасного заповедника и его связь со структурой лесных фитоценозов // Почвоведение. 2020. № 8. С. 921–933.
<https://doi.org/10.31857/S0032180X20080122>
 18. Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И., Кузнецова Я.Д. Оценка внутрибиогеоценозной изменчивости лесных подстилок и травяно-кустарничковой растительности в еловых насаждениях // Почвоведение. 2020. № 1. С. 31–43.
<https://doi.org/10.31857/S0032180X2001013X>
 19. Сморкалов И.А. Новая методика определения интенсивности дыхания лесной подстилки в полевых условиях // Экология. 2016. № 5. С. 390–395.
 20. Сморкалов И.А. Изменчивость дыхания почвы: оценка вклада пространства и времени с помощью алгоритма random forest // Экология. 2022. № 4. С. 299–311.
<https://doi.org/10.31857/S0367059722040059>
 21. Сморкалов И.А., Воробейчик Е.Л. Почвенное дыхание лесных экосистем в градиентах загрязнения среды выбросами металлургических заводов // Экология. 2011. № 6. С. 429–435.
 22. Сморкалов И.А., Воробейчик Е.Л. Механизм стабильности эмиссии CO₂ из лесной подстилки в условиях промышленного загрязнения // Лесоведение. 2016. № 1. С. 34–43.
 23. Cai Y., Nishimura T., Ida H., Hirota M. Spatial variation in soil respiration is determined by forest canopy structure through soil water content in a mature beech forest // Forest Ecology and Management. 2021. V. 501. P. 119673.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119673>
 24. Cao Y., Xiao H., Wang B., Zhang Y., Wu H., Wang X. et al. Soil Respiration May Overestimate or Underestimate in Forest Ecosystems // Sustainability. 2021. V. 13. № 5. P. 2716.
<https://doi.org/10.3390/su13052716>
 25. Han M.G., Tang M., Shi B.K., Jin G.Z. Effect of canopy gap size on soil respiration in a mixed broadleaved-Korean pine forest: Evidence from biotic and abiotic factors // Eur. J. Soil Biol. 2020. V. 99.
<https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2020.103194>
 26. Hedges L.V., Gurevitch J., Curtis P.S. The meta-analysis of response ratios in experimental ecology // Ecology. 1999. V. 80. № 4. P. 1150–1156.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1150:tmaorr\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1150:tmaorr]2.0.co;2)
 27. Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E. Impacts of point pollutants on terrestrial biota: Comparative analysis of 18 contaminated areas. Dordrecht: Springer, 2009. 466 p.
 28. Luo Y., Zhou X. Soil respiration and the environment. Burlington: Acad. Press, 2006. 316 p.
 29. Martin J.G., Bolstad P.V. Variation of soil respiration at three spatial scales: Components within measurements, intra-site variation and patterns on the landscape // Soil Biol. Biochem. 2009. V. 41. № 3. P. 530–543.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.12.012>
 30. Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D. et al. Vegan: Community ecology package. 2021.
<http://R-Forge.R-project.org/projects/vegan/>
 31. Schuetzenmeister A., Dufey F. VCA: Variance Component Analysis. R package version 1.4.2.
<https://CRAN.R-project.org/package=VCA>
 32. Scott-Denton L.E., Sparks K.L., Monson R.K. Spatial and temporal controls of soil respiration rate in a high-elevation, subalpine forest // Soil Biol. Biochem. 2003. V. 35. № 4. P. 525–534.
[https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00007-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00007-5)
 33. Smorkalov I.A., Vorobeichik E.L. Does long-term industrial pollution affect the fine and coarse root mass in forests? Preliminary investigation of two copper smelter contaminated areas // Water, Air, Soil Poll. 2022. V. 233. № 2. P. 55.
<https://doi.org/10.1007/s11270-022-05512-0>
 34. Suchewaboripont V., Ando M., Iimura Y., Yoshitake S., Ohtsuka T. The effect of canopy structure on soil respiration in an old-growth beech-oak forest in central Japan // Ecol. Res. 2015. V. 30. № 5. P. 867–877.
<https://doi.org/10.1007/s11284-015-1286-y>
 35. Suchewaboripont V., Ando M., Yoshitake S., Iimura Y., Hirota M., Ohtsuka T. Spatial Upscaling of Soil Respiration under a Complex Canopy Structure in an Old-Growth Deciduous Forest, Central Japan // Forests. 2017. V. 8. № 2. P. 36.
<https://doi.org/10.3390/f8020036>
 36. Takakai F., Desyatkin A.R., Lopez C.M.L., Fedorov A.N., Desyatkin R.V., Hatano R. Influence of forest disturbance on CO₂, CH₄ and N₂O fluxes from larch forest soil in the permafrost taiga region of eastern Siberia // Soil Sci. Plant Nutrition. 2008. V. 54. № 6. P. 938–949.
<https://doi.org/10.1111/j.1747-0765.2008.00309.x>
 37. Tian Q.X., Wang D.Y., Tang Y.N., Li Y., Wang M., Liao C. et al. Topographic controls on the variability of soil respiration in a humid subtropical forest // Biogeochemistry. 2019. V. 145. № 1–2. P. 177–192.
<https://doi.org/10.1007/s10533-019-00598-x>

Effect of Individual Trees on the Soil Respiration in Forest Ecosystems under Industrial Pollution

I. A. Smorkalov^{1, 2, *} and E. L. Vorobeichik¹

¹*Institute of Plant and Animal Ecology, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144 Russia*

²*Ural Federal University named after The First President of Russia B.N. Yeltsin, Yekaterinburg, 620002 Russia*

**e-mail: ivan.a.smorkalov@gmail.com*

The effect of individual trees on soil and litter respiration in forests polluted with heavy metals from copper smelter emissions was investigated for the first time. We tested the hypothesis that polluted sites exhibit a decrease in the portion of spatial variance of soil respiration associated with the distance to the tree trunk compared to the background area. The study was conducted in the southern taiga spruce-fir and birch forests exposed to long-term pollution from the Middle Ural Copper Smelter in Revda City, Sverdlovsk region, Russia. Measurement points were placed near spruce and birch trees at different distances from the tree trunk (tree-base site, middle of the crown projection, and canopy gap), and total CO₂ emission, litter respiration, litter contribution to soil respiration, litter-specific respiratory activity, and litter stock were measured at each point. In the background area, soil respiration decreased from the tree trunk to the canopy gap. The hypothesis was partially confirmed, as the variance portion associated with distance to tree trunks decreased in spruce forests with increasing pollution but did not change in birch forests. A change in spruce forests was due to a decline in litter-specific respiratory activity, while litter stock was considerably higher in the tree-base site than in the canopy gap. It is proposed to locate measurement points in the middle of the crown projection, at a sufficient distance from tree trunks and outside the canopy gaps, to minimize bias in soil respiration estimates.

Keywords: forest litter, spatial structure, copper smelter, heavy metals, Stagnic Retisols