

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ МОХОВОГО ПОКРОВА ЛЕСОВ ПОСЛЕ СОКРАЩЕНИЯ ВЫБРОСОВ СРЕДНЕУРАЛЬСКОГО МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА

М. Р. Трубина^{1✉}, А. П. Дьяченко²

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

✉E-mail: mart@ipae.uran.ru

² Уральский государственный педагогический университет
Россия, 620017, Екатеринбург, просп. Космонавтов, 26
E-mail: eadyach@yandex.ru

Поступила в редакцию 04.10.2020 г., после доработки 14.11.2020 г., принята 21.11.2020 г.

Трубина М. Р., Дьяченко А. П. Современное состояние мохового покрова лесов после сокращения выбросов Среднеуральского медеплавильного завода // Поволжский экологический журнал. 2020. № 4. С. 477 – 491. DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-477-491>

Аннотация. Проанализировано состояние мохового покрова лесов в пределах территории 50×36 км вокруг Среднеуральского медеплавильного завода после практически полного прекращения выбросов. Показано, что сообщества мхов в зонах слабого и сильного загрязнения существенно различаются по составу, числу и встречаемости видов, но характеризуются близким проективным покрытием напочвенных мхов. В зонах сильного загрязнения, в сравнении с зонами слабого, снижена встречаемость большей части видов. Существенное увеличение встречаемости в градиенте загрязнения выявлено только для *Pohlia nutans*. Потери видов в мезомасштабе (видовое богатство в пределах сообщества) были выражены сильнее, чем в макромасштабе (общее число видов в зоне загрязнения). Элиминация видов с увеличением загрязнения отмечена для видов с невысокой исходной встречаемостью (до 40%). Несмотря на практически полное прекращение выбросов моховой покров лесов в зонах сильного загрязнения остается крайне поврежденным и на значительной территории представлен единственным видом – *Pohlia nutans*. Однако даже в зоне очень сильного загрязнения отмечены локалитеты с относительно большим числом видов и высоким сходством видового состава с фоновыми сообществами. Наличие таких локалитетов, в сочетании со значительным временным лагом, предшествующим исчезновению видов с территории в целом, может иметь важное значение для реколонизации деградированных территорий после сокращения выбросов.

Ключевые слова: мхи, разнообразие, состав, встречаемость, загрязнение, тяжелые металлы.

DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-477-491>

ВВЕДЕНИЕ

Изучение последствий антропогенной трансформации экосистем – одна из актуальных проблем современной экологии (Букварева, 2017; Cadotte et al., 2012; Cardinale et al., 2012). При этом крайне важен анализ уязвимости разных групп биоты к антропогенным воздействиям, что подразумевает оценку как чувствительности к нагрузке, так и способности к восстановлению после ее снижения.

Мохообразные играют огромную роль в регуляции почвенного микроклимата, биогеохимических циклов и других параметров экосистем (Turetsky, 2003; Turetsky et al., 2012). Вместе с тем бриофиты из-за особенностей их анатомо-морфологического строения очень чувствительны к загрязнению (Pescott et al., 2015; Dittrich et al., 2016; Rola, Osyczka, 2018) и изменению условий среды в целом (Oishi, Morimoto, 2016; Becker-Scarpitta, 2017).

Деградация мохового покрова лесных экосистем в зоне действия металлургических заводов и высокая чувствительность к загрязнению большей части видов бриофитов продемонстрирована в ряде исследований (Лесные экосистемы..., 1990; Кабиров и др., 1992; Черненькова и др., 1995; Гольдберг, 1997; Ярмишко и др., 2009; Freedman, Hutchinson, 1980; Salemaa et al., 2001), однако большая их часть проведена в северных регионах. Для Среднего Урала, где сосредоточено много крупных промышленных предприятий, исследования техногенного воздействия на моховой покров единичны (Гольдберг, 1997).

Среднеуральский медеплавильный завод (СУМЗ) до недавнего времени был одним из крупнейших источников загрязнения: выбросы предприятия в 1980 г. составляли 225 тыс. т поллютантов в год (Воробейчик и др., 2014). В результате многолетнего поступления поллютантов лесные экосистемы вокруг завода существенно деградировали (Воробейчик и др., 1994). В частности, разнообразие бриофитов в темнохвойных лесах сократилось с 24 видов до одного (Гольдберг, 1997). В течение последних десятилетий поступление поллютантов постепенно сокращалось (Воробейчик, Кайгородова, 2017), что инициировало восстановление отдельных групп биоты даже непосредственно вблизи завода (Воробейчик, Нестеркова, 2015; Михайлова, 2017; Воробейчик и др., 2019, 2020; Михайлова, 2020). В то же время восстановление разнообразия и обилия некоторых других групп, например, растений травяно-кустарничкового яруса лесов, в зонах сильного загрязнения практически отсутствует (Воробейчик и др., 2014; Трубина, 2020), что отмечали и после сокращения выбросов других металлургических предприятий (Ярмишко и др., 2009; Черненькова и др., 2011). Способность бриофитов к восстановлению после сокращения выбросов практически не изучена.

Цель работы – анализ современного состояния мохового покрова лесов после почти полного прекращения выбросов Среднеуральского медеплавильного завода. Авторы проверяли гипотезу об отсутствии быстрого восстановления сообществ мхов: несмотря на значительное сокращение выбросов, число и обилие видов на сильно загрязненных территориях, в сравнении со слабо загрязненными, будет оставаться более низким. Эта гипотеза базируется на предположении, что высокая чувствительность мхов к загрязнению среды тяжелыми металлами (Лесные экосистемы..., 1990; Гольдберг, 1997; Freedman, Hutchinson, 1980; Salemaa et al., 2001), в сочетании с сохранением высоких концентраций металлов в подстилке и почве (Воробейчик, Кайгородова, 2017), продолжает существенно лимитировать восстановление мохового покрова.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода, расположенного на окраине г. Ревда, в 50 км к западу от г. Екатеринбург.

Основные ингредиенты выбросов – газообразные соединения серы, фтора и азота, а также пылевые частицы с сорбированными тяжелыми металлами (Cu, Pb, Zn, Cd, Fe, Hg и др.) и металлоидами (As). Предприятие функционирует с 1940 г., валовый выброс СУМЗ в 1980-х гг. достигал 150 – 225 тыс. т в год, к началу 2000-х гг. снизился до 65 тыс. т/год, а после кардинальной реконструкции предприятия в 2010 г. – до 3 – 5 тыс. т/год (Воробейчик, Кайгородова, 2017). Согласно физико-географическому районированию, территория относится к подзоне южной тайги, к провинции низкогорий Среднего Урала, абсолютные высоты – от 100 до 450 м над ур. м. (Прокаев, 1976).

Проанализированы результаты описаний мохового покрова, выполненных в период низких (2014 – 2016 гг.) выбросов предприятия на 110 пробных площадях (ПП) размером 25×25 м, заложенных в лесных фитоценозах на расстоянии не менее 1 км друг от друга в пределах территории 50×36 км вокруг завода. Пробные площади различались по типу ландшафтов (элювиальные, транзитные, аккумулятивные), типу почв (серые лесные, бурые горно-лесные, дерново-подзолистые) и растительностью (березовые, сосново-березовые, сосновые и елово-пихтовые леса разных ассоциаций). Критериями подбора ПП служили: отсутствие свежих пожаров и сильных антропогенных нарушений, не связанных с загрязнением, удаленность от автомобильных дорог не менее 100 м и возраст эдификаторов древесного яруса не менее 80 лет.

Для оценки токсической нагрузки использовали индекс токсичности, характеризующий среднее превышение регионального фона для кислоторастворимых форм четырех металлов (Cu, Cd, Pb и Zn) в лесной подстилке (Воробейчик, 2003). За региональный фон принято содержание этих металлов в лесах Сысертского района Свердловской области (23.6 мкг/г Cu, 1.1 – Cd, 17.4 – Pb, 147.8 – Zn). Использованы пробы, собранные в 1995–1998 гг. (экстракция 5%-ной HNO₃, отношение субстрата к экстрагенту 1:10, время экстракции – сутки после однократного встряхивания). Концентрацию определяли методом атомной абсорбции на спектрометре AAS-3 (Analytik Jena, Германия). На каждой ПП отбирали по 3 усредненные пробы подстилки. Индекс токсичности на обследованной территории менялся от 2.3 до 132.1 усл. ед. В ходе анализа градиент разделили на 5 зон загрязнения: фоновую (I), слабого (II), умеренного (III), сильного (IV) и очень сильного (V), по 21–23 ПП в каждой зоне. Имеющиеся в настоящее время данные (Воробейчик, Кайгородова, 2017; Воробейчик и др., 2014) свидетельствуют о крайне медленной разгрузке почв от ТМ после сокращения выбросов данного завода, однако содержание ТМ в подстилке, на основе которого был определен индекс токсичности, снижается более быстро. Поскольку было необходимо оценить разнообразие именно прежних зон загрязнения, выделенных нами ранее в период высоких выбросов предприятий (Трубина, Воробейчик, 2012), в пределах которых проводится мониторинг состояния растительного покрова (Трубина, 2020) и других компонентов экосистем (Воробейчик, Нестеркова, 2015), в работе использованы данные по содержанию ТМ в образцах 1995 – 1998 гг.

Для характеристики разнообразия использовали два показателя: видовое богатство (ВБ, число видов на площади 625 м²) и общее число видов в пределах зоны

загрязнения. ВБ характеризует разнообразие в мезомасштабе (сотни метров), общее число видов – в макромасштабе (километры). Видовой состав мхов на каждой ПП определяли на основных субстратах (почва, лесная подстилка, кора живых деревьев, мертвая древесина). Для определения проективного покрытия напочвенного мохового покрова в пределах каждой ПП случайным образом закладывали по 20 учетных площадок 50×50 см.

Значимость влияния зоны нагрузки на рассматриваемые параметры оценивали с помощью критерия Краскела – Уоллеса. Для сравнения встречаемости видов в разных зонах загрязнения использовали двусторонний t -критерий Стьюдента. При сравнении встречаемости был использован четвертый уровень значимости ($p < 0.10$), для того чтобы подчеркнуть начало существенных изменений встречаемости того или иного вида. Степень трансформации сообществ в градиенте загрязнения оценивали по среднему сходству видового состава сообществ разных зон по всем сочетаниям (ИС₁) и по сходству структуры сообществ разных зон по объединенным спискам с учетом встречаемости видов (ИС₂). В качестве меры сходства использовали индекс Брэя – Кертиса для качественных и количественных данных. Степень дифференциации сообществ разных зон загрязнения визуализировали с помощью кластерного анализа. Расчеты проведены в пакете программ PAST v4.0 и Statistica v7.0 (StatSoft, Inc.).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего на всей обследованной площади было выявлено 50 видов мхов, принадлежащих к 32 родам, 18 семействам и 6 порядкам (табл. 1). Наиболее представлены порядки Hypnales (26 видов), Bryales (10 видов) и Dicranales (9 видов). Среди семейств доминировали Brachytheciaceae (8 видов), Dicranaceae (7 видов) и Mnieseae (5 видов).

Таблица 1. Встречаемость видов мхов в разных зонах загрязнения, %
Table 1. Frequency of moss species in several pollution zones, %

Вид	Порядок	Семейство	Зона загрязнения				
			I	II	III	IV	V
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Amblystegium serpens</i>	Hypnales	Amblystegiaceae	52	39	48	33	10**
<i>A. serpens</i> var. <i>juratzkanum</i>	Hypnales	Amblystegiaceae	5	13	4	–	–
<i>Atrichum undulatum</i>	Polytrichales	Polytrichaceae	10	17	–	–	–
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	Hypnales	Brachytheciaceae	5	–	–	5	–
<i>Brachythecium rutabulum</i>	Hypnales	Brachytheciaceae	–	9	4	–	–
<i>B. salebrosum</i>	Hypnales	Brachytheciaceae	90	70	96	81	33***
<i>Bryum caespeticium</i>	Bryales	Bryaceae	–	–	9	5	–
<i>B. pseudotriquetrum</i>	Bryales	Bryaceae	–	–	4	–	–
<i>B. weigelii</i>	Bryales	Bryaceae	–	–	–	5	–
<i>Callicladium haldanianum</i>	Hypnales	Pylaisiaceae	33	13	4*	–*	10†
<i>Calliergon cordifolium</i>	Hypnales	Calliergonaceae	–	4	–	–	5
<i>Campylopus somnerfeltii</i>	Hypnales	Amblystegiaceae	–	4	–	–	–
<i>Ceratodon purpureus</i>	Dicranales	Ditrichaceae	–	9	9	–	14
<i>Cirriophyllum piliferum</i>	Hypnales	Brachytheciaceae	–	17	–	5	–
<i>Climacium dendroides</i>	Hypnales	Climaciaceae	33	17	9†	–**	–**

Окончание табл. 1
 Table 1. Continuation

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Dicranum bonjeanii</i>	Dicranales	Dicranaceae	—	4	—	—	—
<i>D. flagellare</i>	Dicranales	Dicranaceae	10	—	4	—	—
<i>D. flexicaule</i>	Dicranales	Dicranaceae	—	9	—	—	—
<i>D. fuscescens</i>	Dicranales	Dicranaceae	14	13	9	5	5
<i>D. montanum</i>	Dicranales	Dicranaceae	62	39	13**	10***	10***
<i>D. polysetum</i>	Dicranales	Dicranaceae	—	9	9	—	—
<i>D. scoparium</i>	Dicranales	Dicranaceae	24	22	22	5†	—*
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i>	Hypnales	Brachytheciaceae	5	4	—	—	—
<i>Hylocomium splendens</i>	Hypnales	Hylocomiaceae	38	22	4**	5**	—***
<i>Mnium spinulosum</i>	Bryales	Mniaceae	—	4	—	—	—
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>	Dicranales	Rhabdoweisiaceae	—	—	4	5	—
<i>Oxyrrhynchium hians</i>	Hypnales	Brachytheciaceae	—	9	13	—	—
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	Bryales	Mniaceae	76	87	52†	33**	10***
<i>P. drummondii</i>	Bryales	Mniaceae	10	4	9	—	—
<i>P. ellipticum</i>	Bryales	Mniaceae	—	17	4	5	10
<i>P. medium</i>	Bryales	Mniaceae	5	4	—	5	—
<i>Plagiothecium curvifolium</i>	Hypnales	Plagiotheciaceae	5	4	—	—	—
<i>P. denticulatum</i>	Hypnales	Plagiotheciaceae	5	13	4	5	—
<i>P. laetum</i>	Hypnales	Plagiotheciaceae	29	39	30	5*	—*
<i>Platygyrium repens</i>	Hypnales	Pylaisiadelphaceae	5	—	—	—	—
<i>Pleurozium schreberi</i>	Hypnales	Hylocomiaceae	90	91	83	52**	14***
<i>Pohlia nutans</i>	Bryales	Mielichhoferiaceae	48	87	87	90	95**
<i>Polytrichum commune</i>	Polytrichales	Polytrichaceae	—	4	—	—	—
<i>P. juniperinum</i>	Polytrichales	Polytrichaceae	10	13	—	—	—
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	Hypnales	Pylaisiaceae	5	9	17	5	—
<i>Pylaisia polyantha</i>	Hypnales	Pylaisiaceae	38	13†	17	10*	—**
<i>Rhodobryum roseum</i>	Bryales	Bryaceae	19	30	9	10	—*
<i>Rhytidiadelphus subpinnatum</i>	Hypnales	Hylocomiaceae	24	26	9	—*	—*
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	Hypnales	Hylocomiaceae	5	4	—	—	—
<i>Sanionia uncinata</i>	Hypnales	Scorpidiaceae	90	96	91	71†	24***
<i>Sciurohypnum oedipodium</i>	Hypnales	Brachytheciaceae	81	78	91	86	38**
<i>S. reflexum</i>	Hypnales	Brachytheciaceae	100	96	100	90	38***
<i>Sphagnum squarrosum</i>	Sphagnales	Sphagnaceae	—	4	—	—	—
<i>Stereodon pallescens</i>	Hypnales	Pylaisiaceae	29	4*	4*	—**	—**
<i>Tetraphis pellucida</i>	Tetraphidales	Tetraphidaceae	29	61*	35	19	5*

Примечание. Прочерк означает отсутствие вида. Достигнутый уровень значимости различий в доле заселенных ПП с фоновой зоной : † – $P < 0.10$, * – $P < 0.05$, ** – $P < 0.01$, *** – $P < 0.001$.

Note. (–) means the absence of species. Significance level of differences with the background zone in the proportion of colonized sample plots: † – $P < 0.10$, * – $P < 0.05$, ** – $P < 0.01$, *** – $P < 0.001$.

В зоне фонового загрязнения (I) высокая встречаемость (более 50%) была у *Brachythecium salebrosum*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum montanum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Sanionia uncinata*, *Sciurohypnum oedipodium*, *S. reflexum* и *Amblystegium serpens*. В зоне слабого загрязнения (II) встречаемость большей части видов мало менялась по сравнению с зоной I, но был отмечен ряд новых видов. Статистически значимое снижение встречаемости здесь выявлено у *Stereodon pallescens*, сниже-

ние на уровне тенденции – у *Pylaisia polyantha*, *Climacium dendroides*, *Callicladium haldanianum*, *Dicranum montanum* и *Hylocomium splendens*. При переходе к зонам III – V для большей части видов отмечено существенное снижение встречаемости вплоть до элиминации из состава сообществ. Из вновь появившихся в зонах III и IV отмечены *Bryum pseudotriquetrum*, *B. weigeli* и *Oncophorus wahlenbergii*, но их встречаемость была очень низкой, а в зоне V они уже отсутствовали. У ряда видов (*Brachythecium salebrosum*, *Sciurohypnum oedipodium* и *S. reflexum*) снижение встречаемости отмечено только в зоне очень сильного загрязнения (V).

Увеличение встречаемости при промежуточных уровнях загрязнения с последующим снижением в зоне сильного загрязнения выявлено для *Tetraphis pelucida*. У *Ceratodon purpureus* и, особенно, у *Pohlia nutans* наблюдалось увеличение встречаемости в градиенте загрязнения, причем встречаемость *Pohlia nutans* в зоне сильного загрязнения увеличилась практически вдвое по сравнению с фоновой зоной. У видов с низкой встречаемостью изменения в градиенте загрязнения были статистически незначимы, но практически для всех из них отмечены негативные изменения при увеличении нагрузки: снижение встречаемости и элиминация из сообществ (см. табл. 1).

Покров мхов возрастало с увеличением уровня загрязнения (табл. 2), но изменения были статистически незначимы. ВБ в разных зонах различалось ($H_{4,109} = 55.7$; $P < 0.001$): более низкие значения отмечены в зонах IV ($P < 0.001$) и V ($P < 0.001$). Покров и ВБ мхов существенно варьировали во всех зонах загрязнения и могли различаться на порядок величины. В зоне V на значительной части участков (52%) встречался только один вид (*Pohlia nutans*), однако на отдельных участках здесь ВБ достигало 8 – 10 видов. Общее число видов было наиболее высоким в зоне II и снижалось только в зоне IV и V. В целом ВБ в зоне V сократилось в 3.3 раза по сравнению с фоновой зоной, общее число видов – в 2.2 раза.

Таблица 2. Параметры мохового покрова в разных зонах загрязнения

Table 2. Moss cover parameters in several pollution zones

Параметр	Зона загрязнения				
	I (фоновый)	II (слабый)	III (средний)	IV (сильный)	V (очень сильный)
Расстояние до завода, км	11.5–30	9.5–28.5	8–26	3.5–16	0.6–8
Индекс нагрузки, усл.ед.	2.3–4.2	4.4–6.9	7.0–14.4	16.6–37.4	40.0–132.1
Покров, %	8.9±2.9	12.9±2.1	16.8±4.2	12.4±2.1	18.2±4.0
	0.4–58.5	0.9–35.5	0.6–74.3	0.9–27.4	0.3–54.7
Число видов на 625 м ²	11.7±0.7	12.2±0.8	9.8±0.6	6.9±0.6	3.6±0.7
	7–20	6–20	5–15	4–14	1–10
Общее число видов	33	43	33	25	15
ИС ₁ с фоновой зоной	–	0.56±0.01	0.58±0.01	0.52±0.01	0.25±0.01
	–	0.26–0.86	0.25–0.84	0.22–0.86	0.0–0.82
ИС ₂ с фоновой зоной	–	0.80	0.78	0.67	0.35

Примечание. В числителе – среднее арифметическое ± стандартная ошибка, в знаменателе – минимальные и максимальные значения.

Note. The numerator is the arithmetic means ± standard error and the denominator is the limits.

Зависимость ВБ от расстояния до завода была нелинейной, ее удовлетворительно можно аппроксимировать полиномом третьей степени (рис. 1). Начало выраженного снижения ВБ отмечено на расстоянии 10 км. В радиусе 2 км от источника выбросов моховой покров был представлен, как правило, только одним видом (*Pohlia nutans*).

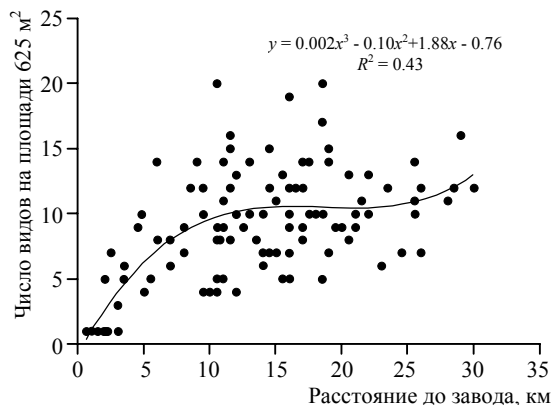


Рис. 1. Изменение видового богатства мхов в зависимости от расстояния до завода

Fig. 1. Changes in the species richness of mosses as a function of the distance from the smelter

сходства объединенных списков с учетом встречаемости видов четко выделяются три кластера: первый включает зоны I и II, второй – III и IV, третий – только зону V, которая наиболее обособлена от остальных (рис. 2).

ИС₁ сообществ фоновой зоны с другими зонами загрязнения варьировали в очень широких пределах – от 0 до 0.86 (см. табл. 2). Нулевое сходство отмечено только в случае сравнения сообществ фоновой зоны и V. Однако даже в зоне V для отдельных участков отмечены высокие ИС₁ (до 0.82) с сообществами фоновой зоны. В целом зоны II и III характеризовались высоким сходством видового состава с фоновой зоной, наименьшее сходство отмечено для зоны V. ИС₂ с увеличением загрязнения менялся сходным образом. При анализе

ОБСУЖДЕНИЕ

Сообщества разных зон загрязнения существенно различались по составу, числу и встречаемости видов. Несмотря на сокращение выбросов в течение последних десятилетий, видовое богатство и общее число видов, а также встречаемость большей части видов в зонах сильного и очень сильного загрязнения были существенно ниже по сравнению с зонами фоновое и слабого загрязнения (см. табл. 1 и 2). Это полностью подтверждает нашу гипотезу.

Снижение числа видов по мере приближения к источнику выбросов и соответствующего увеличения токсической нагрузки, так же как и высокая чувствительность к загрязнению большинства видов мхов, продемонстрированы во многих работах (Лесные экосистемы..., 1990; Черненькова и др., 1995; Ярмишко и др., 2009; Freedman, Hutchinson, 1980; Salemaa et al., 2001), и наши результаты хорошо согласуются с ними. Только у двух видов – *Ceratodon purpureus* и *Pohlia nutans* – пионеров послепожарных сукцессий (Дьяченко, 1999; Uotila, Kouki, 2005; Uotila et al., 2005), выявлено увеличение встречаемости в градиенте нагрузки, что также хорошо согласуется с выводами об их высокой толерантности к загрязнению среды тяжелыми металлами (Гольдберг, 1997; Freedman, Hutchinson, 1980; Salemaa et al., 2001; Rola, Osyczka, 2018). Важно отметить, что для целого ряда видов более

низкая встречаемость наблюдалась уже при умеренном загрязнении. Вследствие этого зона умеренного загрязнения по составу и структуре сообществ была ближе к зоне сильного, а не слабого загрязнения (см. табл. 1, рис. 2).

Характер изменения разнообразия мхов в градиенте токсической нагрузки – снижение числа видов только в области высоких нагрузок, менее выраженное снижение общего числа видов (т.е. разнообразия в макромасштабе) по сравнению с видовым богатством (т.е. разнообразием в мезомасштабе) – аналогично изменению разнообразия сосудистых растений травяно-кустарничкового яруса на исследованной территории (Трубина, Воробейчик, 2012; Трубина, 2020).

Покров мхов в напочвенном покрове, в отличие от разнообразия, несколько возрастало в градиенте нагрузки. В сильно загрязненных местообитаниях это было связано с разрастанием единственного вида – *Pohlia nutans*. Эти результаты полностью соответствуют данным, полученным ранее для темнохвойных лесов вблизи СУМЗ (Гольдберг, 1997). Увеличение покрытия напочвенных мхов может быть связано с существенным снижением в градиенте нагрузки числа и обилия видов травяно-кустарничкового яруса на этих участках (Трубина, 2020), поскольку конкуренция между мхами и сосудистыми растениями за ресурсы – хорошо известный феномен (Van der Wal et al., 2005; Turetsky et al., 2012; Soliveres et al., 2018). Косвенно в пользу этого объяснения свидетельствует описанный ранее переход *Pohlia nutans* на другой субстрат в градиенте загрязнения: в незагрязненных местообитаниях вид произрастает на разлагающейся древесине, основаниях стволов и выступающих из почвы корнях деревьев, а с увеличением загрязнения активно заселяет подстилку и почву (Гольдберг, 1997). В данной работе мы не оценивали покрытие мхов на стволах живых деревьев и гниющей древесине, но необходимо подчеркнуть, что изменение покрытия на этих субстратах в градиенте загрязнения может отличаться от изменения покрытия напочвенных мхов.

Отсутствие данных для исследованных участков о состоянии мохового покрова в период высоких объемов выбросов не позволяет напрямую охарактеризовать восстановительную динамику после сокращения выбросов. Однако сопоставление наших данных по зависимости видового богатства от расстояния до источника выбросов с результатами исследований, проведенных в 1994 г. в темнохвойных лесах (Гольдберг, 1997), показывает отсутствие выраженных положительных сдвигов в видовом богатстве мхов в непосредственной близости от завода. Так, в

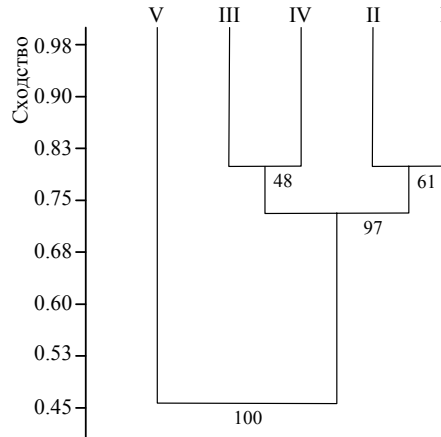


Рис. 2. Дендрограмма сходства сообществ мхов разных зон загрязнения; под линиями приведены числа бутструп поддержки

Fig. 2. Similarity dendrogram of moss communities in several pollution zones; the bootstrap support numbers are under lines

1994 г., т.е. в период высоких выбросов СУМЗ, в радиусе 2 км от завода был отмечен только один вид (*Pohlia nutans*), на расстоянии 4 км – 10 видов (от 2 до 6 видов на ПП). По нашим данным, в радиусе 2 км на всех ПП также присутствует только *Pohlia nutans* (лишь в одном случае отмечено 5 видов), а в радиусе 4 км максимальное число видов на ПП достигало 7 (см. рис. 1). Все это свидетельствует о длительном сохранении деградированного состояния мохового покрова в зоне очень сильного загрязнения и хорошо согласуется с выводами о крайне медленном восстановлении напочвенного покрова лесов после сокращения промышленных выбросов (Ярмишко и др., 2009; Черненькова и др., 2011; Воробейчик и др., 2014; Трубина, 2020). Одной из возможных причин этого может быть сохранение высоких концентраций тяжелых металлов в почве и подстилке в течение десятилетий после сокращения выбросов (Воробейчик, Кайгородова, 2017). Лимитировать расселение видов после сокращения выбросов может существенное снижение числа и обилия видов (низкое количество диаспор) в сочетании с высоким уровнем фрагментации местообитаний (увеличение дистанции до источников диаспор).

Результаты исследования свидетельствуют о высоком варьировании параметров мохового покрова во всех зонах загрязнения. На разнообразие и обилие мхов существенное влияние может оказывать целый ряд факторов (Turetsky et al., 2012; Oishi, Morimoto, 2016), а оценка их вклада в динамику числа и обилия видов в условиях длительного загрязнения требует отдельного рассмотрения. Важным представляется факт наличия в зоне очень сильного загрязнения локалитетов с довольно высоким числом видов и даже высоким сходством видового состава с сообществами зоны слабого загрязнения (см. табл. 2). Сходная ситуация на обследованной территории была отмечена нами ранее для сосудистых растений травяно-кустарничкового яруса (Трубина, Воробейчик, 2012; Трубина, 2020). Наличие таких локалитетов может быть обусловлено не только высокой неравномерностью распределения токсикантов на обследованной территории, но и неоднородностью условий среды (разная затененность и увлажненность, наличие пригодных для заселения субстратов и т.д.).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполненная в настоящей работе регистрация современного состояния мохового покрова показывает, что в настоящее время сообщества мхов в зонах слабого и сильного загрязнения выбросами СУМЗ существенно различаются по составу, числу и встречаемости видов, но характеризуются близким проективным покрытием напочвенных мхов. В зонах сильного загрязнения, в сравнении с зонами фонового и слабого, снижена встречаемость большей части видов, в число которых входят многие типичные представители лесных сообществ (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Dicranum montanum*, *Sanionia uncinata*, *Tetraphis pellucida*, *Amblystegium serpens*, *Callicladium haldanianum*, *Climacium dendroides*, *Rhytidiadelphus triquetrus* и др.). Элиминация видов из сообществ с увеличением загрязнения отмечена, как правило, для видов с невысокой исходной встречаемостью (до 40%). Для видов с высокой встречаемостью (выше 50%) наблюдается лишь снижение участия в сообществах, но не элиминация. Существен-

ное увеличение встречаемости в градиенте загрязнения выявлено только для *Pohlia nutans*.

Общее число видов в зоне загрязнения (т.е. разнообразие в макромасштабе) снижается в меньшей степени, чем видовое богатство в пределах пробной площади (т.е. разнообразие в мезомасштабе). При очень сильном загрязнении больше половины видов исчезают из состава сообществ, а почти на половине участков моховой покров представлен единственным видом – *Pohlia nutans*.

Сохранение до настоящего времени крайне низкого видового разнообразия и встречаемости большей части видов на загрязненных территориях, несмотря на многократное сокращение промышленных выбросов в течение последних десятилетий, свидетельствует о значительной устойчивости деградированного состояния мохового покрова лесов в этих условиях. В то же время состав и число видов, а также покрытие напочвенных мхов существенно варьируют во всех зонах загрязнения. Даже в зоне сильного загрязнения присутствуют локалитеты с относительно большим числом видов и высоким сходством видового состава с сообществами зон фоновой и слабой загрязненности. Наличие таких локалитетов может иметь важное значение для дальнейшей реколонизации деградированных территорий и восстановления мохового покрова.

Авторы признательны Е. Л. Воробейчику за предоставление данных по содержанию металлов в подстилке и ценные замечания при подготовке рукописи, И. Н. Михайловой – за организацию полевых работ.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Букварева Е. Н. Роль наземных экосистем в регуляции климата и место России в почтиотском процессе. М. : Litres, 2017. 100 с.
- Воробейчик Е. Л. Реакция лесной подстилки и ее связь с почвенной биотой при токсическом загрязнении // Лесоведение. 2003. № 2. С. 32 – 42.
- 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.
- Воробейчик Е. В., Нестеркова Д. Н. Техногенная граница распространения крота в районе воздействия медеплавильного завода // Экология. 2015. № 4. С. 308 – 312.
- Воробейчик Е. Л., Садыков О. Ф., Фарафонов М. Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург : Наука, 1994. 280 с.
- Воробейчик Е. Л., Трубина М. Р., Хантемирова Е. В., Бергман И. Е. Многолетняя динамика лесной растительности в период снижения выбросов медеплавильного завода: результаты 25-летнего мониторинга // Экология. 2014. № 6. С. 448 – 458.
- Воробейчик Е. Л., Ермаков А. И., Гребенников М. Е. Начальные этапы восстановления сообществ почвенной мезофауны после сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2019. № 2. С. 133 – 148.
- Воробейчик Е. Л., Ермаков А. И., Нестеркова Д. В., Гребенников М. Е. Крупные древесные остатки как микростанции обитания почвенной мезофауны на загрязненных территориях // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2020. № 1. С. 85 – 95.

Гольдберг И. Л. Изменение мохового покрова южнотаетжных темнохвойных лесов в условиях техногенного загрязнения // Экология. 1997. № 6. С. 468 – 470.

Дьяченко А. П. Флора листостебельных мхов Урала. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 1999. Ч. II. 384 с.

Кабилов Р. Р., Черненко Т. В., Степанов А. М., Садыков О. Ф., Ханисламова Г. М., Некрасова Л. С., Бутусов О. Б., Бальцевич Л. А. Комплексная экологическая оценка техногенного воздействия на экосистемы южной тайги. М. : Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов, 1992. 246 с.

Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение / под ред. В. А. Алексеева. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1990. 200 с.

Михайлова И. Н. Начальные этапы восстановления сообществ эпифитных лишайников после снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2017. № 4. С. 277 – 281.

Михайлова И. Н. Динамика сообществ эпифитных лишайников в начальный период после снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2020. № 1. С. 43 – 50.

Прокаев В. И. Физико-географическое районирование Свердловской области. Свердловск : Свердловский пед. ин-т, 1976. 137 с.

Трубина М. Р. Уязвимость видов травяно-кустарничкового яруса к загрязнению выбросами медеплавильного завода : роль различий в способе распространения диаспор // Экология. 2020. № 2. С. 90 – 100.

Трубина М. Р., Воробейчик Е. Л. Сильное промышленное загрязнение увеличивает β -разнообразие растительных сообществ // Докл. Академии наук. 2012. Т. 442, № 1. С. 139 – 141.

Черненко Т. В., Бутусов О. В., Конева Г. Г., Кабилов Р. Р., Степанов А. М., Куперман Р. Г., Катаев Г. Д., Сычев В. В. Воздействие металлургических производств на лесные экосистемы Кольского полуострова. СПб. : Родники, 1995. 252 с.

Черненко Т. В., Кабилов Р. Р., Басова Е. В. Восстановительные сукцессии северотаетжных ельников при снижении антропогенной нагрузки // Лесоведение. 2011. № 6. С. 49 – 66.

Ярмишко В. Т., Баккал И. Ю., Борисова О. В., Горишков В. В., Катютин П. Н., Лянгузова И. В., Мазная Е. А., Ставрова Н. И., Ярмишко М. А. Динамика лесных сообществ Северо-Запада России. СПб. : BBM, 2009. 276 с.

Becker-Scarpitta A., Bardat J., Lalanne A., Vellend M. Long-term Community Change : Bryophytes are More Responsive Than Vascular Plants to Nitrogen Deposition and Warming // J. of Vegetation Science. 2017. Vol. 28, iss. 6. P. 1220 – 1229.

Cadotte M. W., Dinnage R., Tilman D. Phylogenetic Diversity Promotes Ecosystem Stability // Ecology. 2012. Vol. 93, iss. 8. P. 223 – 233.

Cardinale B. J., Duffy J. E., Gonzalez A., Narwani A., Mace G. M., Tilman D., Wardle D. A., Kinzig A. P., Daily G. C., Loreau M., Grace J. B., Larigauderie A., Srivastava D. S., Naeem S. Biodiversity Loss and Its Impact on Humanity // Nature. 2012. Vol. 486, № 7401. P. 59 – 67.

Dittrich S., Leuschner C., Hauck M. Change in the Bryophyte Diversity and Species Composition of Central European Temperate Broad-leaved Forests Since the Late Nineteenth Century // Biodiversity and Conservation. 2016. Vol. 25, iss. 11. P. 2071 – 2091.

Freedman B., Hutchinson T. C. Long-term Effects of Smelter Pollution at Sudbury, Ontario, on Forest Community Composition // Canadian J. of Botany. 1980. Vol. 58, № 19. P. 2123 – 2140.

Oishi Y., Morimoto Y. Identifying Indicator Species for Bryophyte Conservation in Fragmented Forests // Landscape and Ecological Engineering. 2016. Vol. 12, iss. 1. P. 107 – 114.

Pescott O. L., Simkin J. M., August T. A., Randle Z., Dore A. J., Botham M. S. Air Pollution and Its Effects on Lichens, Bryophytes, and Lichen-feeding Lepidoptera : Review and Evidence from Biological Records // Biological J. of the Linnean Society. 2015. Vol. 115, iss. 3. P. 611 – 635.

Rola K., Osyczka P. Cryptogamic Communities as a Useful Bioindication Tool for Estimating the Degree of Soil Pollution With Heavy Metals // Ecological Indicators. 2018. Vol. 88. P. 454 – 464.

Salemaa M., Vanha-Majamaa I., Derome J. Understorey Vegetation Along a Heavy-metal Pollution Gradient in SW Finland // *Environmental Pollution*. 2001. Vol. 112. P. 339 – 350.

Soliveres S., Lehmann A., Boch S., Altermatt F., Hooper D. U., Perrings C., Venail P., Carrara F., Crowther T. W., Delgado-Baquerizo M., Kempel A., Maynard D. S., Rillig M. C., Singh B. K., Trivedi P., Allan E. Intransitive Competition is Common Across Five Major Taxonomic Groups and is Driven by Productivity, Competitive Rank and Functional Traits // *J. of Ecology*. 2018. Vol. 106, iss. 3. P. 852 – 864.

Turetsky M. R. The Role of Bryophytes in Carbon and Nitrogen Cycling // *The Bryologist*. 2003. Vol. 106, № 3. P. 395 – 409.

Turetsky M. R., Bond-Lamberty B., Euskirchen E., Talbot J., Frolking S., McGuire A. D., Tuittila E.-S. The Resilience and Functional Role of Moss in Boreal and Arctic Ecosystems // *New Phytologist*. 2012. Vol. 196, iss. 1. P. 49 – 67.

Uotila A., Hotanen J.-P., Kouki J. Succession of Understorey Vegetation in Managed and SeminatURAL Scots Pine Forests in Eastern Finland and Russian Karelia // *Canadian J. of Forest Research*. 2005. Vol. 35, № 6. P. 1422 – 1441.

Uotila A., Kouki J. Understorey Vegetation in Spruce-dominated Forests in Eastern Finland and Russian Karelia : Successional Patterns After Anthropogenic and Natural Disturbances // *Forest Ecology and Management*. 2005. Vol. 215, iss. 1 – 3. P. 113 – 137.

Van der Wal R., Pearce I. S., Brooker R. W. Mosses and the Struggle for Light in a Nitrogen-polluted World // *Oecologia*. 2005. Vol. 142, iss. 2. P. 159 – 168.

**Current State of Forest Moss Communities after Reduction
of Emissions from the Middle-Ural Copper Smelter**

Marina R. Trubina¹✉, <https://orcid.org/0000-0001-7881-8863>; mart@ipae.uran.ru
Alexander P. Dyachenko², <https://orcid.org/0000-0003-4598-6419>; eadyach@yandex.ru

¹ *Institute of Plant and Animal Ecology of Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
202 8th March St., Ekaterinburg 620144, Russia*

² *Ural State Pedagogical University
26 Cosmonauts ave., Ekaterinburg 620017, Russia*

Received 4 October 2020, revised 14 November 2020, accepted 21 November 2020

Trubina M. R., Dyachenko A. P. Current State of Forest Moss Communities after Reduction of Emissions from the Middle-Ural Copper Smelter. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2020, no. 4, pp. 477–491 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-477-491>

Abstract. The moss cover of forests in an 50×36 km area around the Middle-Ural Copper Smelter was analyzed after almost complete reduction of its emissions. It has been shown that the moss communities in the low and high pollution zones differ significantly in composition, number and frequency of species, but are characterized by a similar cover of ground mosses. The frequency of most species in the high pollution zones, compared to the low pollution zones, was decreased. A significant increase of the frequency in the pollution gradient was found for *Pohlia nutans* only. Species loss was expressed more strongly on the mesoscale (species richness within a community) than on the macroscale (the total number of species in a pollution zone). The elimination of species under increasing pollution was revealed for species with a low (up to 40%) initial frequency. Despite of the almost complete cessation of emissions from the smelter, the moss cover in the high pollution zones remains severely damaged and is formed by a single species (*Pohlia nutans*) over a significant area. However, localities with high species richness and high similarity of composition with the background communities occur even under high pollution conditions. The presence of such localities, in combination with a considerable time lag before the extinction of species from the study area as a whole, may have major significance for recolonization of degraded areas after emission reduction.

Keywords: mosses, diversity, composition, frequency, pollution, heavy metals.

DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-477-491>

Acknowledgments: This study was performed under State Contract of the Institute of Plant and Animal Ecology of Ural Branch of the Russian Academy of Sciences.

REFERENCES

- Bukhareva E. N. *Rol' nazemnykh jekosistem v reguljacii klimata i mesto Rossii v postkiotskom processe* [The Role of Terrestrial Ecosystems in Climate Regulation and the Place of Russia in the Post-Kyoto Process]. Moscow, Litres, 2017. 100 p. (in Russian).
Vorobeichik E. L. Response of Forest Litter and Its Relationship With Soil Biota Under Toxic Pollution. *Lesovedenie*, 2003, no. 2, pp. 32–42 (in Russian).

Vorobeichik E. L., Kaigorodova S. Yu. Long-Term Dynamics of Heavy Metals in the Upper Horizons of Soils in the Region of a Copper Smelter Impacts during the Period of Reduced Emission. *Eurasian Soil Science*, 2017, vol. 50, no. 8, pp. 977–990.

Vorobeichik E. L., Nesterkova D. V. Technogenic Boundary of the Mole Distribution in the Region of Copper Smelter Impacts: Shift after Reduction of Emissions. *Russian J. of Ecology*, 2015, vol. 46, no. 4, pp. 377–380.

Vorobeichik E. L., Sadykov O. F., Farafontov M. G. *Ecological Standardization of Terrestrial Ecosystems Technogenic Pollution (Local Scale)*. Ekaterinburg, Nauka Publ., 1994. 280 p. (in Russian).

Vorobeichik E. L., Trubina M. R., Khantemirova E. V., Bergman I. E. Long-term Dynamic of Forest Vegetation after Reduction of Copper Smelter Emissions. *Russian J. of Ecology*, 2014, vol. 45, no. 6, pp. 498–507.

Vorobeichik E. L., Ermakov A. I., Grebennikov M. E. Initial Stages of Recovery of Soil Macrofauna Communities after Reduction of Emissions from a Copper Smelter. *Russian J. of Ecology*, 2019, vol. 50, no. 2, pp. 146–160.

Vorobeichik E. L., Ermakov A. I., Nesterkova D. V., Grebennikov M. E. Coarse Woody Debris as Microhabitats of Soil Macrofauna in Polluted Areas. *Biology Bulletin*, 2020, vol. 47, no. 1, pp. 87–96.

Gol'dberg I. L. Changes in the Moss Layer of Southern Taiga Dark Coniferous Forests Under Conditions of Technogenic Pollution. *Russian J. of Ecology*, 1997, vol. 28, no. 6, pp. 417–419.

Dyachenko A. P. *Flora listostebel'nyh mhov Urala* [Flora of Leafy Mosses of the Urals]. Ekaterinburg, Izdatel'stvo Ural'skogo universiteta, 1999, part 2. 384 p. (in Russian).

Kabirov R. R., Chernen'kova T. V., Stepanov A. M., Sadykov O. F., Khanislamova G. M., Nekrasova L. S., Butusov O. B., Baltsevich L. A. *Kompleksnaya ekologicheskaya ocenka tekhnogennogo vozdeistviya na ekosistemy yuzhnoi taigi* [Integrated Ecological Assessment of Technogenic Impact on Ecosystems of Southern Taiga]. Moscow, Centr po problemam ekologii i produktivnosti lesov Publ., 1992. 246 p. (in Russian).

Lesnye ekosistemy i atmosfernoje zagrazhnenie [V. A. Alexeev, ed. Forest Ecosystems and Atmospheric Pollution]. Leningrad, Nauka Publ., 1990. 200 p. (in Russian).

Mikhailova I. N. Initial Stages of Recovery of Epiphytic Lichen Communities After Reduction of Emissions from a Copper Smelter. *Russian J. of Ecology*, 2017, vol. 48, no. 4, pp. 335–339.

Mikhailova I. N. Dynamics of Epiphytic Lichen Communities in the Initial Period after Reduction of Emissions from a Copper Smelter. *Russian J. of Ecology*, 2020, vol. 51, no. 1, pp. 38–45.

Prokaev V. I. *Fiziko-geograficheskoe rajonirovanie Sverdlovskoj oblasti* [Physical-geographical Zoning of Sverdlovsk Region]. Sverdlovsk, Sverdlovskij pedagogicheskij institut Publ., 1976. 137 p. (in Russian).

Trubina M. R. Vulnerability to Copper Smelter Emissions in Species of the Herb–Dwarf Shrub Layer: Role of Differences in the Type of Diaspore Dispersal. *Russian J. of Ecology*, 2020, vol. 51, no. 2, pp. 107–117.

Trubina M. R., Vorobeichik E. L. Severe Industrial Pollution Increases the β -Diversity of Plant Communities. *Doklady Biological Sciences*, 2012, vol. 442, pp. 17–19.

Chernenkova T. V., Butusov O. V., Koneva G. G., Kabirov R. R., Stepanov A. M., Kuperman R. G., Kataev G. D., Sychev V. V. *Forest Ecosystem of Kola Peninsula Under Atmospheric Pollution Influence of Smelters*. Saint Petersburg, Rodniki Publ., 1995. 252 p. (in Russian).

Chernenkova T. V., Kabirov R. R., Basova E. V. Regeneration Successions of Northern Taiga Spruce Forests Under Reduction of Aerotechnogenic Impact. *Contemporary Problems of Ecology*, 2011, vol. 4, no. 7, pp. 742–757.

Yarmishko V. T., Bakkal I. Yu., Borisova O. V., Gorshkov V. V., Katyutin P. N., Lyanguzova I. V., Maznaya E. A., Stavrova N. I., Yarmishko M. A. *Dinamika lesnykh soobshchestv Severo-*

Zapada Rossii [The Dynamics of forest communities of North-West Russia]. Saint Petersburg, VVM Publ., 2009. 276 p. (in Russian).

Becker-Scarpitta A., Bardat J., Lalanne A., Vellend M. Long-term Community Change: Bryophytes are More Responsive Than Vascular Plants to Nitrogen Deposition and Warming. *J. of Vegetation Science*, 2017, vol. 28, iss. 6, pp. 1220–1229.

Cadotte M. W., Dinnage R., Tilman D. Phylogenetic Diversity Promotes Ecosystem Stability. *Ecology*, 2012, vol. 93, iss. 8, pp. 223–233.

Cardinale B. J., Duffy J. E., Gonzalez A., Narwani A., Mace G. M., Tilman D., Wardle D. A., Kinzig A. P., Daily G. C., Loreau M., Grace J. B., Larigauderie A., Srivastava D. S., Naeem S. Biodiversity Loss and Its Impact on Humanity. *Nature*, 2012, vol. 486, no. 7401, pp. 59–67.

Dittrich S., Leuschner C., Hauck M. Change in the Bryophyte Diversity and Species Composition of Central European Temperate Broad-leaved Forests Since the Late Nineteenth Century. *Biodiversity and Conservation*, 2016, vol. 25, iss. 11, pp. 2071–2091.

Freedman B., Hutchinson T. C. Long-term Effects of Smelter Pollution at Sudbury, Ontario, on Forest Community Composition. *Canadian J. of Botany*, 1980, vol. 58, no. 19, pp. 2123–2140.

Oishi Y., Morimoto Y. Identifying Indicator Species for Bryophyte Conservation in Fragmented Forests. *Landscape and Ecological Engineering*, 2016, vol. 12, iss. 1, pp. 107–114.

Pescott O. L., Simkin J. M., August T. A., Randle Z., Dore A. J., Botham M. S. Air Pollution and Its Effects on Lichens, Bryophytes, and Lichen-feeding Lepidoptera: Review and Evidence from Biological Records. *Biological J. of the Linnean Society*, 2015, vol. 115, iss. 3, pp. 611–635.

Rola K., Osyczka P. Cryptogamic Communities as a Useful Bioindication Tool for Estimating the Degree of Soil Pollution With Heavy Metals. *Ecological Indicators*, 2018, vol. 88, pp. 454–464.

Salemaa M., Vanha-Majamaa I., Derome J. Understorey Vegetation Along a Heavy-metal Pollution Gradient in SW Finland. *Environmental Pollution*, 2001, vol. 112, pp. 339–350.

Soliveres S., Lehmann A., Boch S., Altermatt F., Hooper D. U., Perrings C., Venail P., Carrara F., Crowther T. W., Delgado-Baquerizo M., Kempel A., Maynard D. S., Rillig M. C., Singh B. K., Trivedi P., Allan E. Intransitive Competition is Common Across Five Major Taxonomic Groups and is Driven by Productivity, Competitive Rank and Functional Traits. *J. of Ecology*, 2018, vol. 106, iss. 3, pp. 852–864.

Turetsky M. R. The Role of Bryophytes in Carbon and Nitrogen Cycling. *The Bryologist*, 2003, vol. 106, no. 3, pp. 395–409.

Turetsky M. R., Bond-Lamberty B., Euskirchen E., Talbot J., Frolking S., McGuire A. D., Tuittila E.-S. The Resilience and Functional Role of Moss in Boreal and Arctic Ecosystems. *New Phytologist*, 2012, vol. 196, iss. 1, pp. 49–67.

Uotila A., Hotanen J.-P., Kouki J. Succession of Understorey Vegetation in Managed and Seminatural Scots Pine Forests in Eastern Finland and Russian Karelia. *Canadian J. of Forest Research*, 2005, vol. 35, no. 6, pp. 1422–1441.

Uotila A., Kouki J. Understorey Vegetation in Spruce-dominated Forests in Eastern Finland and Russian Karelia : Successional Patterns After Anthropogenic and Natural Disturbances. *Forest Ecology and Management*, 2005, vol. 215, iss. 1–3, pp. 113–137.

Van der Wal R., Pearce I. S., Brooker R. W. Mosses and the Struggle for Light in a Nitrogen-polluted World. *Oecologia*, 2005, vol. 142, iss. 2, pp. 159–168.