

Роль гетерогенности среды в распространении видов сосудистых растений в период высоких и низких выбросов медеплавильного завода

М. Р. ТРУБИНА, Д. В. НЕСТЕРКОВА

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

*E-mail: mart@ipae.uran.ru

Статья поступила 07.06.2023

После доработки 20.06.2023

Принята к печати 22.06.2023

АННОТАЦИЯ

Гетерогенность среды может существенно модифицировать темпы вымирания видов при усилении антропогенной нагрузки и темпы реколонизации нарушенных территорий после снижения нагрузки, но этот вопрос в настоящее время мало изучен. Проанализировано распространение 14 видов травяно-кустарничкового яруса лесов на территории площадью 1734 км² в двух природных районах восточного и западного макросклона Урала в период высоких (1995–1998 гг.) и низких (2014–2016 гг.) выбросов Среднеуральского медеплавильного завода. При увеличении / снижении нагрузки величина отклика и характер динамики были видоспецифичны, существенно зависели от условий местообитаний, но основной вклад в пространственно-временную динамику видов вносил уровень нагрузки. В период высоких выбросов гетерогенность среды замедляла темпы снижения площади распространения видов в градиенте нагрузки, но при очень сильном загрязнении распространение сокращалось независимо от местообитания или вида. После снижения выбросов распространение большей части видов на сильно загрязненных территориях в течение 19 лет мало изменилось, элиминация и сокращение распространения у наиболее чувствительных видов продолжались. Положительные сдвиги отмечены главным образом на менее загрязненных территориях, темпы реколонизации в разных местообитаниях различались. В зависимости от условий местообитаний отклик видов на увеличение / снижение нагрузки может быть “быстрым” (относительно высокие темпы изменений) и “медленным” (более низкие темпы изменений и даже продолжение снижения распространения).

Ключевые слова: вымирание, фрагментация, реколонизация, расселение, восстановление, загрязнение, тяжелые металлы, двуокись серы.

ВВЕДЕНИЕ

Пространственно-временная динамика видов при изменении условий среды – одна из центральных тем современной экологии. Изменение климата и антропогенное воздействие, включая загрязнение среды, входят в число основных причин наблюдаемых в настоящее

время изменений состава сообществ и снижения их разнообразия [Pereira et al., 2012; Di Marco et al., 2019; Sánchez-Bayo, Wyckhuys, 2021; Kharuk et al., 2023]. Вопросы, касающиеся темпов и характера деградации биоты при разных типах и уровнях антропогенного воздействия, способности биоты к самовос-

становлению после снижения / прекращения воздействия, а также выявление факторов, существенно модифицирующих темпы вымирания видов и реколонизации нарушенных территорий, особенно актуальны.

Наличие временного лага в вымирании или расселении видов при изменении условий среды показано в ряде исследований [Kolk, Naaf, 2015; Naaf, Kolk, 2015; Ash et al., 2017; Трубина, 2020]. Кроме внутренне присущих видам особенностей, в число факторов, влияющих на эти процессы, входит гетерогенность условий среды [Hylander, Ehrlén, 2013; Alexander et al., 2018]. Разная величина отклика разных сообществ при поступлении загрязнителей [Трубина, 2002; Perring et al., 2018; Hedwall et al., 2021] и после сокращения нагрузки [Rose et al., 2016] косвенным образом свидетельствует о существенной роли условий местообитаний в динамике видов. Однако вопрос о влиянии условий местообитаний на темпы вымирания локальных популяций видов растений при длительном поступлении загрязнителей и темпы реколонизации видами загрязненных территорий после сокращения выбросов остается открытым.

Цель работы – оценить влияние условий местообитаний на распространение видов сосудистых растений в период высоких и низких выбросов медеплавильного завода. В данной работе мы сфокусировались на видах травяно-кустарничкового яруса лесов. Прикрепленный образ жизни и низкая скорость расселения большей части этих видов [Baeten et al., 2009; Brunet et al., 2021] делают их крайне уязвимыми к утрате, фрагментации и изменению качества местообитаний [Nordén et al., 2014; Haddad et al., 2015; Paal et al., 2017; Трубина, 2020]. В работе мы проверяли следующую гипотезу – условия местообитаний оказывают существенное влияние на распространение видов при поступлении и сокращении поступления загрязнителей, но основной вклад в пространственно-временную динамику видов вносит уровень нагрузки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода, расположенного на окраине г. Ревды, в 50 км к западу от Екатеринбурга. Основные ингре-

диенты 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. В 1980 г. его выбросы составляли 225 тыс. т., в 1990 г. – 148, в 1994 г. – 96, в 2000 г. – 63, в 2004 г. – 28, а после кардинальной реконструкции предприятия в 2010 г. – 3–5 тыс. т поллютантов/год [Воробейчик, Кайгородова, 2017].

Согласно физико-географическому районированию [Капустин, 2009] вблизи г. Ревда проходит граница между двумя природными районами – низкогорьями Среднего Урала и восточными предгорьями Урала, различающимися термо- и влагообеспеченностью. К западу от этой границы преимущественно распространены пихто-еловые леса с высоким участием неморальных видов, к востоку – сосновые леса с высоким участием бореальных видов, что обусловлено меньшим количеством осадков и более континентальным климатом на восточном макросклоне [Игошина, 1964]. Согласно почвенно-географическому районированию [Гафуров, 2008] рассматриваемая территория принадлежит главным образом к Первоуральскому (восточный сектор) и Кузино-Полевскому (западный сектор) округам Среднеуральской южно-таежной почвенной провинции. Для Первоуральского округа в целом характерно преобладание дерново-подзолистых почв, для Кузино-Полевского – горных лесных бурых. Картирование территории на основе полевой диагностики механического состава минеральных горизонтов на глубине 20–30 см также показало четкую дифференциацию почв западного и восточного секторов [Воробейчик, Нестеркова, 2015].

Для анализа распространения видов использовали результаты описаний растительного покрова, выполненных в период высоких (1995–1998 гг.) и низких (2014–2016 гг.) выбросов предприятия. Аспекты, касающиеся динамики видового богатства мхов и сосудистых растений с разным способом распространения генеративных диаспор, рассмотрены ранее [Трубина, 2020; Трубина, Дьяченко, 2020]. В каждый из периодов описания были выполнены на 110 пробных площадях (ПП) размером 25 × 25 м, заложенных в лесных фитоценозах на расстоянии не менее 1 км друг от друга вокруг завода в пределах территории

площадью 1734 км². Участки 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, возраст эдификаторов древесного яруса не менее 80 лет. Местоположения ПП в первый и второй периоды могли несколько различаться, так как в первый период положение ПП фиксировали вручную на карте масштаба 1 : 100 000.

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]. Индекс нагрузки менялся от 2,3 до 132,1 усл. ед. В ходе анализа градиент разделили на пять зон загрязнения, обеспечивающих сходное (21–23) число ПП в каждой зоне: 1 – очень сильного (40,0–132,1), 2 – сильного (16,7–37,4), 3 – умеренного (7,0–16,6), 4 – слабого (4,4–6,9) и 5 – фоновое (2,3–4,35). В пределах этих же зон загрязнения осуществляется мониторинг эпифитных лишайников [Михайлова, 2022] и мхов [Трубина, Дьяченко, 2020]. Средние индексы нагрузки в одной и той же зоне разных секторов не различались.

Площади зон загрязнения и распространения видов рассчитаны в QGIS 3.16.5. Использована местная система координат: МСК66, зона 1. Для интерполяции применен метод обратных квадратов (ОВР). Карта района работ с границами зон загрязнения и расположением ПП приведена на рис. 1. Площадь распространения видов для каждой зоны нагрузки и для каждого сектора рассчитывали отдельно. При расчете площадей вычтены площади 11 самых крупных водоемов (общая площадь 50,39 км²). Из-за различий в площади зон загрязнения исходные данные по площади распространения видов были пересчитаны в относительную площадь распространения (Sr).

Предварительный анализ данных показал наличие существенных различий в распространении большей части видов на фо-

новых территориях восточного и западного секторов, что вполне ожидаемо, учитывая их расположение в разных природных районах. Для минимизации вклада исходной пространственной неравномерности распространения видов проверка выдвинутой гипотезы проведена для видов, имеющих на фоновых территориях обоих секторов высокую (более 55 %) и близкую друг к другу площадь распространения. Только 14 видов (*Angelica sylvestris* L., *Betonica officinalis* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Geranium sylvaticum* L., *Fragaria vesca* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh, *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Melampyrum pratense* L., *Pyrola rotundifolia* L., *Pulmonaria mollis* L., *Rubus saxatilis* L., *Thalictrum minus* L., *Trientalis europaea* L. и *Veronica chamaedrys* L.) соответствовали данному требованию и были включены в анализ.

Для сравнения изменений Sr видов в разных зонах нагрузки, в разных секторах и динамики во времени использовали тест Вилкоксона с определением уровня значимости различий методом Монте-Карло (9999 перестановок). Оценка вклада факторов (времени, сектора и зоны нагрузки) в динамику Sr на загрязненных территориях проведена с помощью анализа компонент изменчивости. Для определения значимости изменения Sr конкретных видов рассчитали величину стандартного отклонения (σ) в первый период наблюдений на фоновых территориях восточного и западного секторов, а также на территориях фонового и слабого загрязнения в каждом секторе. Для фоновых территорий секторов данная величина составила 0,077, в западном секторе – 0,076, в восточном – 0,078. Изменения $Sr \geq 0,16$ (максимальная округленная величина 2σ) считали статистически значимыми. В абсолютном выражении это соответствовало 270 км². Анализ данных выполнен в пакете Statistica 8.0 и Past 4.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Снижение Sr в градиенте нагрузки в период высоких выбросов отмечено у всех видов независимо от рассматриваемого сектора (таблица), но величина и характер отклика видов на увеличение нагрузки различались.

В восточном секторе существенное снижение Sr уже в зоне 3 отмечено у *Angelica*

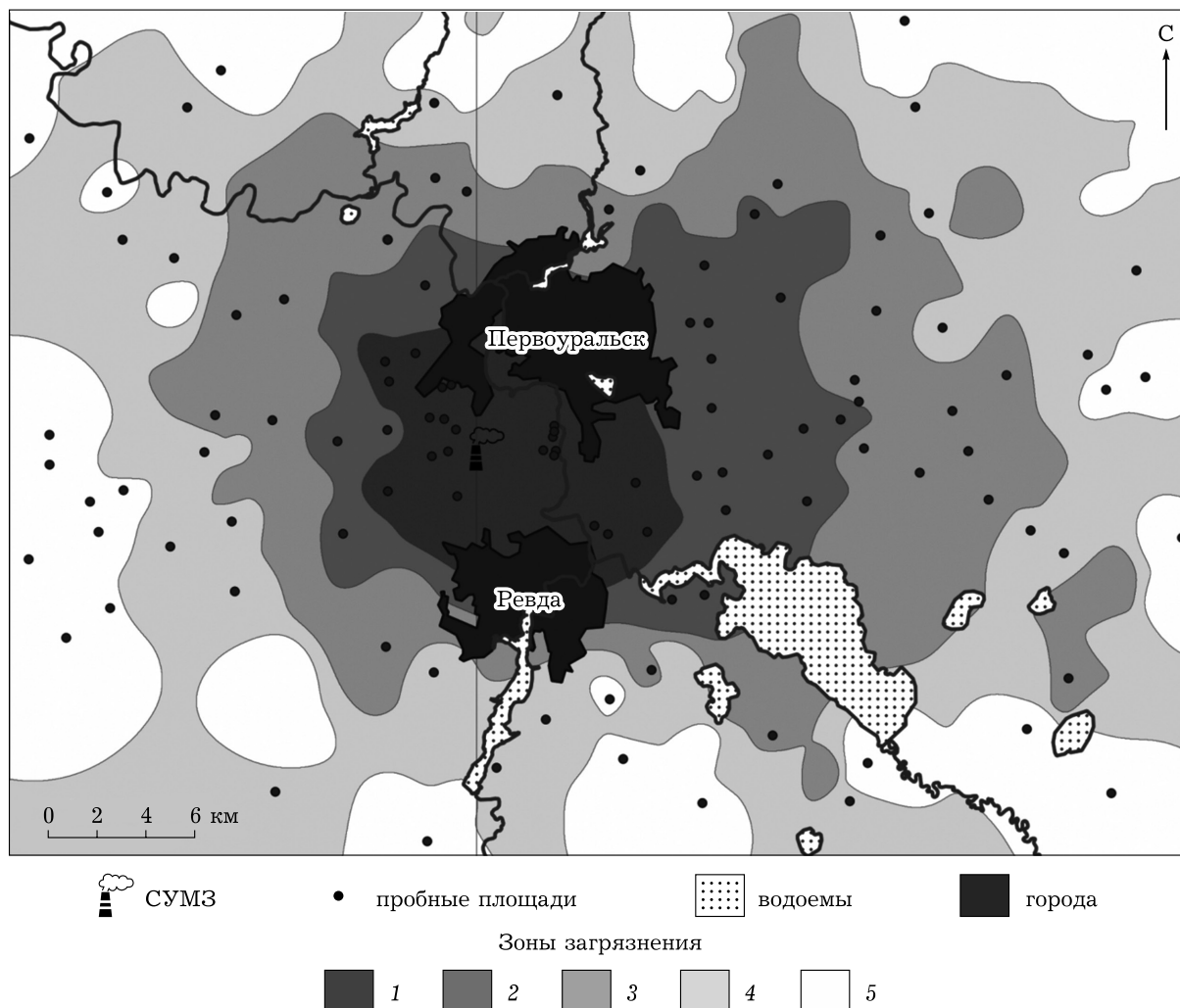


Рис. 1. Карта района исследований с границами зон загрязнения. 1—5 — пояснения в тексте

silvestris и *Pulmonaria mollis*, в зоне 2 — у семи видов, в зоне 1 — только у пяти видов. В зоне 1 исчезли *Angelica sylvestris* и *Melampyrum pratense*, близкие к нулевым значения *Sr* выявлены у *Pulmonaria mollis*, *Trientalis europaea* и *Veronica chamaedrys*. Относительно высокие значения *Sr* (более 0,2) в зоне 1 в этом секторе сохранились только у *Calamagrostis arundinacea* и *Geranium sylvaticum*.

В западном секторе снижение *Sr* у большей части видов наблюдалось только в зоне 1. Здесь исчез *Melampyrum pratense*, близкая к нулевым значениям *Sr* выявлена у *Veronica chamaedrys*. *Sr* более 0,2 в зоне 1 в этом секторе сохранили 6 из 14 видов. У некоторых видов (*Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Thalictrum minus*, *Pyrola rotundifolia*) при промежуточных уровнях нагрузки отмечены более высокие, чем в зоне 5, значения *Sr*.

Наименьшие изменения в распространении при увеличении уровня нагрузки в обоих секторах выявлены у *Calamagrostis arundinacea*, *Geranium sylvaticum*, *Lathyrus vernus*, *Maianthemum bifolium* и *Rubus saxatilis*.

Характер и величина отклика видов на сокращение выбросов различались как в разных зонах нагрузки, так и в разных секторах (см. таблицу). В зоне 1 обоих секторов *Sr* большей части видов не изменилась, исчезли три вида с низкой *Sr* в первый период наблюдений (*Betonica officinalis*, *Pulmonaria mollis*, *Veronica chamaedrys*), продолжилось снижение распространения у *Pyrola rotundifolia*. Существенное увеличение в восточном секторе отмечено у *Calamagrostis arundinacea* и *Rubus saxatilis*, в западном секторе — только у первого вида. Однако в зонах 2–4 реакция видов на сокращение выбросов в разных секторах

Относительная площадь распространения (Sr) видов в первый (1995–1997 гг., значения над чертой) и второй (2014–2016 гг., значения под чертой) периоды наблюдений

Вид	Зона загрязнения (площадь без крупных водоемов, км ²)										Вся территория	
	Восточный сектор					Западный сектор						
	1 (79,7)	2 (140,4)	3 (233,7)	4 (331,0)	5 (217,4)	1 (38,1)	2 (47,8)	3 (134,6)	4 (269,3)	5 (191,7)	1683,9	
<i>Angelica sylvestris</i>	0/<0,01	0,08/0,26	0,28/0,58	0,57/0,62	0,58/0,71	0,08/0,06	0,30/0,23	0,15/0,07	0,41/0,34	0,65/0,60	0,39/0,45	
<i>Betonica officinalis</i>	0,01/0	0,30/0,30	0,69/0,80	0,53/0,61	0,70/0,71	0,16/0	0,61/0,13	0,57/0,60	0,54/0,48	0,76/0,66	0,55/0,55	
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	0,25/0,66	0,81/1	0,95/1	0,99/1	0,94/1	0,59/0,81	0,77/1	0,97/0,75	0,96/0,94	0,83/1	0,91/0,84	
<i>Fragaria vesca</i>	0,02/0,01	0,42/0,31	0,63/0,84	0,64/0,97	0,73/0,99	0,36/0,16	0,64/0,77	0,81/1	0,80/1	0,87/1	0,66/0,84	
<i>Geranium sylvaticum</i>	0,38/0,29	0,81/0,83	0,97/0,99	0,97/1	1/1	0,33/0,34	0,96/0,92	0,93/1	0,97/0,85	0,82/0,85	0,90/0,89	
<i>Lathyrus vernus</i>	0,16/0,19	0,61/0,71	0,85/0,99	0,98/1	1/1	0,16/0,31	0,81/0,73	0,95/0,91	0,86/0,77	0,80/0,93	0,83/0,86	
<i>Maianthemum bifolium</i>	0,12/0,23	0,83/0,80	0,84/0,97	0,83/1	0,83/1	0,40/0,43	0,97/0,92	0,96/1	0,80/1	0,54/1	0,77/0,93	
<i>Melampyrum pratense</i>	0/0,05	0,27/0,52	0,64/0,98	0,65/0,87	0,82/0,87	0/0	0,22/0,01	0,58/0,37	0,56/0,40	0,62/0,77	0,56/0,65	
<i>Pulmonaria mollis</i>	<0,01/0	0,21/0,13	0,37/0,59	0,66/0,91	0,61/0,86	0,07/0	0,73/0,27	0,63/0,62	0,56/0,71	0,80/0,81	0,53/0,65	
<i>Pyrola rotundifolia</i>	0,18/<0,01	0,71/0,82	0,58/0,71	0,77/0,73	0,61/0,63	0,31/0,07	0,83/0,59	0,68/0,53	0,76/0,51	0,62/0,34	0,65/0,57	
<i>Rubus saxatilis</i>	0,07/0,32	0,79/0,87	0,94/0,99	0,93/1	0,86/1	0,31/0,46	0,84/0,92	0,79/1	0,76/0,85	0,70/0,94	0,79/0,91	
<i>Thalictrum minus</i>	0,05/0,05	0,35/0,34	0,52/0,57	0,73/0,82	0,68/0,77	0,09/0,14	0,53/0,31	0,85/0,87	0,72/0,68	0,59/0,87	0,60/0,66	
<i>Trientalis europaea</i>	<0,01/<0,01	0,25/0,42	0,80/0,88	0,86/0,97	0,66/0,93	0,05/0,02	0,52/0,38	0,73/0,97	0,78/0,94	0,57/0,97	0,65/0,82	
<i>Veronica chamaedrys</i>	<0,01/0	0,33/0,30	0,83/0,87	0,54/0,83	0,79/0,94	<0,01/0	0,44/0,07	0,70/0,35	0,67/0,74	0,59/0,91	0,59/0,68	

различалось. Например, существенное снижение в зонах 2 и 3 западного сектора отмечено у четырех и трех видов соответственно, в восточном секторе – ни у одного. У *Melampyrum pratense* и *Angelica sylvestris* в восточном секторе в этих зонах наблюдалось увеличение Sr, однако в западном секторе Sr первого вида снизилась, у второго сохранилась на прежнем уровне. Карты распространения видов в период высоких и низких выбросов приведены на рис. 2–4.

В период высоких выбросов существенное снижение в градиенте нагрузки Sr видов в целом в восточном секторе наблюдалось в зоне 2 ($z = 3,05$; $p < 0,001$) (рис. 5, а), в западном секторе – в зоне 1 ($z = 3,30$; $p < 0,001$) (рис. 5, б). Значения показателя в западном секторе, в сравнении с восточным, в зонах 1 и 2 были выше ($z = 2,34$; $p < 0,017$; $z = 3,05$; $p < 0,001$). Вклад зоны загрязнения составил 61,4 % ($F_{4,130} = 22,81$; $p < 0,005$), взаимодействия “сектор × зона” – 3,1 % ($F_{4,130} = 2,23$; $p < 0,070$), неучтенных факторов – 35,5.

После сокращения выбросов увеличение Sr видов в восточном секторе выявлено в зонах 3–5, в западном секторе – только в зоне 5. В зоне 2 западного сектора отмечено существенное снижение Sr. Вклад зоны нагрузки в динамику видов на загрязненных территориях (зоны 1–4) составил 57,4 % ($F_{3,208} = 31,05$; $p < 0,004$), взаимодействия “период × сектор” – 2,8 % ($F_{1,208} = 15,18$; $p < 0,030$), взаимодействия “сектор × зона” – 2,7 % ($F_{3,208} = 9,09$; $p < 0,051$), взаимодействия “период × сектор × зона” – 0,4 %, неучтенных факторов – 36,7 %. При включении в анализ зоны 5 результаты были сходными: доля дисперсии, связанная с зоной нагрузки, составила 58,2 %, с взаимодействием “время × сектор” – 1,7 %, с взаимодействием “сектор × зона” – 2,3 %, с взаимодействием “период × сектор × зона” – 0,8 %, с неучтенными факторами – 37 %.

Площадь незаселенной территории в целом в период высоких выбросов варьировала от 158 (*Calamagrostis arundinacea*) до 1020 км² (*Angelica sylvestris*) (рис. 6, а). После сокращения выбросов площадь распространения у большей части видов мало изменилась (рис. 6, б), статистически значимое увеличение распространения отмечено у *Fragaria vesca*, *Maianthemum bifolium* и *Trientalis europaea*.

Распространение в период высоких выбросов. Разный отклик видов на воздействие – известный факт, и данные нашей работы согласуются с ним. Снижение площади распространения у разных видов наблюдалось при разных уровнях нагрузки, а у отдельных видов в западном секторе отмечено даже увеличение распространения при промежуточных уровнях нагрузки. Варьировала также величина отклика: площадь распространения в пределах одного и того же сектора у разных видов на очень сильно загрязненных территориях различалась в десятки раз (см. таблицу). Вместе с тем состав чувствительных и слабо чувствительных к загрязнению видов в секторах полностью совпадал, различалась только величина отклика на нагрузку. Видоспецифичность отклика частично объясняет высокую долю остаточной дисперсии при оценке влияния зоны нагрузки и сектора на динамику видов в целом.

Анализ причин видоспецифичности реакции не входил в задачи работы, однако важно отметить следующее. Более высокая толерантность широко распространенных видов к изменению условий местообитаний показана в ряде работ [Трубина, 1992; Chichorro et al., 2019; Finderup Nielsen et al., 2019; Staudé et al., 2020]. Данные нашей работы в определенной степени согласуются с ними. Элиминация и снижение площади распространения практически до нулевых значений, как правило, наблюдались только среди видов с Sr менее 0,8 (см. таблицу). Вместе с тем ни один из этих видов не входит в категорию редких для рассматриваемой территории видов: их исходная Sr была выше 0,57, а у *Melampyrum pratense* составляла 0,82. Это свидетельствует о том, что вероятность вымирания видов при длительном загрязнении может определяться не только шириной экологической ниши, но и чувствительностью видов к происходящим изменениям условий. Однако данный вопрос требует изучения на более обширном материале.

Площадь распространения в разных секторах при высоких уровнях нагрузки у одного и того же вида могла различаться в несколько раз (см. таблицу), а для видов в целом – в 2 раза (см. рис. 5). Одной из возможных причин более медленных темпов снижения

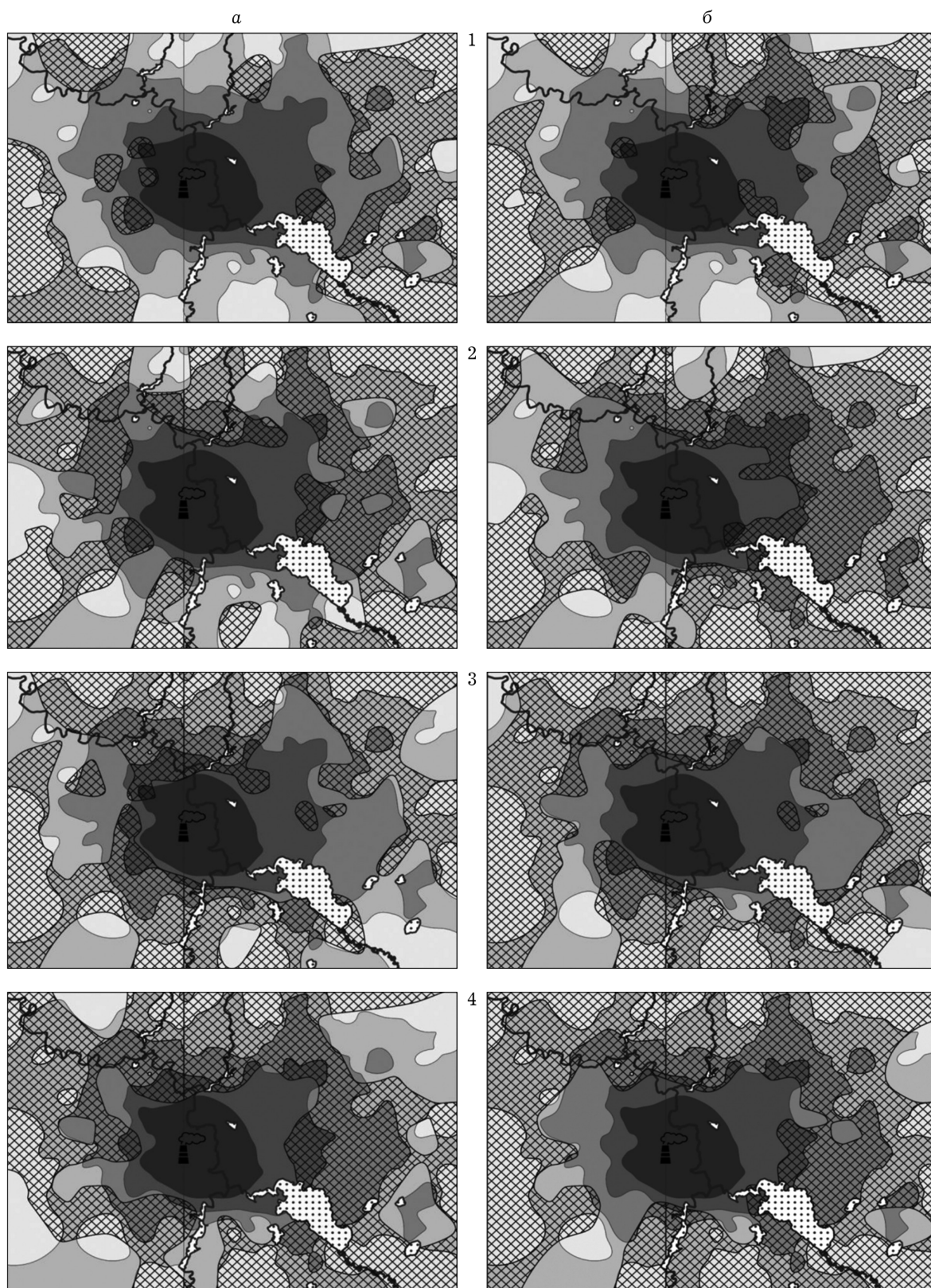


Рис. 2. Распространение *Angelica sylvestris* (1), *Melampyrum pratense* (2), *Pulmonaria mollis* (3), *Veronica chamaedrys* (4) в 1995–1997 гг. (а) и 2014–2016 гг. (б). Здесь и на рис. 3–4 заселенная видами территория заштрихована

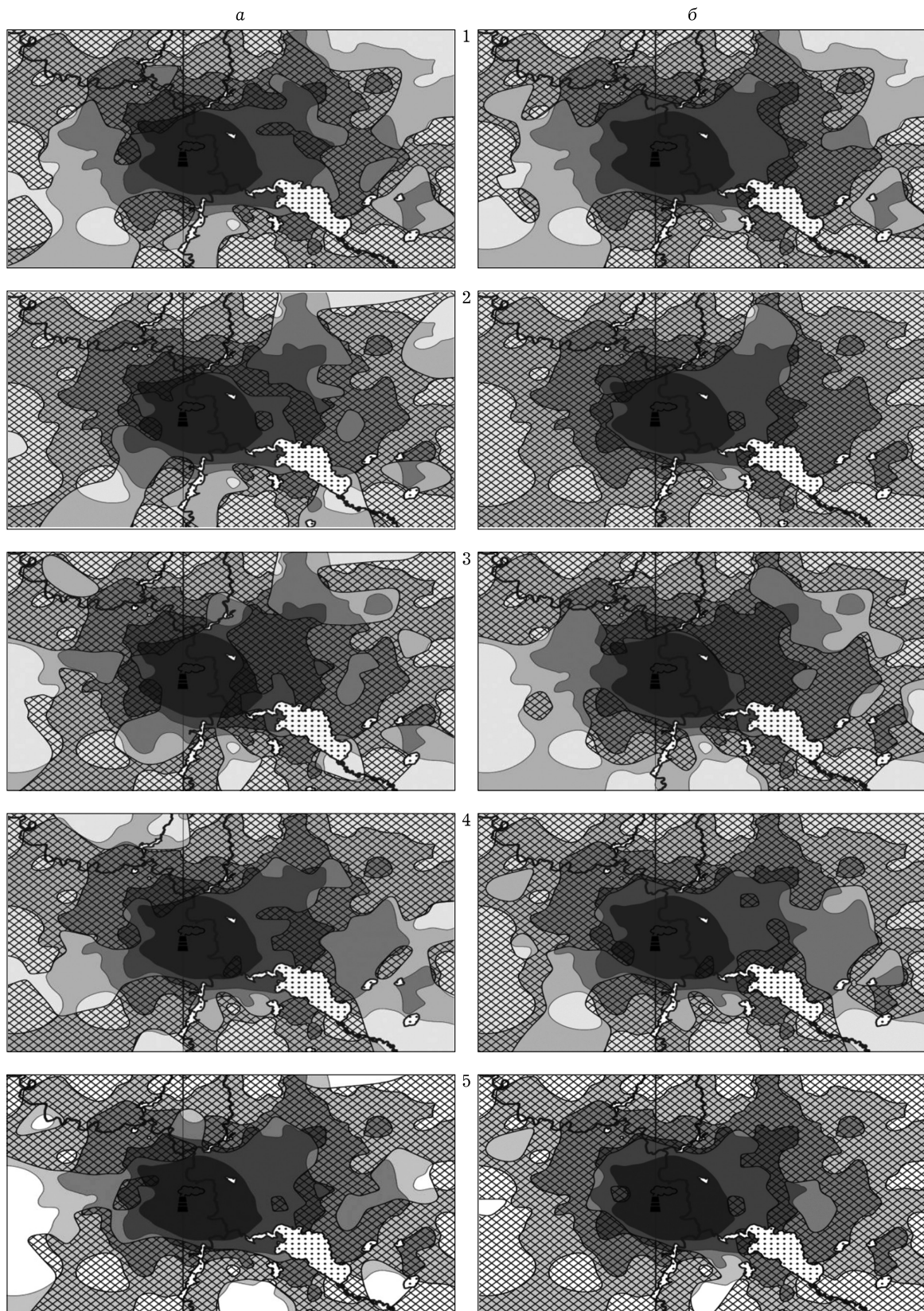


Рис. 3. Распространение *Betonica officinalis* (1), *Fragaria vesca* (2), *Pyrola rotundifolia* (3), *Thalictrum minus* (4), *Trientalis europaea* (5) в 1995–1997 гг. (а) и 2014–2016 гг. (б)

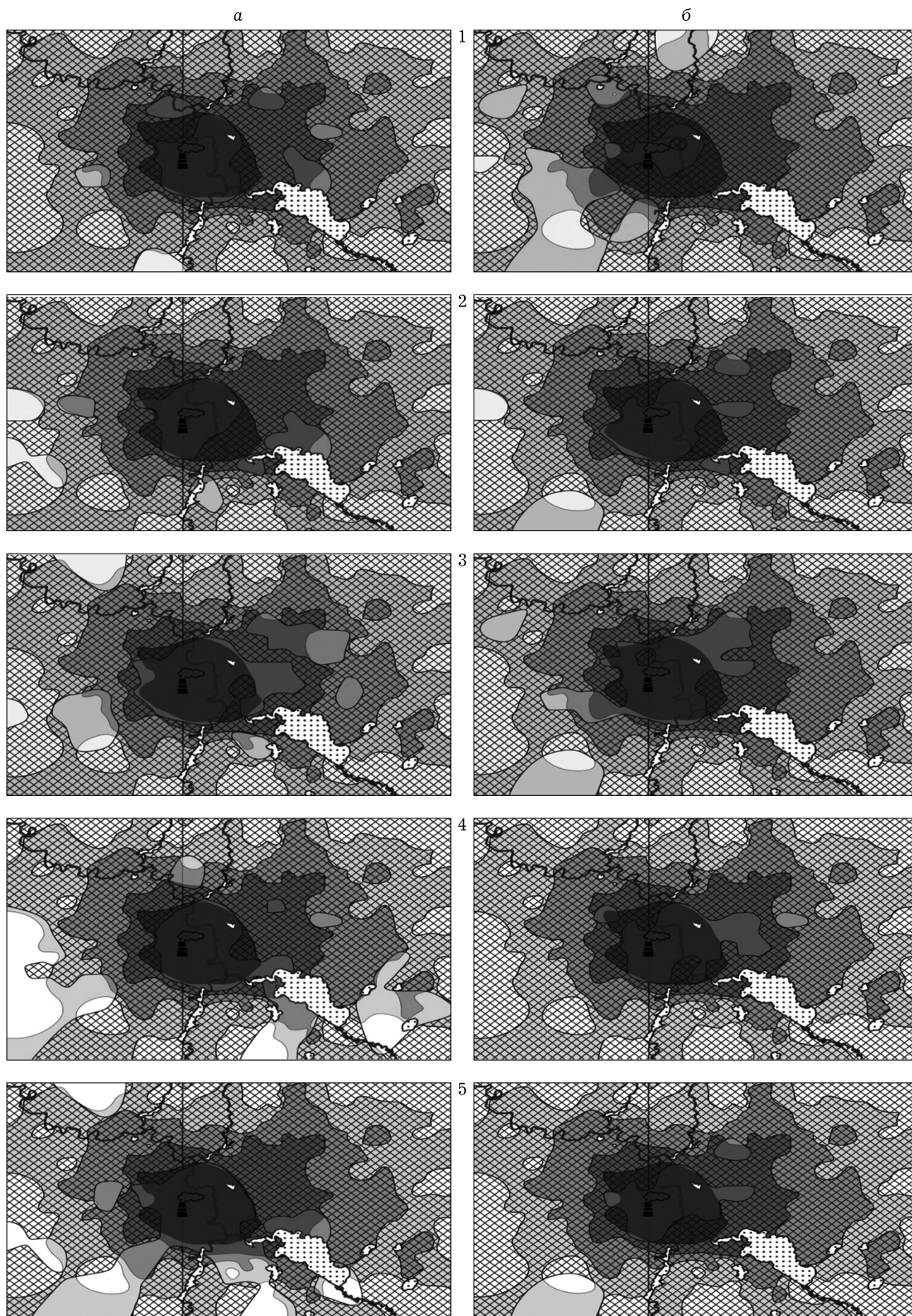


Рис. 4. Распространение *Calamagrostis arundinacea* (1), *Geranium sylvaticum* (2), *Lathyrus vernus* (3), *Maianthemum bifolium* (4), *Rubus saxatilis* (5) в 1995–1997 гг. (а) и 2014–2016 гг. (б)

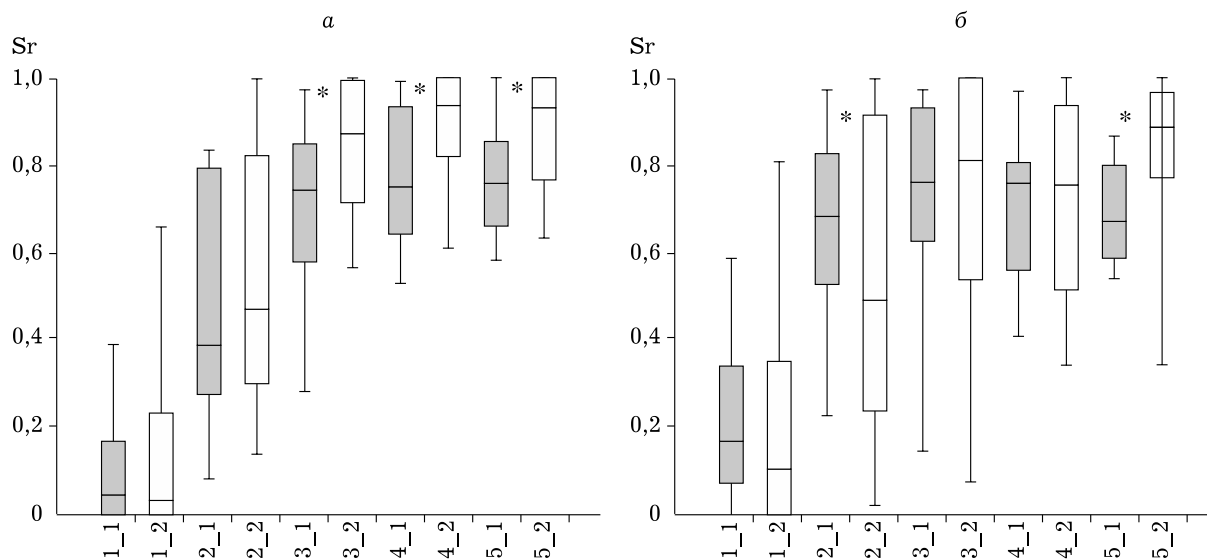


Рис. 5. Относительная площадь распространения видов в восточном (а) и западном (б) секторах в 1995–1997 гг. (серая заливка) и 2014–2016 гг. (без заливки). Показаны медиана, межквартильный размах и лимиты; * – значимые различия между периодами наблюдений

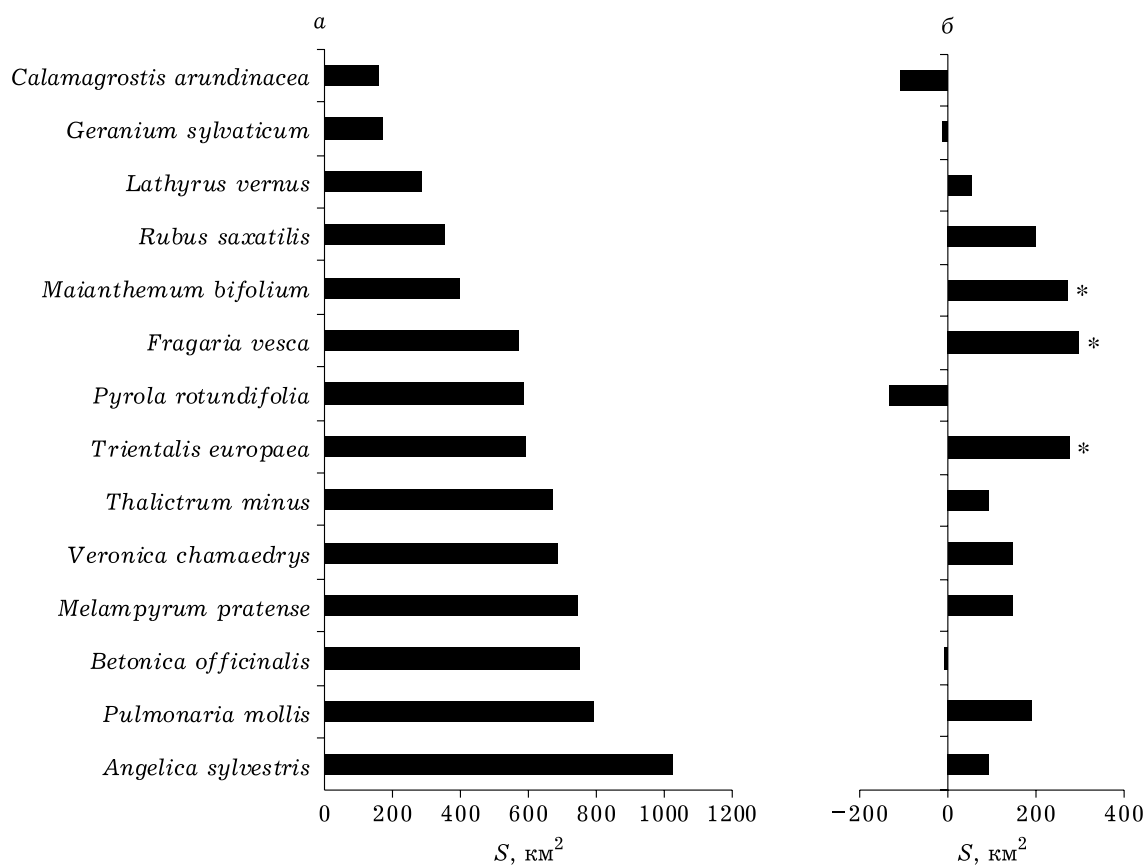


Рис. 6. Площадь незаселенной территории в 1995–1997 гг. (а) и величина изменения площади распространения после сокращения выбросов (б); * – значимые различия между периодами наблюдений

распространения видов в западном секторе могут быть различия в буферной способности преобладающих почв. Горные лесные бурые почвы, широко распространенные в западном секторе, в сравнении с дерново-подзолистыми почвами, преобладающими в восточном секторе, характеризуются более высоким содержанием углерода, азота, обменных оснований и доли глины [Гафуров, 2008]. При поступлении в среду тяжелых металлов высокие значения этих показателей существенно снижают подвижность тяжелых металлов и их доступность для растений [Dube et al., 2001]. Однако кроме характеристик почв на распространение видов оказывает влияние целый ряд других факторов, например, световой режим местообитаний и биотические взаимодействия [Perring et al., 2018; Hedwall et al., 2021]. Как уже указывалось выше, восточный и западный секторы расположены в разных природных районах, различающихся не только характеристиками почв, но и соотношением сосновых и пихто-еловых лесов, а также термо- и влагообеспеченностью. Например, анализ зависимостей “доза – эффект” для разных типов сообществ в зоне действия завода показал, что снижение видового богатства в градиенте нагрузки в пихтово-еловых лесах происходит медленнее, чем в березовых и сосновых [Трубина, 2002]. Таким образом, наблюдаемая пространственная неравномерность изменения распространения видов в градиенте нагрузки, скорее всего, отражает влияние целого комплекса факторов.

Неравномерность снижения распространения видов прослеживалась также в пределах одной зоны нагрузки одного и того же сектора, и сохранение небольших по площади заселенных участков у отдельных видов отмечено даже при очень высоких нагрузках (см. рис. 2–4). Этот эффект, но без подразделения территории на зоны и сектора, отмечен и для эпифитных лишайников [Михайлова, 2022]. Наличие участков с более высоким разнообразием на сильно загрязненных территориях показано для травяно-кустарничкового яруса лесов [Трубина, Воробейчик, 2012; Трубина, 2020], для мелких млекопитающих [Мухачева et al., 2012], грибов [Mikryukov et al., 2015], дождевых червей и моллюсков [Воробейчик и др., 2020]. Рефугиумами могут быть припойменные участки рек и малых во-

дотоков [Мухачева et al., 2012; Нестеркова, 2014] и различные микросайты, в частности крупные древесные остатки [Воробейчик и др., 2020; Mikryukov et al., 2021] и ветровальные комплексы [Trubina, 2009]. Модифицирующее влияние гетерогенности среды на выживание локальных популяций видов, в совокупности с видоспецифичностью отклика, в определенной степени объясняют медленное снижение гамма-разнообразия растительных сообществ на рассматриваемой территории в градиенте нагрузки [Трубина, Воробейчик, 2012].

Сокращение площади распространения в градиенте нагрузки вплоть до полной элиминации отдельных видов происходило независимо от рассматриваемого сектора или вида, и основной вклад в динамику вносил уровень нагрузки. Отсутствие исследований по динамике распространения видов сосудистых растений в зависимости от уровня нагрузки и гетерогенности местообитаний в окрестностях других заводов не позволяет сопоставить степень общности полученных оценок вклада факторов. Однако важно отметить следующее. Образование техногенных “пустынь” вблизи медеплавильных заводов показано для дождевых червей [Воробейчик, 1998], эпифитных лишайников [Михайлова, 2022], европейского крота [Воробейчик, Нестеркова, 2015], и губительное воздействие связывают с сочетанным действием кислых газов и тяжелых металлов [Воробейчик и др., 2019]. Полученные нами оценки площади незаселенной территории в период высоких выбросов завода для наиболее чувствительных видов (см. таблицу и рис. 6, а) сопоставимы с оценками для отдельных чувствительных видов эпифитных лишайников [Михайлова, 2022] и распространения крота в зоне действия завода. В частности, площадь “крятовой пустыни” в первый период наблюдений на рассматриваемой территории составляла 563 км² [Воробейчик, Нестеркова, 2015].

Динамика после сокращения выбросов.

Положительные сдвиги были выражены главным образом на менее загрязненных территориях (см. рис. 5), что согласуется с данными по динамике распространения эпифитных лишайников [Михайлова, 2022] и крота [Воробейчик, Нестеркова, 2015] на этой же территории. Более того, площадь распространения большей части видов после сокращения

выбросов на всей территории мало изменилась, и за прошедшие 19 лет увеличение отмечено только у трех видов (см. рис. 6, б). Исследования по динамике сообществ разных групп биоты на постоянных пробных площадях в зоне действия завода [Воробейчик и др., 2014, 2019; Мухачева, 2021; Нестерков, 2022] также свидетельствуют о зависимом от уровня нагрузки отклике на сокращение выбросов.

Одной из основных причин низких темпов реколонизации загрязненных территорий может быть сохранение высоких концентраций тяжелых металлов в подстилке и верхних горизонтах почвы в течение десятилетий после сокращения выбросов [Воробейчик, Кайгородова, 2017]. Лимитировать расселение травянистых растений может отсутствие поступления диаспор, особенно при наблюдаемых масштабах снижения площади распространения и усиления фрагментации в целом. Влияние доступности диаспор и качества местообитаний на динамику лесных видов после прекращения аграрного использования земель, как и негативное действие фрагментации местообитаний на процессы иммиграции видов, показано в ряде работ [Flinn, 2007; Baeten et al., 2009; Paal et al., 2017]. Лимитировать процессы расселения видов в загрязненных местообитаниях может также подстилка, увеличение мощности которой в зоне действия завода хорошо документировано [Воробейчик, 1995]. Негативное действие мощной подстилки на возобновление растений хорошо известно. Однако для разделения вклада разных факторов в динамику видов на загрязненных территориях необходимы дополнительные исследования, в том числе экспериментальные.

Неожиданный и крайне важный результат работы – продолжение элиминации и сокращения распространения видов на загрязненных территориях. Снижение обилия или распространения при восстановительных сукцессиях вполне ожидаемо для видов, которые при отсутствии загрязнения характеризуются крайне низким участием в сообществах, но способны существовать и даже увеличивать свое участие при высоких уровнях загрязнения. Такой характер динамики после сокращения выбросов показан для птиц [Бельский, Ляхов, 2021] и эпифитных лишайников [Михайлова, 2022]. Однако данные нашей

работы свидетельствуют, что негативные изменения произошли главным образом среди чувствительных к загрязнению видов (см. таблицу), часть которых является типичными лесными видами. Фрагментация в распространении и пространственная изоляция локальных популяций в градиенте нагрузки у этих видов были наиболее сильно выражены (см. рис. 2). Результаты моделирования поведения видов травянистых растений в сильно фрагментированных ландшафтах свидетельствуют, что элиминация локальных популяций видов в результате стохастических процессов может происходить и без дальнейшего усиления фрагментации [May et al., 2013].

Данные о более медленной реколонизации загрязненных территорий в западном секторе в сравнении с восточным согласуются с результатами анализа динамики распространения крота на обследованной территории [Воробейчик, Нестеркова, 2015]. Возможной причиной наблюдаемого феномена авторы считают более медленную разгрузку от токсикантов почв тяжелого механического состава, преобладающих в западном секторе, но данное предположение нуждается в проверке. Медленные темпы реколонизации в западном секторе обусловлены не только слабой выраженностью положительного отклика, но и продолжением сокращения площади распространения видов на загрязненных территориях (см. таблицу). Наличие негативных трендов в травяно-кустарничковом ярусе пихтовельовых лесов после сокращения выбросов показано нами при анализе временной динамики состояния растительного покрова на постоянных пробных площадях, заложенных в западном секторе [Воробейчик и др., 2014].

Полученные данные в целом свидетельствуют, что низкие темпы восстановления разнообразия растительных сообществ после сокращения выбросов обусловлены не только отсутствием расселения у большей части видов и небольшим числом видов, способных к реколонизации сильно загрязненных территорий, но и продолжением элиминации локальных популяций видов. Вместе с тем вопрос о причинах разных темпов реколонизации в разных природных районах и продолжения сокращения площади распространения чувствительных видов после снижения выбросов остается открытым.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты работы свидетельствуют, что при поступлении и снижении поступления загрязнителей величина отклика и характер динамики видоспецифичны, существенно зависят от условий местообитаний, но основной вклад в пространственно-временную динамику видов вносит уровень нагрузки. Это полностью подтверждает исходную гипотезу.

В период высоких выбросов сокращение площади распространения разных видов происходило при разных уровнях нагрузки и величина отклика видов на увеличение нагрузки различалась в несколько раз. Гетерогенность среды способствовала существенному замедлению темпов снижения распространения видов, но доля дисперсии, связанной с модифицирующим влиянием этого фактора, в сравнении с уровнем нагрузки в целом была небольшой. При высоких уровнях нагрузки сокращение площади распространения происходило независимо от рассматриваемого сектора или вида.

Увеличение нагрузки приводило к появлению обширных незаселенных участков вокруг завода и существенному усилению фрагментации в распространении видов на загрязненных территориях в целом. Хотя точная оценка величины временного лага в вымирании локальных популяций видов при использовании метода пространственно-временных аналогий невозможна, наши данные показывают, что даже у широко распространенных видов эта величина может составлять лишь несколько десятилетий.

После сокращения выбросов площадь распространения большей части видов на сильно загрязненных территориях в течение 19 лет мало изменилась. Положительные сдвиги отмечены главным образом на менее загрязненных территориях, и в восточном секторе были более выражены, чем в западном. Более того, элиминация и сокращение распространения у наиболее чувствительных видов продолжались, негативные тренды в западном секторе были выражены сильнее, чем в восточном.

Изменения площади распространения видов в целом в оба периода наблюдений в западном секторе происходили медленнее, чем в восточном. Это свидетельствует о том, что в зависимости от условий местообитаний тип откли-

ка сообществ на усиление/снижение нагрузки может быть “быстрым” (низкая резистентность и инерционность) и “медленным” (высокие резистентность и инерционность). Различия в типе отклика необходимо учитывать при разработке допустимых уровней антропогенной нагрузки. Важно отметить также, что в работе рассмотрена динамика ограниченного числа видов и остается неясным, проявятся ли выявленные особенности динамики при анализе более обширного материала.

Выражаем глубокую признательность Е. Л. Воробейчику за предоставление данных по содержанию металлов в подстилке и ценные замечания в ходе работы над рукописью. Исследования в 1995–1997 гг. выполнены при финансовой поддержке ИНТАС (проект № 93-1645), в 2015–2016 гг. – при поддержке РФФИ (проект № 15-04-06828). Сбор данных в 2014 г., интерпретация результатов и подготовка рукописи выполнены в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

ЛИТЕРАТУРА

- Бельский Е. А., Ляхов А. Г. Динамика населения птиц-дуплогнездящих в условиях сокращения промышленных выбросов (на примере среднеуральского медеплавильного завода) // *Экология*. 2021. № 4. С. 278–288 [Bel'skii E. A., Lyakhov A. G. Dynamics of the community of hole-nesting birds upon reduction of industrial emissions (the example of the middle ural copper smelter) // *Russian Journal of Ecology*. 2021. Vol. 52, N 4. P. 296–306].
- Воробейчик Е. Л. Изменение мощности лесной подстилки в условиях химического загрязнения // *Экология*. 1995. № 4. С. 278–284.
- Воробейчик Е. Л. Население дождевых червей (Lumbricidae) лесов Среднего Урала в условиях загрязнения выбросами медеплавильных комбинатов // *Экология*. 1998. № 2. С. 102–108 [Vorobeichik E. L. Populations of earthworms (Lumbricidae) in forests of the Middle Urals in conditions of pollution by discharge from copper works // *Russian Journal of Ecology*. 1998. Vol. 29, N 2. P. 85–91].
- 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 [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 // *Eur. Soil Sci*. 2017. Vol. 50, N 8. P. 977–990].

- Воробейчик Е. Л., Нестеркова Д. В. Техногенная граница распространения крота в районе воздействия медеплавильного завода: смещение в период сокращения выбросов // Экология. 2015. № 4. С. 308–312 [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 Journal of Ecology. 2015. Vol. 46, N 4. P. 377–380].
- 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 [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 Journal of Ecology. 2019. Vol. 50, N 2. P. 146–160].
- Воробейчик Е. Л., Ермаков А. И., Нестеркова Д. В., Гребенников М. Е. Крупные древесные остатки как микрогистации обитания почвенной мезофауны на загрязненных территориях // Изв. РАН. Сер. биол. 2020. № 1. С. 85–95 [Vorobeichik E. L., Ermakov A. I., Nesterkova D. V., Grebennikov M. E. Coarse woody debris as microhabitats of soil macrofauna in polluted areas // Biol. Bul. 2020. Vol. 47, N 1. P. 87–96].
- 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 [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 Journal of Ecology. 2014. Vol. 45, N 6. P. 498–507].
- Гафуров Ф. Г. Почвы Свердловской области. Екатеринбург: Уральский ун-т, 2008. 356 с.
- Игошина К. Н. Растительность Урала // Тр. БИН АН СССР. 1964. С. 83–230.
- Капустин В. Г. Физико-географическое районирование Свердловской области // География и современные проблемы естественнонаучного познания: материалы конф. Екатеринбург, 2009. С. 11–24.
- Михайлова И. Н. Динамика границ распространения эпифитных макролишайников после снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2022. № 5. С. 321–333 [Mikhailova I. N. Dynamics of distribution boundaries of epiphytic macrolichens after reduction of emissions from a copper smelter // Russian Journal of Ecology. 2022. Vol. 53, N 5. P. 335–346].
- Мухачева С. В. Многолетняя динамика сообществ мелких млекопитающих в период снижения выбросов медеплавильного завода. 1. Состав, обилие и разнообразие // Экология. 2021. № 1. С. 66–76 [Mukhacheva S. V. Long-term dynamics of small mammal communities in the period of reduction of copper smelter emissions: 1. Composition, abundance, and diversity // Russian Journal of Ecology. 2021. Vol. 52, N 1. P. 84–93].
- Мухачева С. В., Давыдова Ю. А., Воробейчик Е. Л. Роль гетерогенности среды в сохранении разнообразия мелких млекопитающих в условиях сильного промышленного загрязнения // Докл. АН. 2012. Т. 447, № 1. С. 106–109 [Mukhacheva S. V., Davydova Yu. A., Vorobeichik E. L. The role of heterogeneity of the environment in preservation of the diversity of small mammals under the condition of strong industrial pollution // Doklady Biological Sciences. 2012. Vol. 447. P. 338–341].
- Нестеркова Д. В. Распространение и численность европейского крота (*Talpa europaea* L.) в районах воздействия двух медеплавильных заводов на Урале // Экология. 2014. № 5. С. 1–8 [Nesterkova D. V. Distribution and abundance of european mole (*Talpa europaea* L.) in areas affected by two Ural copper smelters // Russian Journal of Ecology. 2014. Vol. 45, N 5. P. 429–436].
- Нестерков А. В. Признаки восстановления сообществ беспозвоночных травостоя после снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2022. № 6. С. 468–478 [Nesterkov A. V. Recovery signs in grass-stand invertebrate communities after a decrease in copper-smelting emissions // Russian Journal of Ecology. 2022. Vol. 53, N 6. P. 553–564].
- Трубина М. Р. Тенденции в динамике состава экоморф при аэротехногенном загрязнении // Техногенные воздействия на лесные сообщества и проблемы их восстановления и сохранения / под ред. А. К. Махнева, Е. В. Колтунова. Екатеринбург, 1992. С. 93–104.
- Трубина М. Р. Растительные сообщества разных элементов ландшафта при длительном возмущающем воздействии // Экологические проблемы горных территорий: материалы междунар. науч. конф. Екатеринбург: Академкнига, 2002. С. 240–244.
- 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 [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 Journal of Ecology. 2020. Vol. 51, N 2. P. 107–117].
- Трубина М. Р., Воробейчик Е. Л. Сильное промышленное загрязнение увеличивает β -разнообразие растительных сообществ // Докл. АН. 2012. Т. 442, № 1. С. 139–141 [Trubina M. R., Vorobeichik E. L. Severe industrial pollution increases the β -diversity of plant communities // Doklady Biological Sciences. 2012. Vol. 442, N 1. P. 17–19].
- Трубина М. Р., Дьяченко А. П. Современное состояние мохового покрова лесов после сокращения выбросов Среднеуральского медеплавильного завода // Поволжский экол. журн. 2020. № 4. С. 477–491. doi: 10.35885/1684-7318-2020-4-477-491
- Alexander J. M., Chalmardrier L., Lenoir J., Burgess T. I., Essl F., Haider S., Kueffer C., McDougall K., Milbau A., Nucez M. A., Pauchard A., Rabitsch W., Rew L. J., Sanders N. J., Pellissier L. Lags in the response of mountain plant communities to climate change // Global Change Biol. 2018. Vol. 24, N 2. P. 563–579.
- Ash J. D., Givnish T. J., Waller D. M. Tracking lags in historical plant species' shifts in relation to regional climate change // Global Change Biol. 2017. Vol. 23, N 3. P. 1305–1315.
- Baeten L., Jacquemyn H., van Calster H., van Beek E., Devlaeminck R., Verheyen K., Hermy M. Low recruitment across life stages partly accounts for the slow colonization of forest herbs // J. Ecol. 2009. Vol. 97, N 1. P. 109–117.
- Brunet J., Hedwall P.-O., Lindgren J., Cousins S. A. Immigration credit of temperate forest herbs in fragmented landscapes – Implications for restoration of hab-

- itat connectivity // *J. Appl. Ecol.* 2021. Vol. 58, N 10. P. 2195–2206.
- Chichorro F., Juslén A., Cardoso P. A review of the relation between species traits and extinction risk // *Biol. Conservat.* 2019. Vol. 237. P. 220–229.
- di Marco M., Harwood T. D., Hoskins A. J., Ware C., Hill S. L., Ferrier S. Projecting impacts of global climate and land-use scenarios on plant biodiversity using compositional-turnover modelling // *Global Change Biol.* 2019. Vol. 25, N 8. P. 2763–2778.
- Dube A., Zbytniewski R., Kowalkowski T., Cukrowska E., Buszewski B. Adsorption and migration of heavy metals in soil // *Polish J. Environ. Stud.* 2001. Vol. 10, N 1. P. 1–10.
- Finderup Nielsen T., Sand-Jensen K., Dornelas M., Bruun H. H. More is less: net gain in species richness, but biotic homogenization over 140 years // *Ecol. Lett.* 2019. Vol. 22, N 10. P. 1650–1657.
- Flinn K. M. Microsite-limited recruitment controls fern colonization of post-agricultural forests // *Ecology.* 2007. Vol. 88, N 12. P. 3103–3114.
- Haddad N. M., Brudvig L. A., Clobert J., Davies K. F., Gonzalez A., Holt R. D., Lovejoy T. E., Sexton J. O., Austin M. P., Collins C. D., Cook W. M., Damschen E. I., Ewers R. M., Foster B. L., Jenkins C. N., King A. J., Laurance W. F., Levey D. J., Margules C. R., Melbourne B. A., Nicholls A. O., Orrock J. L., Song D.-X., Townshend J. R. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems // *Sci. Advanc.* 2015. Vol. 1, N 2. P. e1500052.
- Hedwall P.-O., Uria-Diez J., Brunet J., Gustafsson L., Axelsson A. L., Strengbom J. Interactions between local and global drivers determine long-term trends in boreal forest understorey vegetation // *Global Ecol. and Biogeogr.* 2021. Vol. 30, N 9. P. 1765–1780.
- Hylander K., Ehrlén J. The mechanisms causing extinction debts // *Trends in Ecol. & Evolut.* 2013. Vol. 28, N 6. P. 341–346.
- Kharuk V. I., Petrov I. A., Im S. T., Golyukov A. S., Dvinskaya M. L., Shushpanov A. S., Savchenko A. P., Temerova V. L. Subarctic vegetation under the mixed warming and air pollution influence // *Forest.* 2023. Vol. 14, N 3. P. 615.
- Kolk J., Naaf T. Herb layer extinction debt in highly fragmented temperate forests – Completely paid after 160 years? // *Biol. Conservat.* 2015. Vol. 182. P. 164–172.
- May F., Giladi I., Ristow M., Ziv Y., Jeltsch F. Metacommunity, mainland-island system or island communities? Assessing the regional dynamics of plant communities in a fragmented landscape // *Ecography.* 2013. N 36. P. 842–853.
- Mikryukov V. S., Dulya O. V., Bergman I. E., Lihodeevskiy G. A., Loginova A. D., Tedersoo L. Sheltering role of well-decayed conifer logs for forest floor fungi in long-term polluted boreal forests // *Front. in Microbiol.* 2021. Vol. 12. P. 729244.
- Mikryukov V. S., Dulya O. V., Vorobeichik E. L. Diversity and spatial structure of soil fungi and arbuscular mycorrhizal fungi in forest litter contaminated with copper smelter emissions // *Water, Air, and Soil Pollution.* 2015. Vol. 226, N 114. P. 1–14.
- Naaf T., Kolk J. Colonization credit of post-agricultural forest patches in NE Germany remains 130–230 years after reforestation // *Biol. Conservat.* 2015. Vol. 182. P. 155–163.
- Norden B., Dahlberg A., Brandrud T. E., Fritz Ö., Ejrnaes R., Ovaskainen O. Effects of ecological continuity on species richness and composition in forests and woodlands: A review // *Ecoscience.* 2014. Vol. 21, N 1. P. 34–45.
- Paal T., Kütt L., Lohmus K., Liira J. Both spatiotemporal connectivity and habitat quality limit the immigration of forest plants into wooded corridors // *Plant Ecol.* 2017. Vol. 218, N 4. P. 417–431.
- Pereira H. M., Navarro L. M., Martins I. S. Global biodiversity change: the bad, the good, and the unknown // *Ann. Rev. Environ. Res.* 2012. Vol. 37. P. 25–50.
- Perring M. P., Diekmann M., Midolo G., Schellenberger Costa D., Bernhardt-Römermann M., Otto J. C. J., Gilliam F. S., Hedwall P.-O., Nordin A., Dirnböck T., Simkin S. M., Máliš F., Blondeel H., Brunet J., Chudomelová M., Durak T., de Frenne P., Hédli R., Kopecký M., Landuyt D., Li D., Manning P., Petřík P., Reczyńska K., Schmidt W., Standovář T., Świerkosz K., Vild O., Waller D. M., Verheyen K. Understanding context dependency in the response of forest understorey plant communities to nitrogen deposition // *Environ. Pollut.* 2018. Vol. 242. P. 1787–1799.
- Rose R., Monteith D. T., Henrys P., Smart S., Wood C., Morecroft M., Andrews C., Beaumont D., Benham S., Bowmaker V., Corbett S., Dick J., Dodd B., Dodd N., Flexen M., McKenna C., McMillan S., Pallett D., Rennie S., Schädler S., Scott T., Sherrin L., Turner A., Watson H. Evidence for increases in vegetation species richness across UK Environmental Change Network sites linked to changes in air pollution and weather patterns // *Ecol. Indicat.* 2016. Vol. 68. P. 52–62.
- Sánchez-Bayo F., Wyckhuys K. A. G. Further evidence for a global decline of the entomofauna // *Austral Entomol.* 2021. Vol. 60, N 1. P. 9–26.
- Staude I. R., Waller D. M., Bernhardt-Römermann M., Bjorkman A. D., Brunet J., de Frenne P., Hédli R., Jandt U., Lenoir J., Máliš F., Verheyen K., Wulf M., Pereira H. M., Vangansbeke P., Ortman-Ajkai A., Pielech R., Berki I., Chudomelová M., Decocq G., Dirnböck T., Durak T., Heinken T., Jaroszewicz B., Kopecký M., Macek M., Malicki M., Naaf T., Nagel T. A., Petřík P., Reczyńska K., Schei F. H., Schmidt W., Standovář T., Świerkosz K., Teleki B., Van Calster H., Vild O., Baeten L. Replacements of small- by large-ranged species scale up to diversity loss in Europe's temperate forest biome // *Nat. Ecol. Evolut.* 2020. Vol. 4, N 6. P. 802–808.
- Trubina M. R. Species richness and resilience of forest communities: combined effects of short-term disturbance and long-term pollution // *Plant Ecol.* 2009. Vol. 201, N 1. P. 339–350.

Role of environmental heterogeneity in species distribution of vascular plants in the periods of high and low emissions from copper smelter

M. R. TRUBINA, D. V. NESTERKOVA

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences
620144, Yekaterinburg, 8th Marta str., 202
E-mail: mart@ipae.uran.ru*

The environmental heterogeneity can significantly modify the rate of species extinction with an increase in anthropogenic load and the rate of recolonization of disturbed territories after decrease in load, but this issue is currently poorly understood. The distribution of fourteen species of the herb-dwarf shrub layer of forests on area of 1734 km² in two natural regions of the eastern and western macroslope of the Urals during the periods of high (1995–1998) and low (2014–2016) emissions from the Middle Ural Copper Smelter has been analyzed. With an increase/decrease in load, the pattern of dynamics and the magnitude responses were species-specific, significantly depend on habitat conditions, but the main contribution to the space-temporal dynamics of species affected the load level. During the period of high emissions, the environmental heterogeneity slowed down the rate of decrease of area species distribution along a load gradient, but under very heavy pollution, the distribution has been decreased despite of habitats or species. After the reduction of emissions, the distribution of most species in the heavily polluted areas has changed little for 19 years, elimination and reduction in the distribution of the most sensitive species continued. Positive shifts have been revealed mainly in less polluted areas; the rates of recolonization varied in different habitats. Depending on habitat conditions, species response to increase/decrease in pressure can be "fast" (relatively high rates of change) and "slow" (lower rates of change and even continued decline in distribution despite of reductions in pressure).

Key words: extinction, fragmentation, recolonization, dispersal, recovery, pollution, heavy metals, sulphur dioxide.