

Изменение разнообразия почвенной мезофауны в градиенте промышленного загрязнения

Changes in diversity of soil macrofauna in industrial pollution gradient

Е.А. Воробейчик, А.И. Ермаков, М.П. Золотарёв, Т.К. Тунева
E.L. Vorobeichik, A.I. Ermakov, M.P. Zolotarev, T.K. Tuneva

Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта, 202, г. Екатеринбург, 620144, Россия. E-mail: ev@ipae.uran.ru
Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Vos'mogo Marta Str., 202, Yekaterinburg, 620144, Russia. E-mail: ev@ipae.uran.ru

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: почвенная мезофауна, беспозвоночные, дождевые черви, многоножки, паукообразные, шелкоуны, стафилиниды, моллюски, промышленное загрязнение, тяжелые металлы, медеплавильный завод, лесные экосистемы, Средний Урал.

KEY WORDS: soil macrofauna, invertebrates, Lumbricidae, Myriapoda, Arachnida, Elateridae, Staphylinidae, Mollusca, industrial pollution, heavy metals, copper smelter, forest ecosystems, the Middle Urals

РЕЗЮМЕ. Изложены результаты анализа изменения населения почвенной мезофауны в градиенте промышленного загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного завода (тяжелые металлы в комплексе с сернистым ангидридом). По мере приближения к источнику выбросов обилие беспозвоночных уменьшается: пауки снижают численность с 220 до 30 экз./м², многоножки — с 240 до 30 экз./м², Staphylinidae — с 145 до 55 экз./м², Elateridae — с 85 до 25 экз./м², прочие насекомые — с 295 до 90 экз./м²; многочисленные на участках с фоновым уровнем загрязнения дождевые черви (260 экз./м², а с учетом коконов — почти 1000 экз./м²), энхитреиды (170 экз./м²) и моллюски (300 экз./м²) полностью исчезают на сильно загрязненных территориях. Причиной уменьшения обилия или исчезновения различных групп беспозвоночных под влиянием промышленных выбросов может быть как прямое действие токсикантов, так и опосредованное (через ухудшение условий обитания). Промышленное загрязнение ведет к трансформации трофической структуры населения: по мере приближения к заводу доля сапротрофных групп (сапрофагов и сапрофитофагов) снижается с 65 до 10%, а доля биотрофных (зоофагов и фитофагов) возрастает с 30 до 80%. Всего было выявлено 8 видов дождевых червей, 48 видов пауков, 5 видов сенокосцев, 8 видов многоножек, 54 вида стафилинид, 7 видов шелкоунов, 11 видов моллюсков. Для всех таксонов видовое богатство снижается в градиенте загрязнения, однако это может быть связано не с собственно исчезновением видов на сильно загрязненных участках, а со снижением их численности, из-за чего они не попадают в учеты при стандартной величине выборочного усилия. Относительно уве-

ренно элиминацию можно констатировать только для чувствительных к загрязнению олигохет и моллюсков.

ABSTRACT. We have investigated the changes in the soil macrofauna populations in a gradient of industrial pollution (heavy metals combined with sulfur dioxide) by Middle Ural copper smelter. Invertebrate abundance decreased strongly in highly polluted area: the number of spiders was reduced from 220 to 30 ind./m², centipedes — from 240 to 30, Staphylinidae — from 145 to 55, Elateridae — from 85 to 25, and other hexapods — from 295 to 90 ind./m². Abundant in the background areas earthworms (260 ind./m², nearly 1000 ind./m² including cocoons), Enchytraeidae (170 ind./m²) and Mollusca (300 ind./m²) disappeared completely. The decrease in abundance (or total disappearance) of various invertebrate taxa was likely induced by a combination of direct effects of toxicants and indirect influence through the deterioration of habitats. Industrial pollution leads to the transformation in the trophic structure of the communities. In the area of maximum pollution the proportion of saprotrophic groups (saprophagous and saprophytophagous) decreased from 65 to 10%, while the proportion of biotrophic (zoophagous and phytophagous) groups increased from 30 to 80%. In total, 8 species of earthworms, 48 species of spiders, 5 species of Opiliones, 8 species of Myriapoda, 54 species of Staphylinidae, 7 species of Elateridae and 11 species of Mollusca were revealed. For all taxa studied, the species richness decreased with increasing pollution. However, this decrease likely does not reflect the extinction of species *per se*, but rather the decrease in their abundance, which leads to the strong underestimation of species richness when using stan-

dard sampling effort. The total extinction can be confidently suggested for Oligochaeta and Mollusca, which are extremely sensitive to chemical contamination.

Введение

Уменьшение биологического разнообразия — один из наиболее часто упоминаемых «симптомов» техногенной деградации природных сообществ; часто этот эффект исследователи даже не проверяют, а принимают как «очевидное утверждение, не требующее доказательств». В тоже время, существуют свидетельства обратного: для ряда групп биоты зарегистрировано отсутствие изменений разнообразия или даже его увеличение при усилении техногенного воздействия [Kozlov et al., 2009; Zvereva, Kozlov, 2010]. Это определяет необходимость накопления большего объема информации об изменении разнообразия — как в отношении различных групп биоты, так и разных видов воздействия.

Промышленное загрязнение — сильный возмущающий фактор, влияющий практически на все компоненты природных экосистем, — давно и активно изучается. Определенное место в этих работах занимают исследования реакции почвенных беспозвоночных [Хотько и др., 1982; Криволуцкий, 1994; Bengtsson, Tranvik, 1989; Tyler et al., 1989; Paoletti, Bressan, 1996; Rusek, Marshall, 2000; Nahmani, Lavelle, 2002; Nahmani et al., 2003; Nahmani, Rossi, 2003]. Учитывая важную роль почвенных животных в биологическом круговороте и обеспечении устойчивого функционирования почвы [Стриганова, 1980; Lavelle et al., 1997; Decaëns et al., 2006; Brussaard et al., 2007], неоднократно высказывали предложения об использовании данной группы в экологическом контроле [Криволуцкий, 1994; Paoletti, Bressan, 1996; Cortet et al., 1999; Van Straalen, 2002]. Однако можно констатировать определенный дисбаланс в изучении реакции на загрязнение разных групп почвенной фауны: больше работ посвящено объектам, для которых используют «экстракционные» (микроартроподы, нематоды, энхитреиды) или «ловушечные» (герпетобионтные членистоногие) методы учета; крупные почвенные беспозвоночные, требующие более трудоемких ручных методов, изучены менее подробно. Кроме того, публикации, посвященные реакции какой-либо одной группы, преобладают над комплексными работами, характеризующими все население.

Территории, подверженные выбросам крупных точечных источников эмиссии поллютантов (импактные регионы) — удобные модельные объекты для анализа закономерностей реакции биоты на токсическую нагрузку. Интерес к их изучению не случаен и выходит далеко за рамки решения чисто прикладных проблем, связанных с охраной окружающей среды вблизи конкретных промышленных предприятий. Импактный регион можно рассматривать как результат длительного масштабного на-

турного эксперимента с экосистемами, начатого в момент запуска источника выбросов. Соответственно, его можно использовать для решения различных теоретических и прикладных вопросов экологии, прежде всего связанных с раскрытием механизмов устойчивости экосистем к стрессирующим факторам, проверкой теоретических построений, верификацией моделей реакции на внешние воздействия [Воробейчик, Козлов, 2012].

С конца 1980-х гг. в одном из таких импактных регионов — возле Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), крупнейшего предприятия цветной металлургии Урала, — проводились исследования населения почвенной фауны [Воробейчик, 1995а, 1998; Воробейчик и др., 1994, 2007]. Их результатом было описание основных закономерностей трансформации сообществ крупных почвенных беспозвоночных, в ряде случаев удалось выявить возможные причины и механизмы наблюдающихся изменений. Однако основным масштабом этих работ был уровень «макротаксонов»: анализ структуры населения проводился на основе списка семейств и отрядов. Видовая инвентаризация была проведена лишь для нескольких модельных групп — дождевых червей [Воробейчик, 1998; Воробейчик и др., 2007], почвенных моллюсков [Гребенников, 2005; Воробейчик и др., 2007], коллембол [Кузнецова, 2009], а также ряда групп герпетобионтных беспозвоночных — жуужелиц [Ермаков, 2004; Бельская, Зиновьев, 2007], стафилинид [Бельская, Колесникова, 2011] и паукообразных [Золотарев, 2009].

Цель данной работы — устранить существующий пробел в анализе изменения в градиенте загрязнения видовой структуры ряда многочисленных групп почвенной мезофауны, а также проверить на уровне видовых таксонов ранее выявленные закономерности.

Материал и методы

СУМЗ расположен на окраине г. Ревды Свердловской обл., в 50 км к западу от Екатеринбурга. Основные ингредиенты выбросов — SO₂ и полиметаллическая пыль, в которой преобладают Cu, Pb, Cd, Zn, As. Предприятие действует с 1940 г. и считается одним из крупнейших источников атмосферного загрязнения в России: общий объем эмиссии в конце 1980-х гг. составлял более 140 тыс.т/год, к середине 2000-х гг. выбросы снизились почти в пять раз — до менее 30 тыс.т/год. Многолетнее загрязнение тяжелыми металлами в сочетании с поступлением кислотных агентов оказало сильное воздействие на биоту, приведшее в конечном итоге к почти полной деградации лесных экосистем возле завода. Несмотря на снижение выбросов в последние годы, пока нет свидетельств восстановления растительности на загрязненной территории (из-за высокого содержания металлов в почве) [Ханте-

Таблица 1. Характеристика исследованных участков в градиенте загрязнения.
Table 1. Characteristics of the studied sites in the gradient of pollution.

Параметр	Зона загрязнения			
	Фоновая	Буферная-1	Буферная-2	Импактная
Удаление от источника выбросов, км	20–30	7	4–6	1–3
Количество пробных площадей	5	2	5	5
Дата отбора проб	4.07–16.08	3.07–8.08	11.07–5.08	17.07–14.08
Содержание в лесной подстилке, мкг/г:				
Cu	42,8 ± 2,9	561,4 ± 59,8	1153,9 ± 78,8	2808,6 ± 163,0
Pb	81,2 ± 3,8	608,7 ± 38,3	940,9 ± 34,6	1748,7 ± 89,1
Cd	3,1 ± 0,1	13,3 ± 0,8	12,9 ± 1,0	13,2 ± 1,4
Zn	316,9 ± 11,5	783,0 ± 33,4	664,1 ± 57,9	700,9 ± 42,2
pH _{водный} лесной подстилки	5,6 ± 0,1	5,2 ± 0,1	4,9 ± 0,1	4,6 ± 0,1

Примечание. Для содержания металлов и pH приведено среднее ± ошибка средней, учетная единица — проба, n=10 для Буферная-1, n=20 — для всех остальных зон.

Remark. Average ± SE is show for the metal content and pH, soil sample was used as a statistical unit, n=10 for the Buffer-1, n=20 for all other zones.

мирова, Воробейчик, 2011]. Характер техногенного воздействия и трансформации экосистем в этом районе подробно описан в работах [Воробейчик и др., 1994; Кайгородова, Воробейчик, 1996; Kozlov et al., 2009].

Пробные площади размером 10 × 10 м (всего 17) были заложены в ельниках-пихтарниках в четырех выделенных ранее по уровню загрязнения и степени поражения растительности зонах нагрузки: фоновой (20–30 км к западу от завода, 5 площадей), буферной-1 (7 км, 2 площади), буферной-2 (4–6 км, 5 площадей) и импактной (1–3 км, 5 площадей). Под действием загрязнения произошла смена растительных ассоциаций: от неморально-кисличных в фоновой зоне через разнотравно-злаковые в буферной до мохово-хвощовых и мертвопокровных в импактной. Почвенный покров представлен горно-лесными бурыми, дерново-подзолистыми и серыми лесными почвами, в разной степени преобразованными техногенной нагрузкой. Уровень загрязнения исследованных зон приведен в табл. 1.

Учеты почвенной мезофауны проведены в июле–августе 2004 г. Основной метод – ручная выборка из почвенных монолитов площадью 1/25 м² (20 × 20 см), глубина раскопок — 20–30 см в зависимости от глубины встречаемости животных. Разбор проб осуществляли в лабораторных условиях, куда почвенные монолиты доставляли в полиэтиленовых пакетах. На каждой пробной площади было отобрано по 10 монолитов, размещенных случайно. Общий объем материала — 170 проб и около 9 тыс. почвенных беспозвоночных.

Количество видов (а также доверительные интервалы) для фиксированного количества особей рассчитывали в программе EstimateS ver. 8.0.0 [R.K.

Colwell, <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/>] на основе анализа кумуляционных кривых. Доверительные интервалы для оценок α- и β-разнообразия определены ВСА-бутстрепом (1000 повторений; программа RSXL ver. 4.0, www.resample.com). При сравнениях разницу между параметрами считали значимой, если 95%-ные доверительные интервалы не перекрывались.

На каждой пробной площади отбирали по 5 смешанных образцов (каждый составлен из 5 индивидуальных) лесной подстилки для оценки содержания подвижных форм тяжелых металлов (Cu, Pb, Cd, Zn) и кислотности. Металлы экстрагировали 5%-ной HNO₃ (отношение подстилки к экстрагенту равно 1:10, время экстракции — сутки), концентрации измерены на атомно-абсорбционном спектрометре AAS 6 Vario (Analytik Jena, Германия); pH водный измерен с помощью ионметра InoLab 740 (WTW, Германия); отношение подстилки к деионизированной воде равно 1:25. Наша аналитическая лаборатория аккредитована на техническую компетентность (аттестат РОСС.RU0001.515630).

Результаты и их обсуждение

Почвенную мезофауну исследованной территории слагают представители трех типов беспозвоночных: кольчатые черви, членистоногие и моллюски (табл. 2).

Малощетинковые черви из сем. Lumbricidae и Enchytraeidae на фоновых и буферных территориях формируют ядро населения (30–60% от общей численности), средняя плотность дождевых червей достигает 260 экз./м² (а с учетом коконов — почти 1000 экз./м²), энхитреид — 170 экз./м². Выявлено 8

Таблица 2. Численность (\pm SE, экз./м², учетная единица — площадка) основных групп почвенной мезофауны в градиенте загрязнения.
Table 2. The number (\pm SE, specimens/m², plot was used as a statistical unit) of the main groups of soil macrofauna in the gradient of pollution.

Таксон	Зона загрязнения			
	Фоновая	Буферная-1	Буферная-2	Импактная
Oligochaeta: Lumbricidae, черви	261,5 \pm 56,1	212,5 \pm 27,5	39,5 \pm 27,4	–
Lumbricidae, коконы	734,5 \pm 162,9	858,8 \pm 266,3	180,5 \pm 96,9	–
Enchytraeidae	168,0 \pm 28,8	125,0 \pm 57,5	30,0 \pm 19,6	–
Arachnida: Opiliones	12,5 \pm 6,1	8,8 \pm 6,3	2,0 \pm 0,9	0,5 \pm 0,5
Aranei	223,0 \pm 33,0	188,8 \pm 153,8	174,5 \pm 45,6	32,0 \pm 9,3
Myriapoda: Chilopoda	218,0 \pm 22,1	122,5 \pm 25,0	57,5 \pm 11,7	16,0 \pm 2,4
Diplopoda	23,5 \pm 6,2	5,0 \pm 5,0	16,0 \pm 10,4	6,0 \pm 3,7
Sternorrhyncha	6,5 \pm 2,4	3,8 \pm 1,3	9,0 \pm 5,5	2,0 \pm 1,2
Auchenorrhyncha	10,0 \pm 3,4	5,0 \pm 2,5	2,5 \pm 1,4	1,0 \pm 0,6
Heteroptera	22,0 \pm 7,0	18,8 \pm 11,3	7,0 \pm 2,0	2,5 \pm 0,8
Coleoptera: Carabidae, imago	8,5 \pm 3,3	8,8 \pm 1,3	6,5 \pm 1,9	3,5 \pm 0,6
Carabidae, larvae	1,5 \pm 0,6	5,0 \pm 0	3,0 \pm 1,2	0,5 \pm 0,5
Staphylinidae, imago	88,5 \pm 20,2	86,3 \pm 46,3	57,0 \pm 12,0	46,0 \pm 1,5
Staphylinidae, larvae	55,5 \pm 22,1	50,0 \pm 2,5	22,0 \pm 10,0	7,5 \pm 1,6
Cantharidae, larvae	37,5 \pm 11,7	8,8 \pm 3,8	33,5 \pm 10,7	7,0 \pm 3,3
Elateridae, larvae	46,0 \pm 10,8	85,0 \pm 15,0	48,0 \pm 7,0	23,0 \pm 9,0
Curculionidae, larvae	9,0 \pm 4,2	16,3 \pm 1,3	9,0 \pm 2,6	1,0 \pm 1,0
Chrysomelidae, larvae	2,5 \pm 0,8	6,3 \pm 3,8	2,0 \pm 1,5	9,5 \pm 8,9
Cryptophagidae, imago	1,5 \pm 1,5	–	26,5 \pm 6,9	2,5 \pm 0
Lepidoptera, larvae & pupa	10,5 \pm 3,1	23,8 \pm 1,3	11,0 \pm 6,7	3,0 \pm 1,8
Hymenoptera: Apocrita, imago	10,5 \pm 1,5	10,0 \pm 7,5	7,5 \pm 4,1	3,0 \pm 2,4
Symphyta, larvae & pupa	22,0 \pm 7,0	23,8 \pm 11,3	12,0 \pm 5,7	27,0 \pm 8,4
Diptera: Nematocera, larvae	100,5 \pm 69,1	5,0 \pm 0	5,5 \pm 1,8	2,5 \pm 1,6
Brachycera, larvae	53,0 \pm 15,1	56,3 \pm 26,3	50,0 \pm 28,7	12,5 \pm 10,0
Mollusca	293,5 \pm 108,8	172,5 \pm 130,0	9,0 \pm 5,7	–
Прочие группы	22,5 \pm 6,0	7,5 \pm 5,0	17,0 \pm 3,5	15,5 \pm 5,6
Все группы	2457,0 \pm 402,4	2115,0 \pm 742,5	855,0 \pm 136,6	226,0 \pm 41,8

Примечание. Прочерк означает отсутствие таксона.
Remark. “–” indicates the absence of the taxon.

видов дождевых червей (табл. 3), среди которых два уральских эндемика (доминирующий во всех зонах *Perelia diplotetratheca* и *P. tuberosa*), распространенный преимущественно в азиатской части России *Eisenia atlavinytae* и 5 видов-космополитов (*Dendrobaena octaedra*, *Aporrectodea rosea*,

Octolasion lacteum, *Dendrodrilus rubidus* и *Lumbricus rubellus*). С приближением к заводу происходит снижение численности видов, питающихся почвенным детритом (*O. lacteum*, *A. rosea*, *P. tuberosa*), тогда как численность подстилочных видов (*D. octaedra*) увеличивается. В импактной зоне дождевые черви и

Таблица 3. Видовой состав и трофическая специализация основных таксонов почвенной мезофауны в градиенте загрязнения. Цифрами показано общее количество обнаруженных представителей таксона (экз./зону).
Table 3. Species composition and trophic specialization of major taxa of soil macrofauna in the gradient of pollution. Figures show the total number of specimens sampled (ind./pollution zone).

Виды	Трофическая специализация	Зона загрязнения			
		Фоновая	Буферная-1	Буферная-2	Импактная
OLIGOCHAETA: LUMBRICOMORPHA: Lumbricidae					
<i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826)	s	34	10	10	–
<i>Eisenia atlavinyteae</i> Perel et Graphodatsky, 1984	s	4	2	–	–
<i>Octolasion lacteum</i> (Orley, 1885)	s	1	–	–	–
<i>Aporrectodea rosea</i> (Savigny, 1826)	s	5	–	–	–
<i>Perelia tuberosa</i> (Svetlov, 1924)	s	28	–	1	–
<i>Perelia diplotetratheca</i> (Perel, 1976)	s	328	131	51	–
<i>Dendrodriulus rubidus</i> (Savigny, 1826)	s	–	2	–	–
<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	s	–	4	–	–
Lumbricidae indet.	s	[45]	–	[4]	–
ARACHNIDA					
OPILIONES					
Nemastomatidae: <i>Nemastoma lugubre</i> (O.F. Müller, 1776)	z	12	4	–	–
Phalangiidae:					
<i>Mitopus morio</i> (Fabricius, 1779)	z	1	–	–	–
<i>Lacinius ephippiatus</i> (C.L. Koch, 1835)	z	2	–	1	–
<i>Oligolophus tridens</i> (C.L. Koch, 1836)	z	8	1	3	1
<i>Lophopilio palpinalis</i> (Herbst, 1799)	z	2	2	–	–
ARANEI					
Theridiidae:					
<i>Crustulina guttata</i> (Wider, 1834)	z	–	–	1	–
<i>Rhugatodes aurantius</i> (Emerton, 1915)	z	–	–	1	–
<i>Robertus lividus</i> Blackwall, 1836	z	26	9	19	–
<i>Theridion</i> sp.	z	1	–	2	1
Linyphiidae:					
<i>Allomengea scopigera</i> (Grube, 1889)	z	1	–	–	–
<i>Asthenargus paganus</i> (Simon, 1884)	z	41	10	14	2
<i>Bathyphantes nigrinus</i> (Westring, 1851)	z	1 [3]	1	0 [1]	–
<i>Bolyphantes</i> sp.	z	0 [1]	–	–	–
<i>Centromerus arcanus</i> (O.P.-Cambridge, 1873)	z	4	1	3	1

Таблица 3 (продолжение).
Table 3 (continued).

Виды	Трофи- ческая специа- лизация	Зона загрязнения			
		Фоно- вая	Буфер- ная-1	Буфер- ная-2	Им- пакт- ная
<i>Centromerus sylvaticus</i> (Blackwall, 1841)	z	2	–	1	–
<i>Decipiphantes decipiens</i> (L. Koch, 1879)	z	–	–	1	–
<i>Diplocentria bidentata</i> (Emerton, 1882)	z	3	–	3	6
<i>Diplocephalus picinus</i> (Blackwall, 1841)	z	1	1	–	–
<i>Diplostyla concolor</i> (Wider, 1834)	z	1	–	–	–
<i>Erigonella hiemalis</i> (Blackwall, 1841)	z	2	–	4 [1]	2
<i>Gonatium rubellum</i> (Blackwall, 1841)	z	1	–	–	–
<i>Gongylidiellum latebricola</i> (O.P.-Cambridge, 1871)	z	1	–	–	–
<i>Helophora insignis</i> (Blackwall, 1841)	z	–	1	–	–
<i>Hypselistes jacksoni</i> (O.P.-Cambridge, 1902)	z	1	–	4 [1]	–
<i>Ipa terrenus</i> (L. Koch, 1879)	z	1	–	–	–
<i>Leptorhoptrum robustum</i> (Westring, 1851)	z	1	–	–	–
<i>Macrargus rufus</i> (Wider, 1834)	z	8	–	1	–
<i>Maro minutus</i> O.P.-Cambridge, 1906	z	2	–	23	–
<i>Maro pansibiricus</i> Tanasevitch, 2006	z	6	2	11	3
<i>Maso sundevalli</i> (Westring, 1851)	z	2	–	–	–
<i>Micrargus herbigradus</i> (Blackwall, 1854)	z	1	–	–	–
<i>Microneta viaria</i> (Blackwall, 1841)	z	4	–	–	–
<i>Minyriolus pusillus</i> (Wider, 1834)	z	8	3	20	8
<i>Neriere clathrata</i> (Sundevall, 1830)	z	0 [1]	–	1	–
<i>Oryphantes geminus</i> (Tanasevitch, 1982)	z	1	–	–	–
<i>Panamomops dybowski</i> (O.P.-Cambridge, 1873)	z	–	–	2	–
<i>Porrhomma pallidum</i> Jackson, 1913	z	–	1	2	–
<i>Porrhomma pygmaeum</i> (Blackwall, 1834)	z	–	–	1	–
<i>Semljicola thaleri</i> (Eskov, 1981)	z	3	7 [1]	5	–
<i>Tapinocyba insecta</i> (L. Koch, 1869)	z	27	25	8	6 [1]
<i>Tapinopa longidens</i> (Wider, 1834)	z	–	1	–	–
<i>Tenuiphantes tenebricola</i> (Wider, 1834)	z	6	4	2	1
<i>Tibioplus diversus</i> (L. Koch, 1879)	z	6	3	–	–
<i>Walckenaeria atrotibialis</i> (O.P.-Cambridge, 1878)	z	–	1	–	–
<i>Walckenaeria nodosa</i> O.P.-Cambridge, 1873	z	2	–	–	–
<i>Walckenaeria obtusa</i> Blackwall, 1836	z	2	–	–	–
Linyphiidae indet.	z	0 [258]	0 [79]	0 [171]	0 [22]

Таблица 3 (продолжение).
Table 3 (continued).

Виды	Трофи- ческая специа- лизация	Зона загрязнения			
		Фоно- вая	Буфер- ная-1	Буфер- ная-2	Им- пакт- ная
Lycosidae: <i>Trochosa terricola</i> Thorell, 1856	z	1 [1]	–	–	–
Dictynidae: <i>Dictyna</i> sp.	z	–	–	–	0 [1]
Hahniidae: <i>Hahnia pusilla</i> C.L. Koch, 1841	z	–	–	13 [28]	3 [1]
Clubionidae: <i>Clubiona caerulescens</i> L. Koch, 1867	z	1 [4]	0 [1]	0 [2]	0 [1]
Thomisidae:					
<i>Ozyptila trux</i> Blackwall, 1846	z	1	–	1	–
<i>Xysticus</i> sp.	z	0 [3]	–	0 [2]	0 [4]
Salticidae: <i>Salticus</i> sp.	z	0 [1]	–	–	–
CHILOPODA					
LITHOBIOMORPHA: Lithobiidae					
<i>Lithobius proximus</i> Sseliwanoff, 1878	z	7	–	–	1
<i>Lithobius curtipes</i> C.L. Koch, 1847	z	222	38	54	19
Lithobiidae indet.	z	0 [55]	0 [13]	0 [14]	0 [4]
GEOPHILOMORPHA					
Geophilidae:					
<i>Arctogeophilus macrocephalus</i> Folkmanova et Dobroruka, 1960	z	42	31	17	1
<i>Geophilus proximus</i> C.L. Koch, 1847	z	1	–	–	–
<i>Strigamia pusilla</i> (Sseliwanoff, 1881)		10	–	5	–
Schendylidae: <i>Escaryus japonicus</i> Attems, 1927	z	7	2	4	3
Geophilomorpha indet.	z	0 [1]	0 [1]	–	–
DIPLOPODA					
CHORDEUMATIDA: Diplomaragnidae					
<i>Altajosoma golovatchi</i> (Shear, 1990)	s	3	–	–	–
POLYZONIIDA: Polyzoniidae					
<i>Polyzonium germanicum</i> Brand, 1837	s	28	4	30	6
Diplopoda indet.	s	–	0 [2]	–	–
INSECTA: COLEOPTERA					
Carabidae (imago):					
<i>Notiophilus biguttatus</i> (Fabricius, 1779)	z	2	2	3	2
<i>Loricera pilicornis</i> (Fabricius, 1775)	z	1	–	–	–
<i>Trechus secalis</i> (Paykull, 1790)	z	7	3	2	5

Таблица 3 (продолжение).
Table 3 (continued).

Виды	Трофи- ческая специа- лизация	Зона загрязнения			
		Фоно- вая	Буфер- ная-1	Буфер- ная-2	Им- пакт- ная
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)	z	–	–	3	–
<i>Pterostichus strenuus</i> (Panz, 1797)	z	5	–	3	–
<i>Calathus micropterus</i> (Duftschmid, 1812)	z	1	–	–	–
<i>Agonum fuliginosum</i> (Panzer, 1809)	z	–	–	2	–
<i>Amara communis</i> (Panzer, 1797)	mx	1	2	–	–
<i>Amara brunnea</i> (Gyllenhal, 1810)	mx	–	–	–	1
Staphylinidae (imago):					
<i>Anthophagus angusticollis</i> (Mannerheim, 1830)	z	1	–	–	–
<i>Anthophagus omalinus</i> Zetterstedt, 1828	z	4	2	–	–
<i>Anthophagus caraboides</i> (Linnaeus, 1758)	z	1	–	–	–
<i>Mycetoporus mulsanti</i> Ganglbauer, 1895	z	2	–	1	–
<i>Mycetoporus longulus</i> Mannerheim, 1830	z	1	–	–	–
<i>Ischnosoma splendidum</i> (Gravenhorst, 1806)	z	1	–	1	–
<i>Bryoporus cernuus</i> (Gravenhorst, 1806)	z	1	–	–	–
<i>Lordithon arcuatus</i> (Solsky, 1871)	mx	–	–	1	–
<i>Sepedophilus pedicularius</i> (Gravenhorst, 1802)	m	–	–	1	–
<i>Tachyporus obscurellus</i> Zetterstedt, 1838	z	–	–	–	3
<i>Tachyporus abdominalis</i> (Fabricius, 1781)	z	–	–	2	1
<i>Tachyporus pusillus</i> Gravenhorst, 1806	z	–	–	–	1
<i>Tachinus rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	z	1	–	–	–
<i>Tachinus laticollis</i> Gravenhorst, 1802	mx	7	–	3	–
<i>Tachinus marginellus</i> (Fabricius, 1781)	z	4	–	–	–
<i>Gyrophaena gentilis</i> Erichson, 1839	m	–	2	–	–
<i>Liogluta granigera</i> (Kiesenwetter, 1850)	z	2	–	–	–
<i>Liogluta micans</i> (Mulsant et Rey, 1852)	z	7	1	1	9
<i>Geostiba circellaris</i> (Gravenhorst, 1806)	z	41	7	10	17
<i>Atheta benickiella</i> Brundin, 1948	z	–	1	–	–
<i>Atheta pittionii</i> Scheerpeltz, 1950	z	1	–	2	–
<i>Atheta dadopora</i> Thomson, 1867	z	–	–	–	2
<i>Atheta myrmecobia</i> (Kraatz, 1856)	z	3	–	10	15
<i>Atheta fungi</i> (Gravenhorst, 1806)	z	50	16	41	28
<i>Atheta sylvicola</i> (Kraatz, 1856)	z	2	7	–	–
<i>Atheta cinnamoptera</i> (Thomson, 1856)	z	1	–	–	–

Таблица 3 (продолжение).
Table 3 (continued).

Виды	Трофи- ческая специа- лизация	Зона загрязнения			
		Фоно- вая	Буфер- ная-1	Буфер- ная-2	Им- пакт- ная
<i>Atheta aeneipennis</i> (Thomson, 1856)	z	–	–	–	2
<i>Atheta lapponica</i> J. Sahlberg, 1876	z	–	–	1	1
<i>Atheta boleticola</i> J. Sahlberg, 1876	z	–	–	–	2
<i>Amischa analis</i> (Gravenhorst, 1802)	z	2	–	–	–
<i>Amischa bifoveolata</i> (Mannerheim, 1830)	z	–	1	–	–
<i>Zyras humeralis</i> (Gravenhorst, 1802)	z	–	1	–	–
<i>Oxypoda skalitzkyi</i> Bernhauer, 1902	z	1	1	2	1
<i>Oxypoda praecox</i> Erichson, 1839	z	–	1	–	–
<i>Oxypoda annularis</i> (Mannerheim, 1830)	z	12	9	–	–
<i>Oxypoda flavicornis</i> Kraatz, 1856	z	–	5	–	–
<i>Mniusa incrassata</i> (Mulsant et Rey, 1852)	z	1	–	8	1
<i>Calodera aethiops</i> (Gravenhorst, 1802)	z	3	–	–	–
<i>Stenus fulvicornis</i> Stephens, 1833	z	1	–	–	–
<i>Lathrobium brunripes</i> Fabricius, 1792)	z	2	–	2	–
<i>Lathrobium longulum</i> Gravenhorst, 1802	z	–	–	7	13
<i>Xantholinus tricolor</i> (Fabricius, 1787)	z	1	3	1	–
<i>Xantholinus laevigatus</i> Jacobsen, 1847	z	–	1	2	–
<i>Othius punctulatus</i> (Goeze, 1777)	z	4	–	–	–
<i>Othius lapidicola</i> Märkel et Kiesenwetter, 1847	z	3	4	3	1
<i>Othius volans</i> J. Sahlberg, 1876	z	1	–	–	–
<i>Othius subuliformis</i> Stephens, 1833	z	–	–	–	2
<i>Gabrius trossulus</i> (Nordmann, 1837)	z	1	–	–	–
<i>Quedius longicornis</i> Kraatz, 1857	z	1	–	–	–
<i>Quedius fuliginosus</i> (Gravenhorst, 1802)	z	2	–	–	–
<i>Quedius limbatus</i> (Heer, 1834)	z	1	1	–	1
<i>Quedius umbrinus</i> Erichson, 1839	z	2	3	1	–
<i>Quedius fulvicollis</i> (Stephens, 1833)	z	2	–	–	–
<i>Quedius boopoides</i> Munster, 1923	z	–	–	–	1
Elateridae (larvae):					
<i>Athous haemorrhoidalis</i> (Fabricius, 1801)	mx	1	–	–	1
<i>Athous subfuscus</i> (O.F. Müller, 1764)	z	81	59	66	23
<i>Liotrichus affinis</i> (Paykull, 1800)	z	3	–	1	4
<i>Ctenicera pectinicornis</i> (Linnaeus, 1758)	mx	1	–	–	–

Таблица 3 (продолжение).
Table 3 (continued).

Виды	Трофическая специализация	Зона загрязнения			
		Фоновая	Буферная-1	Буферная-2	Импактная
<i>Paraphotistus impressus</i> (Fabricius, 1792)	mx	2	–	1	5
<i>Dalopius marginatus</i> (Linnaeus, 1758)	mx	2	8	26	14
<i>Denticollis linearis</i> (Linnaeus, 1758)	z	1	–	–	1
GASTROPODA: PULMONATA					
Oxychilidae: <i>Nesovitrea hammonis</i> (Strøm, 1765)	sph	380	79	6	–
Patulidae: <i>Discus ruderatus</i> (Studer, 1820)	sph	20	13	8	–
Euconulidae: <i>Euconulus fulvus</i> (O.F. Müller, 1774)	sph	28	2	4	–
Cochlicopidae: <i>Cochlicopa</i> sp.	sph	81	26	–	–
Valloniidae: <i>Vallonia costata</i> (O.F. Müller, 1774)	sph	45	16	–	–
Arionidae: <i>Arion subfuscus</i> (Draparnaud, 1805)	sph	1	1	–	–
Carychiidae: <i>Carychium minimum</i> O.F. Müller, 1774	sph	8	–	–	–
Punctidae: <i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud, 1801)	sph	13	–	–	–
Vertiginidae: <i>Columella edentula</i> (Draparnaud, 1805)	sph	7	–	–	–
Bradybaenidae: <i>Fruticicola fruticum</i> (O.F. Müller, 1774)	sph	2	–	–	–
Vitrinidae: <i>Vitrina pellucida</i> (O.F. Müller, 1774)	sph	1	–	–	–

Примечание. Прочерк означает отсутствие вида; в квадратных скобках приведены значения для ювенильных особей; трофическая специализация: z — зоофаги, s — сапрофаги, sph — сапрофитофаги, m — мицетофаги, mx — миксофаги.

Remark. “–” indicates the absence of the taxon; the values for juveniles are shown in square brackets; trophic specialization: z — zoophagous, s — saprophagous, sph — saprophytophagous, m — mycetophagous, mx — mixophagous.

энхитреиды полностью отсутствуют. Наиболее вероятными причинами этого могут быть как высокая токсичность почвы (большое содержание тяжелых металлов на фоне повышенной кислотности), так и ухудшение ее структуры и, как следствие, аэрации [Кайгородова, Воробейчик, 1996; Воробейчик, 1998].

Членистоногие представлены паукообразными, многоножками и насекомыми. Из первых значимую роль играют сенокосцы и пауки, доля которых достигает 20% в буферной и 10% в фоновой зоне. Зарегистрировано 48 видов пауков из 8 семейств и 5 видов сенокосцев из 2 семейств (табл. 3). Наиболее разнообразно сем. Linyphiidae (37 видов), которое также доминирует и по численности (более 90% от общего обилия пауков). Однако число видов, составляющих «ядро» доминантного комплекса паукообразных невелико: *Asthenargus paganus*, *Tapinocyba insecta* (сем. Linyphiidae), *Robertus lividus* (сем. Theridiidae) и *Hahnia pusilla* (сем. Hahnii-

dae); к субдоминантам может быть отнесено не более десятка видов.

Практически все обнаруженные в пробах виды пауков связаны с почвой или подстилкой и могут быть охарактеризованы как тенетники (за исключением сем. Clubionidae, Thomisidae и Salticidae). Они плетут небольшие сети в понижениях и трещинах почвы, а также в основании стеблей растений. Герпетобийные сенокосцы в почвенных пробах существенно менее обильны: численность лишь *Nemastoma lugubre* (сем. Nemastomatidae) и *Oligolophus tridens* (сем. Phalangiidae) превышает десяток особей.

В градиенте загрязнения наблюдается снижение численности паукообразных: с 220 до 30 экз./м² для пауков и с 12 до 0,5 экз./м² для сенокосцев. Меньшая толерантность к загрязнению сенокосцев по сравнению с пауками связана, по-видимому, с особенностями их биологии [Золотарев, 2009]: в

отличие от пауков они откладывают яйца не в паутинные коконы, а непосредственно в почву или подстилку, где происходит прямой контакт с загрязняющими агентами; кроме того, у сенокосцев менее совершенна система детоксикации; в отличие от пауков сенокосцы поглощают не только жидкое содержимое жертвы, но и твердые части, которые могут содержать пылевые частицы с сорбированными металлами.

Многоножки представлены как хищными губоногими литобиоморфными (2 вида из сем. Lithobiidae) и геофиломорфными (4 вида из 2 семейств), так и сапротрофными диплоподами сем. Polyzooniidae и Diplomaragnidae (по одному виду). В состав доминантного комплекса входят: *Lithobius curtipes*, *Arctogeophilus macrocephalus*, *Polyzonium germanicum*. Плотность многоножек варьирует в широких пределах и достигает максимальных значений на фоновых участках: 220 экз./м² для Chilopoda, 25 экз./м² — Diplopoda. При приближении к заводу отмечается снижение обилия как губоногих, так и двупарноногих многоножек, однако они продолжают встречаться даже при сильных уровнях загрязнения. Более выраженное снижение обилия диплопод по сравнению с хилоподами, скорее всего, обусловлено трофической специализацией этой группы.

Насекомые — самая разнообразная группа почвенной мезофауны, включающая личиночные и имагинальные стадии представителей 9 отрядов. Более 95% численности насекомых составляют жесткокрылые, двукрылые, перепончатокрылые и хоботные (равнокрылые и клопы). Видовая идентификация проведена только для некоторых жесткокрылых, в частности, наиболее многочисленных Staphylinidae (до 145 экз./м²) и Elateridae (до 85 экз./м²). В почве и подстилке исследованных участков выявлено 54 вида стафилинид и 7 видов щелкунов. Группу доминантов составляют, как и для выше рассмотренных таксонов, небольшое число видов: из стафилинид — представители подсем. Aleocharinae (*Geostiba circellaris* и *Atheta fungi*), из щелкунов — *Athous subfuscus*.

Изменение в градиенте загрязнения обилия различных групп насекомых неодинаково. Ряд таксонов (клопы, головохоботные равнокрылые, личинки короткоусых двукрылых, стафилинид и мягкотелок) при приближении к заводу снижают свое присутствие на порядок величины, численность других групп существенно не меняется или даже незначительно возрастает (жуки сем. Styrptophagidae, личинки пилильчиков, щелкунов и листоедов).

Моллюски в составе почвенной мезофауны представлены 11 видами из 11 семейств. Во всех зонах токсической нагрузки доминирует *Nesovitrea hammonis* (сем. Oxuchilidae). К субдоминантам можно причислить *Cochlicopa* sp. (сем. Cochlicopidae), *Vallonia costata* (сем. Valloniidae), *Discus ruderalis* (сем. Patulidae), *Euconulus fulvus* (сем. Euconulidae).

По мере приближения к источнику выбросов происходит как существенное снижение численности (почти с 300 экз./м² до полного исчезновения в непосредственной близости от завода), так и сокращение видового богатства — с 11 видов в фоновой зоне до 6 видов в 7 км от завода и всего 3 видов — в 4 км. Причины исчезновения моллюсков на сильно загрязненных участках могут быть связаны как с прямым влиянием токсикантов, так и с изменением среды обитания: закислением почвы, сопровождающимся дефицитом кальция, уменьшением или ухудшением трофической базы, своеобразной «аридизацией» импактной зоны [Нестерков, Воробейчик, 2009].

В градиенте загрязнения наблюдается значительное — на порядок величины — уменьшение общего обилия почвенной мезофауны (табл. 2). Прежде всего, это происходит из-за выпадения таксонов, которые очень обильны на фоновой территории — олигохет и моллюсков, а также снижения численности пауков и губоногих многоножек. Столь сильное падение численности контрастирует с реакцией других групп беспозвоночных в данном районе — почвенных коллембол [Кузнецова, 2009], герпетобионтных жужелиц [Ермаков, 2004; Бельская, Зиновьев, 2007] и пауков [Золотарев, 2009], для которых на загрязненных участках зарегистрировано снижение численности лишь в два–три раза по сравнению с фоновыми.

Можно выделить три типа реакции на токсическую нагрузку: 1) полное исчезновение группы в градиенте загрязнения, 2) снижение обилия, 3) относительное постоянство (или некоторое увеличение) обилия. Первый тип реакции демонстрируют дождевые черви, энхитреиды и моллюски, отсутствующие на импактной территории; второй — губоногие и двупарноногие многоножки, паукообразные, стафилиниды, личинки двукрылых, мягкотелок, долгоносиков; третий — личинки щелкунов, листоедов, жуки сем. Styrptophagidae, которые сохраняют, а в ряде случаев даже увеличивают, свою численность в условиях сильного загрязнения. Заключение относительно других групп сделать затруднительно из-за их низкой численности во всех зонах нагрузки.

Сходные тенденции были зарегистрированы нами на материале учетов почвенной мезофауны, выполненных в данном районе почти 15 годами ранее — в 1989–1991 гг. [Воробейчик, 1995а, 1998; Воробейчик и др., 1994]. Это свидетельствует о стабильности состояния сообществ почвенной мезофауны на загрязненной территории, хотя за прошедшие годы объем выбросов значительно снизился. Наиболее вероятным объяснением этого может быть сохраняющаяся высокая токсичность почвы (см. табл. 1), что связано с очень низкой скоростью ее естественного самоочищения от металлов даже в условиях полного прекращения промышленных выбросов [Tyler, 1981; Barcan, 2002]. Отсутствие

восстановительной динамики почвенной мезофауны в условиях снижения выбросов никелеплавильного комбината было отмечено и на Кольском полуострове [Танасевич и др., 2009].

Близкие к описанным закономерности реакции разных групп почвенной мезофауны наблюдали также в других импактных регионах, в частности, для личинок шелконов [Некрасова, 1993; Середюк, 2006], дождевых червей [Некрасова, 1993; Bengtsson et al., 1983; Spurgeon, Hopkin, 1996; Nahmani et al., 2003], энхитреид [Haimi, Siira-Pietikäinen, 1996; Tosza et al., 2010], многоножек [Степанов и др., 1991; Некрасова, 1993; Евдокимова и др., 2002;], пауков [Koronen, Koneva, 2005; Koronen, 2011; Танасевич и др., 2009]. В то же время в ряде случаев не было зарегистрировано резкого снижения численности вблизи промышленных предприятий, например, для дождевых червей [Wright, Stringer, 1980; Tosza et al., 2010]. Это может быть связано со спецификой структуры промышленных выбросов. Как правило, более выраженные реакции наблюдаются возле предприятий цветной металлургии, эмитирующих не только тяжелые металлы, но и кислотные агенты, тогда как выбросы металлов без подкисления почвы вызывают менее сильные изменения [Zvereva, Kozlov, 2010].

Для всех рассматриваемых нами таксонов в градиенте загрязнения наблюдается снижение видового богатства (γ_1) (табл. 4). Среди таксонов, присутствующих во всех зонах, снижение более выражено у пауков и стафилинид, менее — у губоногих многоножек и шелконов. Для всех групп (кроме шелконов и стафилинид) уменьшается и среднее количество видов в одной пробе (α -разнообразие). Это связано как собственно со снижением видового богатства, так и с появлением на загрязненной территории значительного количества пустых проб, что, в свою очередь, вызвано падением численности. Из-за более сильного снижения α -разнообразия по сравнению с видовым богатством для губоногих многоножек, дождевых червей и моллюсков наблюдается увеличение индекса Уиттекера, характеризующего β -разнообразие сообществ. Для пауков и шелконов β -разнообразие не изменяется в градиенте загрязнения, а для стафилинид падает. Поскольку α -разнообразие в данном случае рассчитано для уровня отдельной пробы, индекс Уиттекера характеризует не только разнородность видового состава сообщества, но и микромасштабную пространственную вариабельность распределения видов в пределах пробной площади. Возможно с этим связана разнонаправленность трендов изменения β -разнообразия для разных групп.

Для большинства рассмотренных групп при переходе от фоновой зоны к буферной и от буферной к импактной исчезновение одних видов не компенсируется появлением других (табл. 5). Некоторая «компенсация» наблюдается только для пауков и стафилинид, однако количество появляющихся на

загрязненной территории видов существенно меньше количества исчезающих, что в итоге и для этих групп приводит к снижению наблюдаемого видового богатства (см. табл. 4).

В градиенте загрязнения изменяется также степень доминирования отдельных видов. Так, имеющие низкую численность или отсутствующие в фоновой и буферной зоне пауки *Maro minutus*, *Minyriolus pusillus*, *Hahnia pusilla* становятся доминантами на сильно загрязненной территории. Подобная картина отмечена также для ряда видов стафилинид (*Latrobium longulum*, *Atheta myrmecobia*) и шелконов (*Dalopius marginatus*, *Paraphotistus impressus*).

При анализе изменения видового разнообразия неизбежно возникает вопрос: с чем связано его падение на загрязненной территории — с элиминацией видов или их ненахождением из-за низкой численности? Отделить «истинную» элиминацию от ненахождения без привлечения дополнительной информации затруднительно, если вообще возможно. Относительно уверенно мы можем трактовать уменьшение видового разнообразия как элиминацию видов лишь для двух групп — дождевых червей и моллюсков, поскольку они исчезают в импактной зоне на уровне «целого» таксона. Кроме того, эти группы и ранее [Воробейчик и др., 1994; Воробейчик, 1998] не были обнаружены в непосредственной близости от источника выбросов. Представители же других исследованных таксонов встречаются во всех зонах, но на сильно загрязненных участках их невысокое разнообразие может быть связано с недостаточным выборочным усилием. Чтобы попытаться устранить это влияние, было рассчитано ожидаемое количество видов для одинакового во всех зонах количества особей (γ_2), соответствующее обилию в импактной зоне (см. табл. 4). Оказалось, что для всех таксонов видовое богатство, приведенное к фиксированной численности, не меняется в градиенте загрязнения (по крайней мере, нет достаточных оснований считать изменения неслучайными, поскольку доверительные интервалы оценок перекрываются). Другими словами, наблюдаемое снижение видового богатства, скорее всего, связано не с элиминацией, а с уменьшением обилия рассматриваемых групп почвенной мезофауны, когда обычные виды переходят в разряд малочисленных и перестают попадаться в учетах. Можно предположить, что если бы в импактной зоне выборочное усилие (выраженное не в количестве проб, а в количестве особей) было больше, то был бы зарегистрирован и сопоставимый с фоновой территорией уровень видового богатства. Возможность возникновения такого рода «парадоксов» при переходе от видовой плотности (количество видов на единицу площади) к собственно видовому богатству была подробно обсуждена в работе [Gotelli, Colwell, 2001].

Для функционирования экосистем большее значение имеет не видовое разнообразие само по себе,

Таблица 4. Параметры разнообразия основных групп почвенной мезофауны в градиенте загрязнения.
Table 4. Diversity measures for the major groups of soil macrofauna in the gradient of pollution.

Таксон, параметры	Зона загрязнения			
	Фоновая	Буферная-1	Буферная-2	Импактная
Lumbricidae α	1,6 [1,4–1,8]	1,5 [1,1–1,8]	0,4 [0,3–0,6]	–
γ_1	6	5	3	–
γ_2 (n=60)	3,5 [0,9–6,0]	3,7 [1,4–5,0]	2,9 [0,3–5,6]	–
β	3,7 [3,3–4,4]	3,3 [2,9–5,0]	6,8 [4,5–13,3]	–
Aranei α	2,6 [2,2–3,1]	2,1 [1,3–3,2]	2,2 [1,7–2,6]	0,7 [0,4–1,1]
γ_1	37	16	27	13
γ_2 (n=40)	16,0 [11,5–20,4]	11,6 [6,2–16,9]	13,9 [9,2–18,6]	12,8 [6,8–18,8]
β	14,1 [14,0–16,1]	7,4 [6,5–10,0]	12,4 [11,9–14,7]	18,1 [14,3–30,3]
Chilopoda α	1,8 [1,5–2,1]	1,8 [1,4–2,0]	0,9 [0,7–1,1]	0,4 [0,2–0,5]
γ_1	6	3	4	4
γ_2 (n=20)	3,4 [1,8–4,9]	2,5 [0,4–4,7]	3,4 [1,4–5,4]	3,7 [1,3–6,0]
β	3,3 [2,8–4,2]	1,7 [1,2–2,0]	4,3 [3,2–5,4]	10,0 [7,5–19,9]
Staphylinidae α	2,3 [1,9–2,7]	2,2 [1,4–3,3]	1,4 [1,1–1,7]	1,5 [1,2–1,8]
γ_1	35	18	20	18
γ_2 (n=65)	20,0 [14,5–25,5]	17,9 [10,9–25,1]	15,9 [10–21,8]	14,4 [8,6–20,2]
β	15,5 [15,0–16,3]	8,0 [6,9–11,5]	14,1 [13,7–17,9]	12,0 [11,9–13,8]
Elateridae α	0,8 [0,6–1,0]	1,2 [1,0–1,3]	1,0 [0,7–1,2]	0,6 [0,4–0,8]
γ_1	7	2	4	6
γ_2 (n=45)	4,6 [1,9–7,3]	2,0 [–0,3–4,3]	3,0 [0,7–5,3]	5,9 [3,5–8,2]
β	8,3 [7,9–9,5]	1,7 [1,0–1,8]	4,1 [3,3–5,4]	9,7 [7,9–14,2]
Mollusca α	2,7 [2,2–3,2]	1,8 [1,2–2,5]	0,2 [0,1–0,4]	–
γ_1	11	6	3	–
γ_2 (n=15)	3,5 [1,4–5,0]	2,9 [0,7–5,0]	3,1 [0,1–5,9]	–
β	4,1 [3,5–5,1]	3,3 [2,6–5,5]	12,5 [6,2–21,4]	–

Примечание. Прочерк означает отсутствие таксона; в квадратных скобках — 95%-ный доверительный интервал. Параметры разнообразия: α — среднее количество видов на пробу, γ_1 — зарегистрированное количество видов в зоне, γ_2 — ожидаемое количество видов (оценка Мао Тау) (количество особей указано в скобках), β — индекс Уиттекера (отношение γ_1 к α).

Remark. “–” indicates the absence of the taxon; 95% confidence intervals are shown in square brackets. Diversity measures: α — the average number of species per sample, γ_1 — the number of species recorded in the area, γ_2 — Mao Tau estimator of expected richness (the number of individuals is shown in parentheses), β — Whittaker’s index (the ratio of γ_1 to α).

а разнообразие функциональных групп, причем в отношении почвенной фауны такие группы, в первую очередь, целесообразно выделять по особенностям трофики [Huhta et al., 1998]. На основе литературных данных по биологии конкретных так-

сонов и специфике предпочтительного пищевого рациона, в данной работе мы выделили следующие трофические группы (табл. 3): зоофаги, фитофаги, мицетофаги, сапрофаги, сапрофитофаги и прочие.

Таблица 5. Количество исчезнувших (числитель) и появившихся (знаменатель) видов основных групп почвенной мезофауны при попарном сравнении зон.
Table 5. Number of extinct (numerator) and emerged (denominator) species for the major groups of soil macrofauna obtained with pairwise comparisons of zones.

Таксон	Сравниваемые зоны токсической нагрузки		
	Фоновая → Буферная-2	Буферная-2 → Импактная	Фоновая → Импактная
Lumbricidae (6/8)*	3/0	3/0	6/0
Aranei (37/48)	17/8	15/1	26/2
Opiliones (5/5)	3/0	1/0	4/0
Chilopoda (6/6)	2/0	1/1	2/0
Staphylinidae (35/54)	21/6	10/8	27/10
Elateridae (7/7)	3/0	0/2	1/0
Mollusca (11/11)	8/0	3/0	11/0

Примечание. *Количество видов в фоновой зоне (числитель) и во всех зонах (знаменатель) загрязнения.
Remark. *The number of species in the background area (the numerator) and in all areas (the denominator).

Зоофаги представлены губоногими многоножками, пауками, сенокосцами, жесткокрылыми (большинство видов сем. Carabidae, Cantharidae, большая часть Staphylinidae) и некоторыми полужесткокрылыми (сем. Anthocoridae, ряд видов сем. Lygaeidae). Зоофаги принимаются нами в широком смысле, поэтому сюда же включены паразитические перепончатокрылые. К фитофагам (питаются живыми растительными тканями) отнесены равнокрылые (отр. Sternorrhyncha и Auchenorrhyncha), некоторые клопы (сем. Miridae, Tingidae), личинки чешуекрылых и жуков (сем. Chrysomelidae, Curculionidae). Питание почвенными грибами отмечено у ряда жесткокрылых (сем. Styrpophagidae, часть Staphylinidae), однако в большинстве случаев — это не основной тип трофики (как у большинства хищных стафилинид подсем. Aleocharinae). Типичные почвенные сапрофаги — олигохеты, двупарноногие многоножки, личинки большинства длинноусых двукрылых; к сапрофитофагам были отнесены моллюски. Беспозвоночные с невыясненной или смешанной трофикой (миксофаги) выделены в группу «прочие».

Дифференцированная реакция разных таксонов на загрязнение имеет закономерным следствием трансформацию трофической структуры (рис. 1). При некоторой условности отнесения конкретных таксонов к той или иной трофической группе, такой подход можно считать оправданным, по крайней мере, для получения картины «крупными мазками». На фоновой территории доминируют сапрофаги (54,6% от общей численности), сапрофитофаги составляют 12%, зоофаги — 28,4%, фитофаги — 3,4%. Доля мицетофагов и «прочих» невелика и достигает заметных величин только на загрязненных участках (3,2 и 4,0% — в зоне буферная-2; 1,2 и 10,7% — в импактной соответственно).

С ростом загрязнения происходит уменьшение доли сапрофагов и сапрофитофагов до их почти полного выпадения в импактной зоне (8,9 и 0% соответственно), резко возрастает доля зоофагов (до 60,4%) и фитофагов (18,9%). Сходные изменения трофической структуры были отмечены для других импактных регионов [Рябинин и др., 1988; Елпатьевский, Филатова, 1988; Некрасова, 1993; Евдокимова и др., 2002]. Интересно отметить, что данная картина изменения трофической структуры почти не отличается от полученной ранее [Воробейчик и др., 2007], хотя тогда она базировалась на обилии таксонов ранга семейства и выше. Другими словами, переход на видовой уровень мало что добавил к анализу трофической структуры по сравнению с характеристикой почвенной мезофауны на уровне макротаксонов. О практически полном вы-

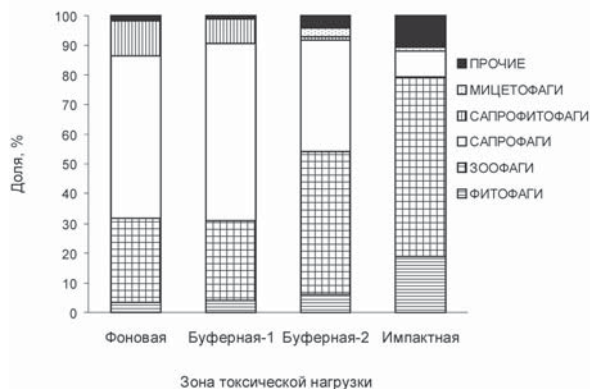


Рис. 1. Трофическая структура почвенной мезофауны в разных зонах загрязнения.

Fig. 1. Trophic structure of soil macrofauna in a gradient of pollution.

падении сапротрофного комплекса почвенной мезофауны вблизи источника выбросов свидетельствует подавление их трофической активности, оцененной методом приманочных пластин (bait-lamina test) [Воробейчик и др., 2007]. Аналогичный эффект был зафиксирован и в других импактных регионах [Filzek et al., 2004].

Снижение доли сапротрофных (сапрофаги и сапрофитофаги) организмов и увеличение биотрофных (фито- и зоофаги) логично связать с разным содержанием токсикантов в их пищевых субстратах (в растительном опаде и детрите оно существенно выше по сравнению с живыми организмами), а также с разной эффективностью потребления пищи, которая ниже у сапрофагов [Стриганова, 1980]. Вероятно, именно большая величина входа в организм токсикантов у сапротрофов и меньшая «пластичность» их трофики могут быть одними из причин их элиминации в условиях сильного промышленного загрязнения. Столь существенные изменения в трофической структуре населения ведут к замедлению биологического круговорота на стадии деструкции органики, которое наблюдается на импактной территории и выражается, в частности, в значительном увеличении запаса плохо разложившейся лесной подстилки [Воробейчик, 1995б, 2003; Кайгородова, Воробейчик, 1996].

Заключение

Многолетнее загрязнение среды тяжелыми металлами в комплексе с кислотными агентами привело к катастрофическим последствиям для населения почвенной мезофауны на значительной территории, прилегающей к медеплавильному заводу. В непосредственной близости от источника выбросов общая численность снижена на порядок величины, полностью выпадают ключевые таксоны, которые на фоновой территории составляют основу всего комплекса почвенной мезофауны — дождевые черви, энхитреиды, моллюски. Существенно снижается численность многоножек, паукообразных, стафилинид, личинок двукрылых, тогда как обилие некоторых толерантных к загрязнению групп практически не меняется (личинки пилильщиков, щелкунов, листоедов). С изменением соотношения таксонов под действием загрязнения закономерно связана трансформация трофической структуры: участие сапротрофного комплекса резко снижено, а в населении загрязненной территории доминируют зоофаги и фитофаги. Видимым следствием этого можно считать увеличение запасов плохо разложившейся лесной подстилки на импактной территории. Несмотря на уменьшение выбросов за прошедшие 15 лет, разделяющих два тура учетов (в 1989–1991 гг. и 2004 г.), сколько-нибудь заметного восстановительного тренда в структуре населения не наблюдается.

Снижение обилия в градиенте загрязнения сопровождается уменьшением видового богатства

всех рассмотренных групп мезофауны — дождевых червей, губоногих и двупарноногих многоножек, пауков, сенокосцев, стафилинид, щелкунов, моллюсков. Такая ситуация вполне ожидаема, однако не ясно с чем она связана — с «истинной» элиминацией видов или со снижением их численности до столь низкого уровня, при котором они не обнаруживаются при обычной величине выборочного усилия. Относительно уверенно об элиминации можно говорить только в отношении двух таксонов — дождевых червей и моллюсков. Интерполяция количества видов к фиксированному (одинаковому для сравниваемых зон) количеству особей, т.е. переход от видовой плотности к собственно видовому богатству, привел к неожиданному выводу об отсутствии значимого изменения разнообразия в градиенте загрязнения. В то же время, интерполяция разнообразия по кумуляционным кривым в далекой от выхода на плато области не очень надежна; но из-за низкой численности беспозвоночных в импактной зоне наши расчетные значения разнообразия попали именно в эту область. Дальнейшие исследования должны показать насколько наш вывод соответствует действительности, а не является артефактом.

Благодарности

Работа завершена при финансовой поддержке Президиума РАН (проект 12-П-4-1026) и Программы развития ведущих научных школ (НШ-5325.2012.4). Мы признательны П.Г. Пишулину, М.Е. Гребенникову, А.В. Пикало за участие в сборе материала, В.Б. Семенову (Институт медицинской паразитологии и тропической медицины им. М.Е. Марциновского, Москва) за определение стафилинид, М.Е. Гребенникову за определение моллюсков, Е.В. Головановой (Омский государственный педагогический университет) за определение дождевых червей, С.Л. Есюнину (Пермский государственный университет, Пермь) за помощь в идентификации части материала по паукам.

Литература

- Бельская Е.А., Зиновьев Е.В. 2007. Структура комплексов жуков (Coleoptera, Carabidae) в природных и техногенно нарушенных лесных экосистемах на юго-западе Свердловской области // Сибирский экологический журнал. Т.14. № 4. С.533–543.
- Бельская Е.А., Колесникова А.А. 2011. Видовой состав и экологические характеристики стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) южной тайги Среднего Урала // Энтомол. обозрение. Т.90. № 1. С.123–137.
- Воробейчик Е.Л. 1995а. Реакция почвенной биоты лесных экосистем Среднего Урала на выбросы медеплавильных комбинатов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург. 24 с.
- Воробейчик Е.Л. 1995б. Изменение мощности лесной подстилки в условиях химического загрязнения // Экология. № 4. С.278–284.
- Воробейчик Е.Л. 1998. Население дождевых червей (Lumbricidae) лесов Среднего Урала в условиях загрязнения выб-

- росами медеплавильных комбинатов // Экология. № 2. С.102–108.
- Воробейчик Е.Л. 2003. Реакция лесной подстилки и ее связь с почвенной биотой при токсическом загрязнении // Лесоведение. № 2. С.32–42.
- Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Гребенников М.Е. и др. 2007. Реакция почвенной мезофауны на выбросы Среднеуральского медеплавильного комбината // Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель. Екатеринбург. С.128–148.
- Воробейчик Е.Л., Козлов М.В. 2012. Воздействие точечных источников эмиссии поллютантов на наземные экосистемы: методология исследований, экспериментальные схемы, распространенные ошибки // Экология. № 2. С.83–91.
- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. 1994. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: Наука. 280 с.
- Гребенников М.Е. 2005. Почвенные моллюски в зоне влияния Среднеуральского медеплавильного завода // Экологическое разнообразие почвенной биоты и биопродуктивность почв // IV (XIV) Всероссийский совещание по почвенной зоологии. Матер. Тюмень. С.94–95.
- Евдокимова Г.А., Зенкова И.В., Переверзнев В.Н. 2002. Биодинамика процессов трансформации органического вещества в почвах Северной Фенноскандии. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 154 с.
- Елпатьевский П.В., Филатова Л.Д. 1988. Почвенная мезофауна в аномальных эколого-геохимических условиях // География и природные ресурсы. № 1. С.92–97.
- Ермаков А.И. 2004. Изменение структуры населения жуличиц лесных экосистем под действием токсической нагрузки // Экология. № 6. С.450–455.
- Золотарев М.П. 2009. Изменение таксономической структуры населения паукообразных-герпетобионтов в градиенте загрязнения от выбросов медеплавильного комбината // Экология. № 5. С.378–382.
- Кайгородова С.Ю., Воробейчик Е.Л. 1996. Трансформация некоторых свойств серых лесных почв под действием выбросов медеплавильного комбината // Экология. № 3. С.187–193.
- Кривошук Д.А. 1994. Почвенная фауна в экологическом контроле. М.: Наука. 269 с.
- Кузнецова Н.А. 2009. Население почвообитающих коллембол в градиенте загрязнения хвойных лесов выбросами Среднеуральского медеплавильного завода // Экология. № 6. С.439–448.
- Некрасова Л.С. 1993. Влияние медеплавильного производства на почвенную мезофауну // Экология. № 5. С.83–85.
- Нестерков А.В., Воробейчик Е.Л. 2009. Изменение структуры населения беспозвоночных-хортобионтов под действием выбросов медеплавильного завода // Экология. № 4. С.303–313.
- Рябинин Н.А., Ганин Г.Н., Паньков А.Н. 1988. Влияние отходов сернокислого производства на комплексы почвенных беспозвоночных // Экология. № 6. С.29–37.
- Середюк С.Д. 2006. Структура сообществ сем. Elateridae подзон средней и южной тайги в условиях техногенного воздействия // Сибирский экологический журнал Т.13. № 5. С.639–647.
- Степанов А.М., Черненко Т.М., Верещагина Т.Н., Безукладова Ю.О. 1991. Оценка влияния техногенных выбросов на почвенных беспозвоночных и растительный покров // Журнал общей биологии. Т.52. № 5. С.699–707.
- Стриганова Б.Р. 1980. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука. 243 с.
- Танасевич А.В., Рыбалов Л.Б., Камаев И.О. 2009. Динамика почвенной мезофауны в зоне техногенного воздействия // Лесоведение. № 6. С.63–72.
- Хотько Э.И., Ветрова С.Н., Матвеев А.А., Чумаков Л.С. 1982. Почвенные беспозвоночные и промышленные загрязнения. Минск: Наука и техника. 264 с.
- Barcan V. 2002. Leaching of nickel and copper from soil contaminated by metallurgical dust // Environ. Int. Vol.28. No.1–2. P.63–68.
- Bengtsson G., Nordstrom S., Rundgren S. 1983. Population density and tissue metal concentration of Lumbricids in forest soils near a brass mill // Environ. Pollut. Ser.A. Vol.30. No.2. P.87–108.
- Bengtsson G., Tranvik L. 1989. Critical metal concentrations for forest soil invertebrates – a review of the limitations // Water, Air, Soil Pollut. Vol.47. No.3–4. P.381–417.
- Brussaard L., Pulleman M.M., Ouidraogo E. et al. 2007. Soil fauna and soil function in the fabric of the food web // Pedobiologia. Vol.50. No.6. P.447–462.
- Cortet J., Gomot-De Vaulflery A., Poinot-Balaguer N. et al. 1999. The use of invertebrate soil fauna in monitoring pollutant effects // Eur. J. Soil Biol. Vol.35. No.3. P.115–134.
- Decaens T., Jiménez J.J., Gioia C. et al. 2006. The values of soil animals for conservation biology // Eur. J. Soil Biol. Vol.42. Suppl.1. P.S23–S38.
- Gotelli N.J., Colwell R.K. 2001. Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness // Ecol. Lett. Vol.4. No.4. P.379–391.
- Haimi J., Siira-Pietikäinen A. 1996. Decomposer animal communities in forest soil along heavy metal pollution gradient // Fresenius J. Anal. Chem. Vol.354. No.5–6. P.672–675.
- Huhta V., Persson T., Setälä H. 1998. Functional implications of soil fauna diversity in boreal forests // Appl. Soil Ecol. Vol.10. No.3. P.277–288.
- Filzek P.D.B., Spurgeon D.J., Broll G. et al. 2004. Metal effects on soil invertebrate feeding: Measurements using the bait lamina method // Ecotoxicology. Vol.13. No.8. P.807–816.
- Koponen S., Koneva G.G. 2005. Spiders along a pollution gradient (Araneae) // Acta zool. bulgarica. Suppl. No.1. P.131–136.
- Koponen S. 2011. Ground-living spiders (Araneae) at polluted sites in the subarctic // Arachnol. Mitt. Bd.40. P.80–84.
- Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E. 2009. Impacts of point polluters on terrestrial biota: Comparative analysis of 18 contaminated areas. Dordrecht et. al.: Springer. 466 p.
- Lavelle P., Bignell D., Lepage M. et al. 1997. Soil function in a changing world: The role of invertebrate ecosystem engineers // Eur. J. Soil Biol. Vol.33. No.4. P.159–193.
- Nahmani J., Lavelle P. 2002. Effects of heavy metal pollution on soil macrofauna in a grassland of Northern France // Eur. J. Soil Biol. Vol.38. No.3–4. P.297–300.
- Nahmani J., Lavelle P., Lapiere E., Van Oort F. 2003. Effects of heavy metal soil pollution on earthworm communities in the north of France // Pedobiologia. Vol.47. No.5–6. P.663–669.
- Nahmani J., Rossi J.-P. 2003. Soil macroinvertebrates as indicators of pollution by heavy metals // Comptes Rendus – Biologies. Vol.326. No.3. P.295–303.
- Paoletti M.G., Bressan M. 1996. Soil invertebrates as bioindicators of human disturbance // Crit. Rev. Plant Sci. Vol.15. No.1. P.21–62.
- Rusek J., Marshall V.G. 2000. Impacts of airborne pollutants on soil fauna // Ann. Rev. Ecol. Syst. Vol.31. P.395–423.
- Spurgeon D.J., Hopkin S.P. 1996. The effects of metal contamination on earthworm populations around a smelting works: Quantifying species effects // Appl. Soil Ecol. Vol.4. No.2. P.147–160.
- Tosza E., Dumnicka E., Niklinska M., Rozen A. 2010. Enchytraeid and earthworm communities along a pollution gradient near Olkusz (southern Poland) // Eur. J. Soil Biol. Vol.46. No.3–4. P.218–224.
- Tyler G. 1981. Leaching of metals from the A-horizon of a spruce forest soil // Water, Air, Soil Pollut. Vol.15. No.3. P.353–369.
- Tyler G., Pahlsson A.M.B., Bengtsson G., Baath E., Tranvik L. 1989. Heavy-metal ecology of terrestrial plants, microorganisms and invertebrates – a review // Water, Air, Soil Pollut. Vol.47. No.3–4. P.189–215.
- Van Straalen N.M. 2002. Assessment of soil contamination – A functional perspective // Biodegradation. Vol.13. No.1. P.41–52.
- Zvereva E.L., Kozlov M.V. 2010. Responses of terrestrial arthropods to air pollution: a meta-analysis // Environ. Sci. Pollut. Res. Vol.17. P.297–311.
- Wright M.A., Stringer A. 1980. Lead, zinc and cadmium content of earthworms from pasture in the vicinity of an industrial smelting complex // Environ. Pollut. Ser.A. Vol.23. No.4. P.313–321.