

Влияние техногенных и природных факторов на обилие беспозвоночных герпетобионтов

Effects of industrial pollution and habitat characteristics on epigeic invertebrate abundance

М.П. Золотарёв, Е.А. Бельская
M.P. Zolotarev, E.A. Belskaya

Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта 202, Екатеринбург 620144 Россия. E-mail: zmp@ipae.uran.ru, belskaya@ipae.uran.ru.

Institut of Plant and Animal Ecology UD of RAS, 8 Marta str. 202, Ekaterinburg 620144 Russia.

Ключевые слова: жуки, стафилиниды, пауки, сенокосцы, беспозвоночные-герпетобионты, техногенное загрязнение, факторы среды.

Key words: ground beetles, rove beetles, spiders, harvestmen, herpetobiont invertebrates, Industrial pollution, environment condition.

Резюме. Проведён анализ изменения обилия беспозвоночных-герпетобионтов в районе действия Среднеуральского медеплавильного комбината в зависимости от параметров среды обитания: концентрации металлов (Cu, Zn, Fe, Pb, Cd), влажности и кислотности лесной подстилки, сомкнутости крон деревьев, доли хвойных пород деревьев, среднего количества видов растений на площадку, проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса. Отмечено, что обилие 12 семейств — представителей четырёх наиболее многочисленных групп герпетобионтов (жуки, стафилиниды, пауков и сенокосцев) неодинаково меняется при приближении к источнику загрязнения (металлы, SO₂). Сенокосцы-нематоматиды и стафилиниды, например, резко снижают своё обилие вблизи завода, а некоторые семейства пауков его даже увеличивают. Показано, что изменение обилия большинства семейств, главным образом, определяется загрязнением и тесно связанными с ним параметрами среды обитания. В то же время, на обилие некоторых семейств (пауки сем. Lycosidae и Gnaphosidae) влияют параметры среды не связанные с загрязнением. Наиболее толерантными к воздействию поллютантов оказываются таксоны, богатые видами вследствие разнообразия жизненных форм и их экологических характеристик, которые позволяют сохранить обилие в неблагоприятных условиях. Выдвинуто предположение о том, что устойчивость к загрязнению герпетобионтных членистоногих определяется жизненными формами: преимущественно по отношению к типу питания и способу добывания пищи, а также к ярусному распределению.

Abstract. Analysis of changes in epigeic invertebrate abundance was determined in an area influenced by the Middle Ural Copper-Melting Factory. This was examined in relation to the following environmental parameters: concentrations of metals (Cu, Zn, Fe, Pb, Cd), moisture and acidity of forest litter, projective cover of grass-shrub layer, density of canopy, influence of coniferous trees, average number of plant species per sample area. It is noted that abundances in 12 families (beetles: Carabidae, Staphylinidae; harvestmen:

Phalangida, Nemastomatidae; spiders: Agelenidae, Clubionidae, Gnaphosidae, Hahniidae, Linyphiidae, Liocranidae, Lycosidae, Zoridae) change differently approaching the source of pollution (metals, SO₂); for example, Nemastomatidae and Staphylinidae considerably decrease their abundance in vicinity of the factory in comparison with other families, and indeed some families of spiders (Gnaphosidae, Lycosidae) even increase it. It is shown that abundance changes in most families are generally determined by pollution and associated environmental parameters. Species rich taxa, due to their wide diversity of life-forms and ecological characteristics, are the most tolerant to the effects of pollutants. It is assumed that the tolerance of epigeic arthropods to pollution is determined by their life-forms, mainly in relation to nutrition and mode of forage, and position within the different soil horizons and above-ground vegetation strata.

Введение

Изучение трансформации структуры сообществ под воздействием техногенных и природных факторов важно для понимания механизмов функционирования надорганизменных систем разного уровня. В основе структурных перестроек сообществ артропод лежат различия в реакциях видов на изменение среды обитания. Известно, например, что одна и та же величина техногенной нагрузки неодинаково влияет на обилие различных видов беспозвоночных-герпетобионтов [Ерёмина, Бутовский, 1997; Ермаков, 2004; Бельская, Зиновьев, 2007; Воробейчик и др., 2007]. Выявление различий в реакциях видов в составе сообщества на воздействие техногенных и природных факторов позволяет выделить наиболее уязвимые компоненты биоценоза.

К настоящему времени накоплен большой материал по влиянию загрязнения на беспозвоноч-

ных-герпетобионтов. В большинстве работ рассматривается способность различных видов накапливать и выводить токсические вещества из организма, а также влияние токсикантов на биохимические и физиологические процессы [Rabitsch, 1995 a, b; Ерёмкина, Бутовский, 1997; Tanasevich, 1999; Бутовский, 2001; Van Straalen et al., 2001; Jelaska et al., 2007; Танасевич и др., 2009]. Многочисленные исследования посвящены изменению обилия видов беспозвоночных-герпетобионтов под воздействием поллютантов [Zvegeva, Kozlov, 2010]. В то же время воздействие конкретных факторов на структуру населения беспозвоночных остаётся недостаточно изученным.

Цель данного исследования — выявить степень влияния параметров среды в условиях техногенного загрязнения на структуру сообщества беспозвоночных-герпетобионтов. Для оценки воздействия тех или иных факторов необходимо определить величину корреляции с ними обилия артропод и выявить ведущий фактор или группу факторов, трансформирующих структуру сообщества беспозвоночных.

Район и методы исследования

Исследование проводилось в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода (Свердловская обл., г. Ревда), действующего с 1940 г. Основу атмосферных выбросов завода составляют SO_2 и токсичные элементы (Cu, Zn, Fe, As, Pb, Cd и Hg), сорбированные на частицах пыли. В результате ранее проведённых исследований [Воробейчик и др., 1994], вдоль трансекты протяжённостью 30 км в направлении на юго-запад от завода, было выделено 4 зоны загрязнения: *1-я фоновая* (30–33 км), и *2-я фоновая* (16–20 км) (уровень загрязнения на региональном фоне); *буферная* (6–7 км) (средняя степень загрязнения); *импактная* (1–2 км от завода) (сильная степень загрязнения). Критериями для выделения послужили уровни содержания токсичных элементов в снеге, почве и подстилке и степень деградации растительного покрова.

В качестве модельного сообщества выбран комплекс беспозвоночных-герпетобионтов, который занимает одну из ключевых позиций в лесных экосистемах. В силу таких особенностей, как небольшие размеры, высокая численность, пойкилотермия, высокая скорость размножения, эта группа имеет высокую чувствительность к изменениям параметров окружающей среды, что делает её удобным объектом при изучении токсического загрязнения экосистем [Bohas, 1999; Бутовский, 2001].

В работе использованы данные учётов герпетобионтных членистоногих в 2004 г. В каждой зоне обследованы типичные для данного района биотопы: коренной елово-пихтовый и производный осиново-берёзовый лес, в которых выбирали участки с наименьшей степенью деградации древесной растительности. Фитоценотические характеристи-

ки исследуемых участков леса и их GPS-координаты приведены в работе Е.А. Бельской и Е.В. Зиновьева [2007]. В каждой зоне обследовано 2 биотопа, в которых было заложено по 3 пробных площади (ПП) 10x10 м, удалённых на 50–100 м друг от друга. На каждой ПП установлено 5 ловушек в линию с шагом 3 м, по которым рассчитывали средние значения обилия беспозвоночных для ПП, таким образом, ПП — учётная единица (всего $n=24$). Отловы членистоногих проводили в период с мая по август с использованием почвенных ловушек Барбера (пластиковые стаканы с диаметром отверстия 8,5 см, фиксатор — 3 % раствор уксусной кислоты). Продолжительность экспозиции составляла 4–6 дней. Проведено 5 туров учёта (с 13 по 18 мая; 26 мая – 1 июня; 10–16 июня; 4–10 августа; 19–23 августа), отработано 3160 ловушко-суток.

Из биотопических параметров, определяющих условия освещённости, температуры и влажности воздуха были выбраны сомкнутость крон деревьев, доля хвойных деревьев, проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса и влажность лесной подстилки. Было учтено и количество видов растений, так как оно отражает структуру фитоценоза. На каждой пробной площади проводили стандартное геоботаническое описание и глазомерную оценку проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса. На одной ПП сделано одно измерение каждого фактора ($n=3$ для зоны и варианта биотопа), за исключением сомкнутости крон деревьев, которая определена по фотоснимкам (10 снимков на ПП, $n=30$ для зоны) с использованием программы SIAMS PHOTOLAB.

Измерение содержания металлов (Cu, Cd, Pb, Zn, Fe) в лесной подстилке, её кислотность и влажность проведены на каждой пробной площади в 10 случайных точках (учётная единица — образец, $n=30$). Отбор проб подстилки производился одновременно на всех ПП в сухую погоду в июле через 3–4 дня после дождя один раз за сезон, на всю глубину подстилки с площади 10x10 см. Каждую пробу помещали в герметично закрывающийся полиэтиленовый пакет. В лаборатории образцы подстилки взвешивали, сушили до воздушно-сухого состояния и повторно взвешивали, отмечая её влажность как отношение потери массы при сушке к сухой массе. Определяли кислотность (рН) водной вытяжки подстилки (соотношение подстилка : вода = 1:25). Концентрации подвижных форм металлов (5 %-ной HNO_3) измеряли методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии, прибором AAS-6 Vario («Analytik Jena AG», Германия).

При расчётах использованы методы дисперсионного (многофакторного), факторного (метод главных компонент без вращения) и корреляционного анализа (непараметрическая корреляция Спирмена). Обилие артропод выражали в единицах динамической плотности (особь/ловушко-сутки) с усреднением по всем турам учёта. При расчётах значимости различий параметров среды проведено

угловое преобразование доли хвойных деревьев, концентрации металлов преобразованы в десятичные логарифмы. Расчёты проведены с помощью пакетов статистических программ Staistica 6 и Microsoft Excel.

Результаты

Критерием при выборе объектов исследования послужила многочисленность и высокая представленность в уловах отдельных групп членистоногих. Анализ сборов А.И. Ермакова и Е.А. Бельского в 1998 г. беспозвоночных почвенными ловушками в районе исследования (по объединённым данным в осиново-берёзовом и елово-пихтовом лесах на незагрязненной территории) позволил выделить наиболее многочисленные группы: сенокосцев (*Opiliones* — 27 %), жуужелиц (*Carabidae* — 23 %), стафилинид (*Staphylinidae* — 19 %) и пауков (*Ara-nea* — 12 %). В совокупности эти четыре группы составляют 81 % всех отловленных беспозвоночных, что и послужило основанием для их выбора в качестве объектов исследования. Долевое участие прочих групп (в %) было незначительно: *Leiодidae*

(5,7), личинки жуужелиц и стафилинид (4,0), *Heteroptera* (3,0), *Myriapoda* (1,9), *Lumbricidae* (1,7), *Silphidae* (1,5), *Mollusca* (1,1), *Scarabeidae* (0,01).

Несмотря на значительное варьирование содержания металлов в подстилке в пределах каждого из обследованных участков леса, в градиенте загрязнения наблюдается увеличение этого показателя (табл. 1). С учётом обоих фоновых участков в елово-пихтовом лесу содержание меди в среднем увеличивается в 101,7 раз, свинца — в 23,8 раза, кадмия в 12,5 раза, железа в 6,8 раз и цинка — в 3,5 раза; в берёзовом — в 203,1, 46,8, 14,8, 6,3 и 6,1 раза соответственно. Параллельно возрастает кислотность и влажность подстилки (табл. 2), а количество видов растений и проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса снижается. Сомкнутость крон деревьев на обследуемых участках в градиенте загрязнения существенно не изменяется.

Таким образом, прослеживается взаимосвязь между отдельными измеренными параметрами, что не позволяет рассчитывать корреляцию обилия артропод непосредственно с выбранными факторами среды, поэтому мы использовали факторный анализ, с помощью которого все 11 параметров среды

Таблица 1. Концентрации (мкг/г) подвижных форм металлов и кислотность (рН) лесной подстилки в градиенте загрязнения (n=30)

Table 1. Concentrations of metals (mobile forms, mkg/g dry weight) and acidity (pH) of forest litter along the pollution gradient (n=30)

| | | Вариант биотопа и расстояние от завода, км | | | |
|----|-----------------------------|--|---------------------------------|-----------------------------------|-------------------------------------|
| | | Елово-пихтовый лес | | | |
| | Значение | 33 | 20 | 6 | 2 |
| Cu | $X_{cp} \pm m_s$ min-max | 47,47±2,95 26,08-81,89 | 53,06±2,82 23,24-80,14 | 1057,29±133,03* 86,84-2091,64 | 4828,80±188,85* 2396,24-6541,63 |
| Cd | $X_{cp} \pm m_s$ min-max | 3,48±0,15 2,41-5,53 | 3,46±0,12 1,63-4,87 | 20,76±1,07* 6,33-30,78 | 20,36±1,71* 8,20-46,58 |
| Pb | $X_{cp} \pm m_s$ min-max | 92,70±4,52 31,25-139,02 | 101,54±3,95 54,63-144,66 | 895,13±32,02* 559,58-1125,46 | 2208,86±92,99* 1333,95-3238,23 |
| Zn | $X_{cp} \pm m_s$ min-max | 245,75±6,79 181,19-337,76 | 296,79±11,14 112,97-417,03 | 706,26±44,20* 249,02-1252,30 | 855,72±88,51* 383,89-2811,88 |
| Fe | $X_{cp} \pm m_s$ min-max | 1152,32±96,22 359,23-2414,31 | 1177,80±97,31 307,38-2373,50 | 2834,44±184,35 901,47-4226,26 | 7867,85±320,54* 4771,77-10853,66 |
| pH | $X_{cp} \pm m_s$ min-max | 5,81±0,04 5,51-6,24 | 5,62±0,05 5,09-6,04 | 5,19±0,07* 4,12-5,72 | 4,86±0,06* 4,21-5,29 |
| | | Осиново-берёзовый лес | | | |
| | Значение | 30 | 16 | 7 | 1,5 |
| Cu | $X_{cp} \pm m_s$ min-max | 18,65±0,53 13,13-24,58 | 38,37±1,92 21,51-61,83 | 867,48±69,48* 246,46-1726,26 | 3787,91±266,29* 1231,39-6656,32 |
| Cd | $X_{cp} \pm m_s$ min-max | 2,59±0,08 1,98-4,09 | 3,49±0,12 2,45-5,43 | 23,57±1,06* 13,54-37,67 | 38,23±1,75* 23,13-64,32 |
| Pb | $X_{cp} \pm m_s$ min-max | 46,08±1,85 24,34-63,27 | 98,78±4,93* 62,01-182,18 | 676,24±23,81* 412,46-948,42 | 2157,61±91,12* 1352,03-3086,03 |
| Zn | $X_{cp} \pm m_s$ min-max | 310,49±8,16 224,06-378,36 | 471,34±12,22 275,10-570,32 | 798,36±47,95* 545,76-1641,38 | 1884,92±90,01* 937,53-2948,21 |
| Fe | $X_{cp} \pm m_s$ min-max | 898,20±100,89 214,19-2647,46 | 799,96±95,56 116,87-2179,75 | 1809,88±107,26* 825,59-2961,24 | 5003,40±480,98* 1123,76-12053,97 |
| pH | $X_{cp} \pm m_s$ min-max | 6,09±0,06 5,30-6,86 | 5,84±0,03 5,53-6,28 | 5,56±0,06 4,53-6,01 | 5,53±0,04* 5,10-5,94 |

$X_{cp} \pm m_s$ — среднее ± ошибка; min-max — минимальное и максимальное значения; учётная единица — образец (проба). * значимые отличия от фоновых участков, $p < 0,05$ в пределах одного и того же биотопа.

$X_{m} \pm m_s$ — means ± error; min-max — the minimum and maximum values; replication unit — a sample. * significant differences ($p < 0,05$) from the background sites within the same biotope.

Таблица 2. Параметры среды в градиенте загрязнения (среднее \pm ошибка)Table 2. Environmental parameters along the pollution gradient (means \pm error)

| Расстояние от завода, км | Факторы | | | | |
|--------------------------|---|---|--|---------------------------------|--------------------------------------|
| | Влажность подстилки, г воды/г сухой подстилки n=30 | Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса n=3 | Среднее количество видов растений на площадку n=3 | Доля хвойных деревьев, % n=3 | Сомкнутость крон деревьев, % n=30 |
| Елово-пихтовый лес | | | | | |
| 33 | 0,73 \pm 0,06 | 86,7 \pm 1,7 | 42,3 \pm 5,8 | 100 | 57,4 \pm 1,4 |
| 20 | 0,36 \pm 0,03 | 40,0 \pm 15,3 | 36,0 \pm 2,9 | 77 | 78,2 \pm 2,6 |
| 6 | 0,75 \pm 0,05 | 3,7 \pm 1,3* | 16,7 \pm *1,8 | 90 | 80,0 \pm 1,9 |
| 2 | 1,21 \pm 0,04* | 18,3 \pm 7,3* | 10,7 \pm *2,9 | 90 | 56,9 \pm 3,5 |
| Осиново-берёзовый лес | | | | | |
| 30 | 0,21 \pm 0,02 | 82,3 \pm 6,2 | 46,3 \pm 3,5 | 3 | 70,2 \pm 2,2 |
| 16 | 0,14 \pm 0,02 | 70,0 \pm 5,8 | 33,3 \pm 3,5 | 27 | 75,5 \pm 1,4 |
| 7 | 0,33 \pm 0,02 | 33,3 \pm 4,4* | 29,7 \pm 2,6 | 0 | 84,0 \pm 0,9 |
| 1,5 | 0,77 \pm 0,05* | 15,0 \pm 7,6* | 16,0 \pm *2,6 | 0 | 72,3 \pm 4,6 |

* значимые различия от наиболее удалённого участка, $p < 0,05$ в пределах одного и того же биотопа, учётная единица — площадка.

* significant differences ($p < 0,05$) from the background sites within the same biotope, replication unit — a site.

Таблица 3. Результат объединения параметров среды в две группы с помощью факторного анализа

Table 3. The result of environmental parameters clustering in two groups by means of factorial analysis

| Параметры | Фактор 1 | Фактор 2 |
|--|----------|----------|
| Cu | 0,98 | 0,08 |
| Cd | 0,91 | 0,32 |
| Pb | 0,99 | 0,08 |
| Zn | 0,79 | 0,52 |
| Fe | 0,96 | -0,17 |
| Среднее количество видов растений на площадку | -0,91 | -0,02 |
| Влажность лесной подстилки | 0,73 | -0,62 |
| Кислотность лесной подстилки, pH | -0,84 | 0,36 |
| Сомкнутость крон деревьев | -0,06 | 0,79 |
| Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса | -0,85 | -0,16 |
| Доля хвойных деревьев | 0,06 | -0,89 |

объединили в 2 группы факторов по принципу наибольшей сопряженности (табл. 3).

В первую группу (*фактор 1* объясняет 64,4 % дисперсии) входят: концентрация металлов и кислотность лесной подстилки (отражает загрязнение SO_2), влажность лесной подстилки, количество видов растений и проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса.

Количество видов растений и проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса сильно коррелирует с концентрациями металлов в подстилке ($r = -0,65$ и $-0,88$, $p < 0,05$) и кислотностью ($r = -0,76$ и $-0,81$, $p < 0,05$) что объясняет отнесение характеристик травостоя к этой же группе.

Во вторую группу (*фактор 2* объясняет 21,4 % дисперсии) вошли сомкнутость крон и доля хвойных деревьев — основные формирующие биотоп параметры.

Корреляция таксономических групп. Так как модельные группы беспозвоночных имеют разный таксономический статус (жужелицы и стафилиниды — уровень семейства, а пауки и сенокосцы — отряда), для корректности анализа все группы рассмотрены на уровне семейств (табл. 4).

Значимая отрицательная корреляция с группой факторов, обусловленных промышленным загрязнением, выявлена у стафилинид, жужелиц, двух семейств сенокосцев, пауков сем. Clubionidae и Linyphiidae (табл. 5). В зоне сильного загрязнения обилие стафилинид и сенокосцев семейства Nematomatidae снижается особенно резко. В большей степени тяготеют к импактной зоне пауки семейства Gnaphosidae, обилие которых в этой зоне возрастает. Из расчётов исключены редко встречающиеся семейства пауков Liocranidae и Hahnidae.

Связь с факторами, характеризующими тип биотопа, отмечена только у пауков (семейства Gnaphosidae и Lycosidae). Следовательно, обилие пауков зависит как от степени загрязнения, так и от не связанных с ним характеристик местообитаний, в данном случае состава древостоя и сомкнутости крон. Обилие сенокосцев и герпетобионтных жесткокрылых определяется загрязнением и тесно связанными с ним параметрами.

Реакции жизненных форм. Для выявления и объяснения функциональных перестроек, происходящих в сообществах под воздействием природных и антропогенных факторов, большее значение имеет поиск зависимости от этих факторов жизненных форм беспозвоночных-герпетобионтов, т.е. групп организмов со сходными морфоадаптаци-

Таблица 4. Динамическая плотность герпетобионтных беспозвоночных в градиенте загрязнения, средние значения за сезон (экземпляр/ловушко-сутки)

Table 4. Abundance of epigeic invertebrates along the pollution gradient, mean values for the summer season (individuals/trap-days)

| Семейство | Расстояние до завода, в км | | | | | | | |
|----------------|----------------------------|------|------|------|-----------------------|-------|------|------|
| | Елово-пихтовый лес | | | | Осиново-берёзовый лес | | | |
| | 33 | 20 | 6 | 2 | 30 | 16 | 7 | 1,5 |
| Aranei | | | | | | | | |
| Agelenidae | 0,17 | 0,29 | 0,15 | 0 | 0 | 0,09 | 0 | 0 |
| Clubionidae | 0,04 | 0 | 0 | 0,02 | 0,15 | 0,04 | 0,09 | 0 |
| Gnaphosidae | 0,03 | 0,12 | 0,79 | 0,50 | 0,02 | 0,09 | 1,11 | 1,06 |
| Hahnidae | 0 | 0,09 | 0 | 0 | 0,83 | 0 | 0 | 0,07 |
| Linyphiidae | 10,55 | 9,89 | 8,12 | 2,82 | 7,71 | 11,78 | 6,55 | 1,75 |
| Liocranidae | 0 | 0,02 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Lycosidae | 0,86 | 0,36 | 0,94 | 3,43 | 12,31 | 1,79 | 7,61 | 7,09 |
| Zoridae | 0,02 | 0,02 | 0 | 0 | 0,02 | 0,04 | 0,07 | 0 |
| Opiliones | | | | | | | | |
| Nemastomatidae | 3,12 | 2,06 | 0,27 | 0 | 1,97 | 1,31 | 1,72 | 0 |
| Phalangidae | 1,39 | 2,40 | 2,84 | 0,31 | 3,20 | 10,23 | 2,92 | 0,21 |
| Coleoptera | | | | | | | | |
| Carabidae | 1,90 | 1,90 | 2,01 | 1,12 | 3,22 | 3,56 | 2,20 | 1,30 |
| Staphylinidae | 4,13 | 3,92 | 3,43 | 0,79 | 6,09 | 6,43 | 3,41 | 0,47 |

Таблица 5. Корреляция обилия исследуемых семейств беспозвоночных-герпетобионтов с группами факторов среды, R — коэффициент корреляции Спирмена, p — уровень значимостиTable 5. The correlation between the abundance of some families of epigeic invertebrates and derived factors of environment, R — Spearman's rank correlation coefficient, p — significance level

| Семейство | Фактор 1 | | Фактор 2 | |
|----------------|----------|--------|----------|------|
| | R | p | R | p |
| Aranei | | | | |
| Agelenidae | -0,27 | 0,20 | -0,36 | 0,08 |
| Clubionidae | -0,44 | 0,03 | 0,12 | 0,58 |
| Gnaphosidae | 0,77 | <0,001 | 0,40 | 0,05 |
| Linyphiidae | -0,68 | <0,001 | -0,27 | 0,20 |
| Lycosidae | -0,05 | 0,83 | 0,49 | 0,01 |
| Zoridae | -0,39 | 0,06 | 0,24 | 0,26 |
| Opiliones | | | | |
| Phalangidae | -0,63 | 0,001 | 0,29 | 0,17 |
| Nemastomatidae | -0,77 | <0,001 | -0,17 | 0,42 |
| Coleoptera | | | | |
| Carabidae | -0,65 | 0,001 | 0,23 | 0,27 |
| Staphylinidae | -0,86 | <0,001 | 0,09 | 0,69 |

ми к определённому образу жизни в сходных условиях среды [Шарова, 2002]. Наряду с универсальными жизненными формами, которые можно применить ко многим таксономическим группам беспозвоночных [Яхонтов, 1964], существуют более специфичные, лучше отражающие ценоотические функции конкретного таксона. Так, у пауков жизненные формы принято выделять по способу добывания пищи, а сенокосцев можно считать самостоятельной жизненной формой [Тыщенко, 1983]. Система жизненных форм жуелиц основана на трофической специализации и типе ярусного распределения [Шарова, 1981]. Иерархическая система жизненных форм имаго стафилинид [Krivoluckij, Voháč, 1989], построенная аналогично методу И.Х. Шаровой для жуелиц, разработана слабее. Она сложна для практического применения в силу слабой изученности экологии отдельных видов коротконадкрылых жуков. Поэтому в данной работе использовано подразделение стафилинид на два морфоэкотипа: алеохаро- и стафилиноморфы [Тихомирова, 1973].

Пауки. Все обнаруженные семейства пауков принадлежат к трём группам: тенётники, засадники и бродячие охотники. В наших сборах к тенётным формам относится единственное семейство Linyphiidae. Пауки семейства Lycosidae преимущественно относятся к засадным формам и в небольшой степени к бродячим охотникам. Остальные семейства принадлежат к засадникам. Для простоты ин-

Таблица 6. Степень сопряженности жизненных форм исследуемых членистоногих-герпетобионтов с условными факторами, R – коэффициент корреляция Спирмена, p – уровень значимости

Table 6. The correlation between life forms of epigeic arthropods and derived factors of environment, R – Spearman's rank correlation coefficient, p – significance level

| Жизненные формы | Фактор 1 | | Фактор 2 | |
|---|----------|---------|----------|---------|
| | R | p | R | p |
| Aganei | | | | |
| Засадники | 0,00 | 0,99 | 0,49 | 0,01 |
| Тенетники | -0,68 | 0,0003 | -0,27 | 0,20 |
| Oriionnes | -0,80 | <<0,001 | 0,18 | 0,39 |
| Carabidae | | | | |
| Зоофаги | -0,69 | 0,0002 | 0,21 | 0,32 |
| стратобионты-скважники подстилочные | -0,73 | 0,0001 | 0,01 | 0,98 |
| стратобионты-скважники поверхностно-подстилочные | -0,18 | 0,39 | -0,26 | 0,23 |
| стратобионты зарывающиеся, подстильно-почвенные | -0,42 | 0,04 | 0,40 | 0,06 |
| эпигеобионты ходячие и бегающие, крупные | -0,80 | <<0,001 | 0,19 | 0,38 |
| эпигеобионты бегающие | -0,26 | 0,21 | 0,19 | 0,36 |
| Миксофитофаги | 0,10 | 0,63 | 0,60 | 0,002 |
| геохортобионты гарпалоидные | -0,30 | 0,15 | 0,72 | <<0,001 |
| стратобионты-скважники | 0,62 | 0,001 | 0,23 | 0,28 |
| Staphylinidae | | | | |
| алеохароморфа | -0,36 | 0,08 | -0,02 | 0,93 |
| стафилиноморфа | -0,95 | <<0,001 | 0,08 | 0,72 |

терпретации материала мы объединили бродячие формы ликозид с засадниками, так как обе эти жизненные формы сходны в требованиях к структуре фитоценоза. Таким образом, выделено всего две функциональные группы пауков: тенётники и засадники.

Между засадными и тенётными формами существует чёткое отличие по отношению к фактору 1 (табл. 6). Динамическая плотность тенётников находится в обратной зависимости от загрязнения и не зависит от фактора 2. Засадники в свою очередь не реагируют на загрязнение (фактор 1), но у них отмечена значимая положительная корреляция с фактором 2.

Сенокосцы. Сенокосцы демонстрируют сильную отрицательную зависимость от фактора 1, наибольший вклад при этом вносит семейство Nematostomatidae. С фактором 2 зависимости не обнаружено (табл. 6).

Жужелицы. Жужелицы-зоофаги (крупные эпигеобионты ходячие и бегающие, стратобионты-скважники подстилочные и стратобионты зарывающиеся подстильно-почвенные) отрицательно коррелируют с фактором 1 (табл. 6). Условия биотопа (фактор 2) не влияют на обилие жизненных

форм зоофагов. Для миксофитофагов, напротив, выявлена значимая положительная корреляция с фактором 2. При этом стратобионты-скважники положительно связаны с фактором 1, а геохортобионты гарпалоидные с фактором 2. Две группы жужелиц: стратобионты-скважники поверхностно-подстилочные и эпигеобионты бегающие, не проявляют какой-либо связи с рассматриваемыми факторами среды.

Стафилиниды. Значимая отрицательная корреляция с фактором 1, отмечена у стафилиноморф (табл. 6). Именно этот морфокотип вносит основной вклад в снижение обилия всего семейства на загрязнённых территориях. Зависимость от этого фактора алеохароморф не обнаружена.

Обсуждение

С приближением к заводу кислотность и концентрации металлов в подстилке возрастают, что логично приводит к изменению структуры всего биотопа: снижается количество видов травянистых растений и их проективное покрытие, происходит выпадение древесных растений, что отражается на сомкнутости крон. По данным ранее проведённых в этом же районе исследований показано существенное снижение общей сомкнутости крон по мере приближения к источнику выбросов [Воробейчик и др., 1994; Весёлкин 2004], однако в наших исследованиях в обоих типах биотопов наблюдается значимое увеличение сомкнутости крон от фоновой к буферной зоне, в импактной зоне этот параметр не отличается от фонового. Отсутствие значимого отличия импактной зоны от фоновой по этому показателю, объясняется тем, что выбранные пробные площади соответствуют участкам леса с минимальной степенью деградации древесной растительности. Изменение плотности древостоя в импактной зоне влияет на микроклимат и гидрологический режим всего биотопа. Так, с приближением к заводу возрастает влажность лесной подстилки — среды обитания беспозвоночных-герпетобионтов. Вероятнее всего переувлажнение почвы и подстилки — результат уменьшения поглощения влаги корнями растений из-за распада древостоя, а также образования в почвенном профиле водоупорных иллювиальных горизонтов и нарушения склоновых гидрологических процессов. Другой причиной повышенной влажности подстилки в импактной зоне может быть снижение активности разлагающих органику микроорганизмов, в результате меняется её состав и структура: формируются оторфованные горизонты, состоящие из неразложившейся и слабо разложившейся органики, обладающей высокой влагоёмкостью [Кайгородова, Воробейчик 1996; Экологическая токсикология, 2001; Дедков и др., 2005].

Очевидно, что учитываемые параметры среды взаимосвязаны и их связи сложны, но, несмотря на это, всё-таки можно выделить группу параметров,

зависимых от техногенных факторов. Под воздействием данной группы факторов, обилие различных групп герпетобионтных членистоногих изменяется неодинаково, что обусловлено разной устойчивостью представителей семейств к токсикантам, благодаря физиологическим, биологическим и экологическим особенностям.

Установлено, что одним из механизмов устойчивости наземных членистоногих к прямому воздействию тяжёлых металлов является высокоэффективная система детоксикации. В процессах накопления, депонирования и выведения тяжёлых металлов у членистоногих участвуют различные органы. Так, токсичные металлы в организме паукообразных связываются белковыми системами клеток гепатопанкреатической железы, что предотвращает отравление. У жуужелиц тяжёлые металлы могут накапливаться в покровах тела, а также в эпителии средней кишки [Бутовский, 2001]. Несмотря на большое количество работ, связанных с изучением поступления, накопления, перераспределения и выведения тяжёлых металлов у беспозвоночных, детальное изучение этих процессов проведено лишь для немногих видов [Норкин, 1989], что не позволяет провести сравнение эффективности систем детоксикации у рассматриваемых семейств.

Предположение о способности организмов с высокоэффективной системой детоксикации на загрязнённых участках накапливать тяжёлые металлы в высокой концентрации [Бутовский, 1993], также не позволяет чётко ранжировать семейства по увеличению или снижению концентраций металлов в их тканях, так как данные о способности беспозвоночных концентрировать металлы довольно противоречивы. Например, концентрация свинца у беспозвоночных на самом загрязнённом участке в окрестностях металлургического завода в Швеции [Bengtsson, Rundgren, 1984] снижается в ряду: пауки-ликозиды – жуужелицы – сенокосцы. По отношению к кадмию выделяют две группы таксонов: с высоким уровнем накопления, куда относят сенокосцев и пауков-линифиид, и с низким уровнем — жуужелиц и стафилинид [Бутовский, 1993]. По другим данным концентрации свинца и кадмия у жуужелиц вблизи металлургического завода в Туле были выше, чем у пауков-ликозид [Van Straalen et al., 2001; Бутовский, 2001]. Стафилиниды, считающиеся слабыми накопителями тяжёлых металлов [Бутовский, 2001], на загрязнённых территориях в Австрии содержали концентрации, сравнимые с таковыми у жуужелиц [Rabitsch, 1995a, b].

Эти противоречия могут быть обусловлены как различиями в методиках сбора (ручной, почвенными ловушками с разными фиксаторами), подготовки к анализу (голодание или без него, высушивание, замораживание и т.п.), так и разным видовым составом анализируемых таксонов, что может привести к значительному варьированию результатов для одного и того же семейства.

Учитывая недостаточную изученность данного вопроса, рассмотрим связь изменения обилия групп беспозвоночных с параметрами среды с точки зрения механизмов устойчивости надвидовых таксонов, в качестве которых Бутовский Р.О. [2001] предлагает использовать функциональную (жизненные формы), трофическую структуру и видовое разнообразие.

Снижение обилия зоофагов под воздействием загрязнения — широко распространённое явление [Zvereva, Kozlov, 2010]. В нашем исследовании также наблюдается снижение обилия шести из десяти семейств, в составе которых преобладают хищники. Причём у жуужелиц, в первую очередь, выпадают крупные формы, эпигеобионты ходячие и бегающие крупные (роды *Carabus* и *Cychrus*), значительную часть рациона которых составляют дождевые черви и моллюски [Сергеева, 1982; Sota, 1985]. Численность их жертв резко сокращается вплоть до полного исчезновения на загрязнённых территориях [Воробейчик и др., 2007]. Положительная реакция на загрязнение или её отсутствие у миксофитофагов может, отчасти, объясняться более широким спектром питания, а также снижением конкуренции со стороны зоофагов.

У пауков важную роль в устойчивости к загрязнению играет способ добывания пищи. Отсутствие значимой корреляции с фактором 1 засадных форм (табл. 6), и отрицательной ($R=-0,68$ $p<<0,001$) — тенётных форм можно объяснить тем, что паукам-тенётникам необходима сложная ярусная структура травостоя, чтобы плести ловчие сети для поимки добычи. Засадники не используют сети для охоты, предпочитая открытые биотопы с разрежённым травостоем. Этим же фактом можно объяснить положительную корреляцию обилия пауков-гнафозид с фактором 1. Положительная корреляция засадных форм (главным образом сем. Gnaphosidae и Lycosidae) с фактором 2 связана с сомкнутостью крон, которая имеет некоторую тенденцию увеличения к буферной зоне, что и приводит к положительной сопряжённости засадников с данным фактором (хотя по изменению обилия в градиенте загрязнения в двух биотопах наблюдается противоположная ситуация). Кроме того, на положительную корреляцию ликозид с фактором 2 влияет видовой состав семейства, который в данной работе не рассматривается. С увеличением техногенной нагрузки проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса сокращается наряду с обеднением его видового состава, что и приводит к уменьшению доли тенётных форм (сем. Lyinyurhiidae) в населении пауков и увеличению доли засадников. Таким образом, у пауков по мере усиления техногенной нагрузки происходит замещение одной функциональной группы другой.

Немаловажной причиной низкой устойчивости к загрязнению может быть, по-видимому, тесная связь с субстратами, депонирующими токсичные элементы: подстилкой и почвой. Снижение обилия

почвенных и подстилочных форм пауков (сем. Linyphiidae), жужелиц-зоофагов стратобионтов-скважников подстилочных и стратобионтов зарывающихся подстилочно-почвенных, стафилиноморф, а также сенокосцев, откладывающих яйца непосредственно в почву или подстилку, отчасти можно объяснить постоянным контактом с токсикантами.

Большое значение имеет и видовое разнообразие, так как таксоны с высоким видовым разнообразием более устойчивы к воздействию загрязнения в силу разнообразных биологических особенностей составляющих их видов. Такие таксоны имеют большую вероятность сохранить своё обилие под воздействием неблагоприятных факторов за счёт перестройки видовой структуры в стрессовой ситуации. Ранее отмечалось, что наиболее глубокую перестройку под воздействием загрязнения претерпевает комплекс пауков, имеющий самое высокое видовое богатство среди рассматриваемых групп герпетобионтов [Бельская, Золотарёв, 2008]. Меньше всего изменялся видовой состав сенокосцев, представленных всего 6 видами. Стафилиниды при довольно высоком видовом разнообразии (66 видов в районе исследований) также показывали постоянство видовой структуры [Бельская, 2008; Бельская, Золотарёв, 2009]. При этом обе группы герпетобионтов значительно снижали своё обилие на импактных территориях. Мы объясняем это явление следующим. Изменение обилия беспозвоночных в градиенте загрязнения, как правило, определяется доминантными видами. У стафилинид таким видом выступает представитель стафилиноморф хищный *Philonthus decorus* (Gravenhorst, 1802), на долю которого на фоновых территориях приходится более 50 % общего обилия. В зоне сильного загрязнения этот вид полностью исчезает. Единственный вид сенокосцев-немастоматид *Nemastoma lugubre* O.F. Müller, 1776, также имеет высокую численность на фоновых территориях и не встречается при сильном загрязнении. Этот вид отличается стенотермностью от более эвритермных представителей фалангиид — *Lacinius ephippiatus* (C.L. Koch, 1835) и *Oligolophus tridens* (C.L. Koch, 1836), встречающихся на импактной территории. Узкий диапазон температур, при которых этот вид активен, также может быть одним из препятствий его обитания на загрязнённых территориях, где колебания суточных температур выше [Золотарёв, Кшняев, 2008].

Таким образом, можно сказать, что величина и направленность изменения обилия семейств герпетобионтных членистоногих в градиенте промышленного загрязнения определяется их биологическими и экологическими особенностями. При этом вклад биологических характеристик в изменение обилия у разных семейств не одинаков. Высокая степень зависимости сенокосцев от фактора 1 по сравнению с пауками может объясняться различиями в образе жизни. Например, все пауки без исклю-

чения, используют паутину для создания временных или постоянных убежищ, а также откладывают яйца в коконы из паутины, уменьшая, таким образом, контакт с токсическими веществами, содержащимися в почве или подстилке. Сенокосцы не способны плести паутину, откладывают яйца непосредственно в почву или подстилку. Кроме того, они не могут расселяться на большие расстояния по воздуху, что характерно для пауков. Поэтому отдельные группировки сенокосцев в большей степени изолированы, и длительно обитают на одной территории, в отличие от населения пауков, которые могут пополняться за счёт «мигрантов» с незагрязнённых территорий [Золотарёв, 2009].

Большое количество видов пауков (по собственным неопубликованным данным в районе исследований зарегистрировано 112 видов) делает аранеокомплекс менее зависимым от степени техногенного загрязнения по сравнению с сенокосцами, у которых выпадение одних видов на загрязнённых территориях не компенсируется другими вследствие очень низкого видового богатства, что и приводит к резкому снижению обилия. Различная чувствительность семейств сенокосцев к загрязнению обусловлена, скорее всего, эколого-биологическими особенностями видов. У пауков решающую роль играет способ добывания пищи, у жужелиц — тип питания и жизненная форма. В случае стафилинид, немаловажное значение имеет структура их населения. Резкое снижение обилия этого семейства в градиенте загрязнения обусловлено составом жизненных форм, физиологическими и эколого-биологическими особенностями доминирующего вида. Стафилиноморфы, характеризующиеся как тепло- и влаголюбивые активные хищники, тесно связанные со скважинами субстрата [Тихомирова, 1973], оказываются сильно уязвимыми в условиях загрязнения. Тогда как у алеохароморф, имеющих общую низкую активность и факультативную связь со скважинами, степень контакта с токсичным субстратом меньше по сравнению со стафилиноморфами, а снижение потери влаги позволяет вести более открытый образ жизни и, следовательно, иметь больше возможностей для поиска пищи. Высокая степень экологического разнообразия алеохароморф позволяет этой жизненной форме существовать в широком диапазоне экологических условий, в том числе, обусловленных загрязнением.

Таким образом показано, что изменение обилия герпетобионтных членистоногих в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода главным образом определяется загрязнением и тесно связанными с ним параметрами среды обитания. Подтверждена отрицательная зависимость обилия большинства исследуемых семейств беспозвоночных-герпетобионтов от этой группы факторов. Таксоны, богатые видами, наиболее толерантны к воздействию поллютантов вследствие разнообразия жизненных форм и их экологических характеристик, которые позволяют сохранить обилие в небла-

гоприятных условиях. В то же время, на обилие некоторых таксонов (пауки сем. Lycosidae и Gnaphosidae) влияют параметры среды, не связанные с загрязнением. В основе структурной перестройки жизненных форм членистоногих на импактной территории лежат разнонаправленные изменения обилия, что обеспечивает сохранение этого функционального блока экосистемы в экстремальных условиях. Мы полагаем, что устойчивость к загрязнению герпетобионтных членистоногих определяется преимущественно типом питания и способом добывания пищи, а также степенью связи с депонирующими средами.

Благодарности

Авторы благодарят Е.Л. Воробейчика, Е.А. Бельско-го и С.Ю. Кайгородову за консультации, ценные советы и замечания в процессе написания статьи, Е.А. Бельско-го и А.И. Ермакова за предоставленную возможность использовать в статье результаты их исследования, а также К.В. Маклакова за перевод части текста на английский язык. Работа завершена при частичной поддержке РФФИ (проект 08-04-91766) и Президиума УрО РАН (программа «Биологическое разнообразие», проект № 09-П-4-1031).

Литература

- Бельская Е.А. 2008. Структура населения Staphylinidae (Coleoptera) в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода // XV Всероссийское совещание по почвенной зоологии. М.: ИПЭЭ РАН. С.261–262.
- Бельская Е.А., Зиновьев Е.В. 2007. Структура комплексов жу-желиц (Carabidae, Coleoptera) в природных и техногенно-нарушенных лесных экосистемах на юго-западе Свердловской области // Сибирский экологический журнал. No.4. С.533–543.
- Бельская Е.А., Золотарёв М.П. 2008. Сравнительная характеристика реакций герпетобионтных членистоногих (Carabidae, Staphylinidae, Aranei, Opiliones) на промышленное загрязнение // Материалы II Всероссийской научно-практической конференции «Экологические системы: фундаментальные и прикладные исследования». Ч.I. Нижний Тагил: НГСПА. С.18–23.
- Бельская Е.А., Золотарёв М.П. 2009. Сезонная динамика активности герпетобионтных членистоногих (Carabidae, Staphylinidae, Aranei, Opiliones) в условиях загрязнения лесных экосистем выбросами медеплавильного завода // Учёные записки НГСПА. Естественные науки. Нижний Тагил: НГСПА. С.107–112.
- Бутовский Р.О. 1993. Тяжёлые металлы в наземных членистоногих // Агрехимия. No.5. С.104–112.
- Бутовский Р.О., Танасевич А.В. 1999. Тяжёлые металлы в пауках (Arthropoda: Aranei) // Агрехимия. No.11. С.89–96.
- Бутовский Р.О. 2001. Устойчивость комплексов почвообитающих членистоногих к антропогенным воздействиям. М.: День серебра. 322 с.
- Весёлкин Д.В. 2004. Изменение численности всходов и подраста *Picea obovata* Ledeb. и *Abies sibirica* Ledeb. в темнохвойных южно-таёжных лесах в условиях загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного завода (Свердловская область) // Растительные ресурсы. Вып.1. С.28–38.
- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. 1994. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: Наука. 280 с.
- Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Гребенников М.Е., Голованова Е.В., Кузнецов А.В., Пищулин П.Г. 2007. Реакция почвенной мезофауны на выбросы Среднеуральского медеплавильного комбината // Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель. Екатеринбург. С.129–149.
- Дедков В.С., Смирнов Ю.Г., Кайгородова С.Ю. 2005. Техногенное глееобразование в горно-лесных почвах Среднего Урала // Белгород. Научные ведомости. Серия Экология. No.1(21). Вып.3. С.40–44.
- Ерёмина О.Ю., Бутовский Р.О. 1997. Биохимические аспекты влияния тяжёлых металлов на беспозвоночных животных // Агрехимия. No.6. С.80–91.
- Ермаков А.И. 2004. Изменение структуры населения жужелиц лесных экосистем под действием токсической нагрузки // Экология. No.6. С.450–455.
- Золотарёв М.П. 2009. Изменение таксономической структуры населения паукообразных-герпетобионтов в градиенте загрязнения от выбросов медеплавильного комбината // Экология. No.5. С.378–382.
- Золотарёв М.П., Бельская Е.А. 2009. Степень сопряжённости обилия некоторых беспозвоночных-герпетобионтов с ключевыми факторами среды в условиях загрязнения тяжёлыми металлами // Материалы всесоюзной конференции по почвенной зоологии «Биогеография почв». Москва. С.35.
- Золотарёв М.П., Кшняев И.А. 2008. Термопреферентные реакции сенокосцев (Opiliones) в условиях загрязнения выбросами медеплавильного комбината // XV Всероссийское совещание по почвенной зоологии. М.: ИПЭЭ РАН. С.147–149.
- Кайгородова С.Ю. Воробейчик Е.Л. 1996. Трансформация некоторых свойств серых лесных почв под действием выбросов медеплавильного комбината // Экология. No.3. С.187–193.
- Сергеева Т.К. 1982. Методы и современное состояние изучения трофических связей хищных почвенных беспозвоночных: серологический анализ питания // Зоологический журнал. Т.61. No.1. С.109–119.
- Танасевич А.В., Рыбалов Л.Б., Камаев И.О. 2009. Динамика почвенной мезофауны в зоне техногенного воздействия // Лесоведение. No.6. С.63–72.
- Тихомирова А.Л. 1973. Морфоэкологические особенности и филогенез стафилинид (с каталогом фауны СССР). М.: Наука. 190 с.
- Тыщенко В.П. 1983. Практикум по зоологии беспозвоночных. Л.: Наука. 375 с.
- Шарова И.Х. 1981. Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae). М.: Наука. 360 с.
- Шарова И.Х. 2002. Жизненные формы почвообитающих насекомых // Русский энтомологический журнал. Т.11. No.1. P.15–22.
- Экологическая токсикология. 2001. Учебное пособие. Екатеринбург: УрГУ. 136 с.
- Яхонтов В.В. 1964. Экология насекомых. М.: Высшая школа. 459 с.
- Bengtsson G., Rundgren S. 1984. Ground-living invertebrates in metal-polluted forest soils // Ambio. Vol.13. P.29–33.
- Bohac J. 1999. Staphylinid beetles as bioindicators // Agriculture, Ecosystems and Environment. Vol.74. P.357–372.
- Hopkin S.P. 1989. Ecophysiology of metals in terrestrial invertebrates. London: Elsevier. 366 p.
- Hopkin S.P., Martin M.H. 1985. Assimilation of zinc, cadmium, lead, cooper, and iron by the spider *Dysdera crocata*, a predator of woodlice // Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology. Vol.34. P.183–187.
- Jelaska L.S., Blanuša M., Durbešić P., Jelaska S.D. 2007. Heavy metal concentrations beetles, leaf litter, and soil of a forest ecosystem // Ecotoxicology and Environmental Safety. Vol.66. P.74–81.
- Krivoluckij D.A., Boháč J. 1989. Life forms and morfogenesis of animals: the use in bioindication of the environmental quality (on example of staphylinid beetles) // Bioindicators deteriorationis regionis: Proceeding of the Vth international conference. Vol.I. P.142–146.
- Rabitscs W.B. 1995a. Metal accumulation in arthropods near a lead / zinc smelter in Arnoldstein, Austria. I // Environmental Pollution. Vol.90. No.2. P.221–237.

- Rabitsch W.B. 1995b. Metal accumulation in arthropods near a lead / zinc smelter in Arnoldstein, Austria. III. Arachnida // Environmental Pollution. Vol.90. No.2. P.249–257.
- Sota T. 1985. Activity patterns, diets and interspecific interactions of coexisting spring and autumn breeding carabids: *Carabus yacoinus* and *Leptocarabus kumagaii* (Coleoptera, Carabidae) // Ecological Entomology. Vol.27. No.1. P.171–184.
- Tanasevitch A.V. 1999. The effect of metallurgic smelter pollution on spider communities (Arachnida, Araneae): preliminary observations // Pollution-induced changes in invertebrate food-webs. Vol.2. Amsterdam, Moscow. P.89–96.
- Van Straalen N.M., Butovsky R.O., Pokarzhevskii A.D., Zaitsev A.S., Verhoef S.C. 2001. Metal concentrations in soil and invertebrates in the vicinity of a metallurgical factory near Tula (Russia) // Pedobiologia. Vol.45. P.451–466.
- Zvereva E.L., Kozlov M.V. 2010. Responses of terrestrial arthropods to air pollution: a meta-analysis // Environmental Science and Pollution Research. Vol.17. No.2. P.297–311.

Поступила в редакцию 23.07.2010