

УДК 591.531.43:592+504.5:669.2/.8

ИЗМЕНЕНИЕ КОМПЛЕКСА НЕКРОФИЛЬНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ПОД ДЕЙСТВИЕМ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ВЫБРОСАМИ СРЕДНЕУРАЛЬСКОГО МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА

© 2013 г. А. И. Ермаков

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

e-mail: ermakov@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 20.12.2012 г.

Исследовано изменение обилия, таксономической и трофической структуры комплекса некрофильных беспозвоночных смешанных лесов в зоне промышленного загрязнения выбросами медеплавильного завода на Среднем Урале. В градиенте загрязнения в 2–80 раз снижается обилие большинства таксонов, но трофическая структура и состав основных групп меняются незначительно. Изменения в некрофильном комплексе могут быть связаны как с прямым (токсическим), так и опосредованным (через техногенную модификацию местообитаний) влиянием загрязнения.

Ключевые слова: некрофильные беспозвоночные, структура населения, промышленное загрязнение, тяжелые металлы, медеплавильный завод, Средний Урал, лесные экосистемы.

DOI: 10.7868/S036705971306005X

Разлагающиеся останки животных привлекают массу разнообразных беспозвоночных, которых объединяют термином трупная фауна, или некрофильный комплекс (Fuller, 1934; Putman, 1978). Изначальный интерес и вся дальнейшая история изучения беспозвоночных этого комплекса связаны с прикладным использованием полученных результатов при решении задач судебной экспертизы. За более чем вековой период сформировалась и продолжает активно развиваться самостоятельная научная дисциплина — судебная энтомология (Méglin, 1894; Current Concepts..., 2010). Наиболее часто используют экспериментальный подход, при котором наблюдения и учеты проводятся на заложенных исследователем трупках, как правило, крупных животных (свиней, собак), моделирующих трупы человека. Меньшее развитие получили натурные исследования сообществ некрофильных беспозвоночных (Fuller, 1934; Лябзина, 2003), показавшие, что комплекс утилизаторов трупной органики — неотъемлемая составляющая большинства естественных наземных и водных экосистем.

Результатами взаимопроникновения и дополнения этих направлений стали изучение состава и биологических особенностей основных групп некрофагов, детальные исследования микросукцессионных смен населения беспозвоночных при деструкции трупной органики (Nabağlo, 1973; Put-

man, 1978; Braack, 1987; Kočárek, 2003), разработка экологической классификации трупной фауны. Было показано, что в состав некрофильного комплекса входят не только типичные некрофаги, утилизирующие трупную органику и способствующие возвращению в круговорот биогенов. Значительную долю этого комплекса составляют хищные и паразитические виды, питающиеся за счет других беспозвоночных, а также потребители плесневых грибов (Марченко, 1980; Braack, 1987; Kozminykh, Eyunin, 1994). Такие группы имеют немаловажное значение как энтомофаги — регуляторы численности личинок двукрылых — переносчиков возбудителей многих инфекционных болезней, но могут и сами быть разносчиками.

В последние десятилетия стали появляться работы, в которых беспозвоночные некрофильного комплекса используются для оценки антропогенного влияния на биоту. Спектр охватываемых типов воздействия достаточно широк: рекреация и урбанизация (Wolf, Gibbs, 2004; Еремеев, Псарев, 2010), загрязнения выбросами автотранспорта (Бутовский, 1990) и промышленных предприятий (Freitag, Hastings, 1973; Зверева, 1993; Сигида, Пушкин, 2002; Kozlov et al., 2005; Присный, 2009). В большинстве случаев эти работы посвящены изучению какой-либо одной таксономической группы и часто ограничиваются лишь сравнением фаунистических списков на нарушенных

и фоновых территориях. Реже приводятся данные по накоплению токсикантов в теле беспозвоночных (Бутовский, 1990; Nuorteva, Nuorteva, 1982) или о морфологических и физиологических нарушениях (Сигида, Пушкин, 2002; Присный, 2009). Публикации с количественными данными о влиянии промышленного загрязнения на обилие отдельных групп некрофильных беспозвоночных единичны (Freitag, Hastings, 1973; Зверева, 1993; Kozlov et al., 2005), а на весь комплекс нам не известны.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работы выполнены на территории, подверженной аэротехногенному загрязнению выбросами Среднеуральского медеплавильного завода вблизи г. Ревды Свердловской области (основные поллютанты – полиметаллическая пыль, сернистый ангидрид). Детальное описание района приведено ранее (Воробейчик и др., 1994; Экологическая токсикология, 2001; Золотарёв, Бельская, 2012). Техногенная деградация лесных экосистем под влиянием выбросов сопровождается возрастанием токсичности (концентрации подвижных форм тяжелых металлов увеличиваются по сравнению с фоновыми значениями: для Cu – в 200, Pb – 45, Cd – 15, Zn – 6 раз) и кислотности (рН снижается с 6.1 до 5.5) подстилки, увеличением ее мощности (в 2–3 раза), снижением проективного покрытия травяно-кустарничковой растительности (с 80 до 15%) и, как следствие, изменением микроклимата (возрастание инсоляции, нарушение температурного режима и влажности). В данном районе экотоксикологические исследования комплексов беспозвоночных ведутся более 20 лет. За этот период получены количественные данные по реакции на загрязнение населения почвенной мезофауны (Воробейчик, 1995; Воробейчик и др., 2012), герпетобионтов (Ермаков, 2004; Золотарёв, Бельская, 2012), хортобионтов (Воробейчик и др., 1994; Нестерков, Воробейчик, 2009).

Ловушечные учеты проводились в летние месяцы 2003 (20.07–20.08), 2004 (16.07–18.08) и 2005 (18.05–16.06) гг. в смешанных вторичных лесах с доминированием березы в трех зонах загрязнения на разном удалении от завода против господствующего направления ветров: фоновой – 16 км к западу, буферной – 6 км, импактной – 1 км. В каждой зоне были заложены по три учетные площадки (в 2003 г. – одна площадка). На площадке в линию через 30 м на ветвях деревьев подвешивали на 1.5-метровой высоте по 5–8 ловушек авторской конструкции (Ермаков, 2013). Ловушка представляет собой прозрачную пластиковую бутылку с прорезями в стенках и подвешенной внутри приманкой, снизу к горловине крепится меньшая сменная емкость – пробоотборник с

фиксирующей жидкостью. Привлеченные приманкой беспозвоночные проникают через прорези в основную емкость, а затем, пытаясь выбраться наружу, попадают в пробоотборник. В качестве приманки использовали свежие тушки домовых мышей (масса 20–30 г) из вивария. Две ловушки (“холостые”) оставляли без приманки, используя эти данные как контрольные при разделении собранных беспозвоночных на некрофильную фауну и случайных посетителей. В качестве фиксатора применяли 1%-ный раствор формальдегида. Проверку ловушек и изъятие беспозвоночных осуществляли раз в 7–8 дней, общий срок экспозиции – 29–33 сут. За этот период подвешенная приманка претерпевала основные этапы трупной микросукцессии: от заселения некробионтами и активного разложения до начала процессов мумификации и значительной утраты привлекательности для беспозвоночных.

Общий объем работ за три сезона – 3352 ловушко-суток, объем материала – около 50 тыс. экз. различных беспозвоночных. Разбор проб проводили в лабораторных условиях, визуальную учеты всех беспозвоночных, кроме мелких форм (менее 2 мм): форетических акариформных клещей, жуков-перокрылок, яйцекладок и личинок первого возраста двукрылых. Обилие беспозвоночных выражено как количество экземпляров на одну ловушку за весь срок экспозиции. Данные из разоренных и нарушенных ловушек исключены из анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В исследованном районе некрофильный комплекс беспозвоночных формируют представители классов насекомых и паукообразных при значительном перевесе по обилию и разнообразию первых. На трупных приманках не случайно встречаются насекомые 10 отрядов, из них ядро комплекса составляют Diptera и Coleoptera (табл. 1).

Двукрылые представлены преимущественно короткоусыми круглошовными (сем. Calliphoridae, Sarcophagidae, Piophilidae, Muscidae, Fanniidae, Phoridae, Anthomyiidae, Sepsidae, Heleomyzidae), составляющими 30–60%, а вместе с преимагинальными стадиями – до 60–85% общей численности некрофильного комплекса. Короткоусые двукрылые (сем. Muscophilidae, Sciaridae и некоторые другие) малочисленны в учетах.

Некрофильные жесткокрылые, изученные детально двукрылых, представлены 13 семействами, из которых доминируют (более 70% общей численности жуков) представители надсемейства Staphylinoidea – Silphidae, Staphylinidae, Cholevidae. Остальные семейства представлены в учетах единично, за некоторыми исключениями (сем. Nitidulidae). Другие отряды (Hymenoptera, Heteroptera,

Таблица 1. Таксономическая и трофическая структура комплекса некрофильных беспозвоночных в градиенте загрязнения

Группы беспозвоночных	2003 г.			2004 г.			2005 г.		
	Фоновая (n = 5)	Буферная (n = 5)	Импактная (n = 5)	Фоновая (n = 15)	Буферная (n = 14)	Импактная (n = 15)	Фоновая (n = 15)	Буферная (n = 18)	Импактная (n = 18)
Таксономические группы, экз. за весь срок экспозиции (среднее ± ошибка)									
Diptera, imago	132.8 ± 11.2	87.3 ± 22.1	70.4 ± 15.1	128.6 ± 16.6	95.2 ± 13.8	60.6 ± 8.1	345.8 ± 36.3	467.3 ± 51.1	298.9 ± 51.5
Diptera, larvae & pupa	29.0 ± 7.3	142.3 ± 23.8	164.4 ± 10.9	108.8 ± 18.1	176.3 ± 29.0	47.7 ± 8.5	78.5 ± 14.1	134.0 ± 21.4	112.7 ± 15.4
Coleoptera	100.6 ± 22.1	30.75 ± 5.3	14.2 ± 1.9	88.9 ± 14.0	73.0 ± 12.0	36.4 ± 6.2	261.0 ± 28.2	115.2 ± 9.1	57.2 ± 7.4
В том числе:									
Silphidae	71.0 ± 14.5	16.6 ± 4.7	1.8 ± 1.3	57.7 ± 10.1	21.8 ± 4.9	5.5 ± 1.5	153.6 ± 19.6	61.1 ± 5.1	22.9 ± 4.1
Staphylinidae	19.0 ± 5.8	8.7 ± 1.7	7.6 ± 2.3	13.4 ± 2.2	40.2 ± 7.2	24.5 ± 5.5	32.9 ± 3.7	13.7 ± 1.7	15.8 ± 2.5
Cholevidae	5.0 ± 2.6	1.5 ± 1.024	—	9.6 ± 2.4	3.7 ± 0.9	0.3 ± 0.1	47.1 ± 10.0	33.8 ± 5.6	4.5 ± 2.0
Histeridae	—	—	—	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1	2.9 ± 0.8	1.4 ± 0.4	1.6 ± 0.3
Nitidulidae	1.4 ± 0.7	0.9 ± 0.4	1.4 ± 1.4	2.5 ± 0.7	2.1 ± 0.4	1.1 ± 0.4	16.0 ± 2.5	0.9 ± 0.3	0.2 ± 0.1
Dermestidae	1.0 ± 0.4	0.2 ± 0.2	0.2 ± 0.2	—	1.2 ± 0.7	0.3 ± 0.2	1.1 ± 0.4	1.0 ± 0.3	5.7 ± 1.6
Latridiidae	2.2 ± 1.0	1.7 ± 0.5	1.8 ± 1.3	2.4 ± 0.5	1.9 ± 0.3	4.0 ± 1.0	4.7 ± 0.9	1.8 ± 0.5	4.4 ± 0.9
прочие сем.	1.0 ± 0	1.3 ± 0.2	1.4 ± 0.5	3.3 ± 0.6	2.1 ± 0.5	0.7 ± 0.3	2.6 ± 0.6	1.5 ± 0.3	2.1 ± 0.4
Heteroptera	2.0 ± 0.3	1.0 ± 0.4	2.2 ± 1.1	10.0 ± 2.4	5.0 ± 0.7	0.1 ± 0.1	0.2 ± 0.1	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1
Psocoptera	1.6 ± 0.6	1.0 ± 0.5	0.2 ± 0.2	1.7 ± 0.4	0.8 ± 0.2	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1	0.2 ± 0.1	0.4 ± 0.2
Mecoptera	1.4 ± 1.2	1.4 ± 0.6	1.4 ± 1.0	2.3 ± 0.4	5.4 ± 1.3	2.9 ± 0.9	0.3 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.6 ± 0.3
Lepidoptera	3.0 ± 0.5	0.5 ± 0.2	1.6 ± 0.9	0.5 ± 0.2	0.9 ± 0.2	0.7 ± 0.4	2.1 ± 0.5	0.3 ± 0.2	0.4 ± 0.2
Hymenoptera	1.2 ± 0.5	6.9 ± 1.8	1.2 ± 0.6	1.3 ± 0.3	8.9 ± 3.0	6.8 ± 2.4	1.4 ± 0.5	28.8 ± 16.5	52.9 ± 30.0
прочие Insecta	0.4 ± 0.2	—	1.0 ± 0.3	0.1 ± 0.1	0.2 ± 0.1	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1	—	0.3 ± 0.1
Arachnida	1.8 ± 1.0	0.4 ± 0.4	0.4 ± 0.2	1.4 ± 0.3	1.2 ± 0.3	2.9 ± 0.6	0.4 ± 0.2	0.3 ± 0.1	1.1 ± 0.2
Все группы	273.8 ± 35.3	271.4 ± 31.0	257.0 ± 22.6	343.6 ± 24.7	367.0 ± 36.0	158.2 ± 16.5	689.9 ± 48.4	746.7 ± 60.3	524.6 ± 58.1
В том числе без преимагинальных стадий Diptera	244.8 ± 32.9	129.1 ± 28.6	92.6 ± 18.0	234.8 ± 26.6	190.6 ± 22.4	110.5 ± 12.4	611.4 ± 52.9	612.7 ± 59.9	411.9 ± 51.4
Трофические группы, %									
Некрофаги	89.3	92.0	93.5	89.4	82.3	75.4	90.8	93.6	82.7
В том числе:									
схизофаги	62.3	85.7	92.6	71.2	74.5	71.1	62.4	80.5	76.3
сарконекрофаги	26.7	6.3	0.8	18.2	7.4	4.1	28.3	13.0	5.0
кераатофаги	0.3	0.1	0.1	0.0	0.4	0.1	0.1	0.1	1.4
Зоофаги	8.2	6.2	4.3	7.6	15.6	20.3	5.7	5.8	15.6
Мицетофаги	2.0	1.3	1.1	2.0	1.4	3.8	3.1	0.4	1.1
Прочие	0.6	0.5	1.0	1.0	0.7	0.5	0.5	0.2	0.6

Примечание. В скобках указан объем выборки, учетная единица – ловушка. Прочерк означает отсутствие группы.

Mecoptera, Psocoptera, Lepidoptera, Orthoptera, Neuroptera, Dictyoptera) составляют менее 10% общей численности. Паукообразные, встречаемые на трупных приманках, — единичные сенокосцы (сем. Phalangidae) и более многочисленные пауки (сем. Philodromidae, Salticidae), забравшиеся в ловушки из кроны дерева и хищничающие на приманках (нападают преимущественно на имаго некрупных двукрылых).

Спектр трофических групп беспозвоночных некрофильного комплекса, представленный нами в относительно упрощенной форме, включает различных некрофагов, специализированных к потреблению приманки на разных стадиях разложения (схизофаги — потребители трупных соков и разжиженных тканей, сарконекрофаги — утилизаторы мягких тканей, кератофаги — ороговевших и сухих остатков), хищников и мицетофагов (см. табл. 1). Виды со смешанным типом питания, например зоонекрофаги, отнесены к той или иной группе по преобладающему в конкретной ситуации типу питания. Паразитические виды отнесены к зоофагам, формы с иной трофической специализацией — к прочим. Численность некрофагов превышает 75% от общей и обусловлена главным образом обилием схизофагов (Diptera); сарко-некрофаги (большинство Silphidae, Cholevidae) и хищные группы (Staphylinidae, ряд Hymenoptera) существенно уступают им.

В градиенте токсической нагрузки отмечено уменьшение численности основных многочисленных групп (табл. 1, 2): имаго Diptera — в 1.1–2.0 раза, Coleoptera — в 2.5–7.0 раза. Под влиянием загрязнения наиболее сильно снижается обилие мертвеедов (в 7–40 раз), холевид (10–30 раз), блестянок (до 80 раз). Хищные жесткокрылые сем. Staphylinidae и Histeridae более толерантны: в градиенте загрязнения их обилие существенно не меняется или происходит в разные годы разнонаправленно. Повышение численности личинок двукрылых в учетах с загрязненных площадок, вероятно, обусловлено снижением пищевой конкуренции со стороны жуков-некрофагов и в свою очередь провоцирует увеличение в импактной зоне обилия (в 5–40 раз) паразитических и хищных перепончатокрылых (Braconidae, Pteromalidae, Vespidae, Formicidae).

В условиях загрязнения трофическая структура некрофильного комплекса беспозвоночных более консервативна по сравнению с таксономической структурой. Из всех трофических групп наиболее выражено изменение обилия сарко-некрофагов, доля которых на импактных участках уменьшается в 4–30 раз. Доля мицетофагов также снижается в градиенте, но в меньшей степени (в 2–3 раза). Напротив, увеличивается присутствие схизофагов на загрязненных территориях. Для зоофагов, кератофагов и группы “прочие” значи-

мого изменения обилия в градиенте загрязнения не выявлено (см. табл. 2).

Особо отметим существенные различия данных, полученных в разные годы: обилие учетных некрофильных беспозвоночных в 2005 г. в 3–4 раза превышает показатели 2003–2004 гг. Значимое влияние фактора “год учета” отмечено для большинства групп, кроме личинок мух, перепончатокрылых и ряда малочисленных семейств жесткокрылых (см. табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Состав и обилие некрофильного комплекса зависят от большого количества факторов: географического положения района исследования, специфики биоценоза, характера и размера приманки, фенологических сроков и хода ее заселения беспозвоночными, климатических условий и др. (Марченко, 1992; Kuusela, Hanski, 1982; Holloway, Schnell, 1997; Kočárek, 2003; Anderson, 2010). По этой причине затруднительно провести объективное сравнение полученных результатов с опубликованными. Тем не менее по ряду работ (Nabağlo, 1973; Putman, 1978; Blackith, Blackith, 1990; Isiche et al., 1992; Kočárek, 2003; Лябзина, 2011), имеющих сходные с нашими условия проведения учетов (использование тушек мелких млекопитающих, соизмеримые сроки учетов, близкие географическая и биоценотическая привязка района исследований), оно возможно.

Как и в нашем случае, основу населения некрофильного комплекса формируют двукрылые и жесткокрылые, причем первая группа доминирует на начальных стадиях трупной микросукцессии, а вторая — на поздних. Приводимый авторами таксономический состав этих групп широко варьирует, например для Coleoptera, учетных на небольших трупных приманках, от нескольких десятков видов сем. Silphidae, Staphylinidae и Histeridae (Putman, 1978) до 145 видов из 22 семейств (Kočárek, 2003). Перепончатокрылые и паукообразные, особенно клещи, — практически всегда обязательный компонент некрофильного комплекса наземных экосистем, а зачастую (Formicidae) доминируют над мухами и жуками-некрофагами и даже полностью замещают их численно и функционально (Лябзина, 2011). Состав некрофильного комплекса, а также ход и темпы деградации трупа во многом зависят от начальных стадий колонизации (Putman, 1978; Isiche et al., 1992). “Заселение в значительной степени зависит от случая; первый, кто доберется до источника, имеет богатый ресурс, но такими удачливыми могут оказаться различные виды и поэтому на разных трупах будут встречаться свои комплексы видов” (Бигон и др., 1989, с. 562).

Таблица 2. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа различий обилия таксономических и долевого участия трофических групп некрофильных беспозвоночных на исследуемых участках

Группа	Источник изменчивости					
	Зона загрязнения ($df = 2, df_{Error} = 107$)		Год учета ($df = 2, df_{Error} = 107$)		Зона × год ($df = 4, df_{Error} = 101$)	
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Таксономические группы (по обилию)						
Diptera, imago	8.09	0.001	80.88	<0.001	1.78	0.138
Diptera, larvae & pupa	7.40	0.001	0.02	0.985	5.85	<0.001
Coleoptera	39.88	<0.001	28.82	<0.001	2.21	0.073
В том числе:						
Silphidae	68.10	<0.001	30.67	<0.001	1.34	0.259
Staphylinidae	2.46	0.091	4.52	0.013	6.89	<0.001
Cholevidae	39.68	<0.001	49.56	<0.001	3.32	0.013
Histeridae	0.54	0.586	48.82	<0.001	1.11	0.355
Nitidulidae	26.11	<0.001	4.99	0.009	19.53	<0.001
Dermestidae	1.15	0.322	12.49	<0.001	4.54	0.002
Latridiidae	1.69	0.190	2.09	0.129	1.70	0.155
прочие сем.	1.81	0.169	0.57	0.568	3.40	0.012
Heteroptera	12.48	<0.001	53.78	<0.001	16.45	<0.001
Psocoptera	9.12	<0.001	8.74	<0.001	5.81	<0.001
Mecoptera	1.28	0.284	32.78	<0.001	1.31	0.273
Lepidoptera	9.59	<0.001	4.38	0.015	6.50	<0.001
Нумероптерa	8.67	<0.001	2.01	0.139	2.20	0.074
прочие Insecta	6.99	0.001	4.40	0.015	3.19	0.016
Arachnida	3.15	0.047	12.10	<0.001	1.70	0.156
Все группы	12.60	<0.001	80.35	<0.001	4.06	0.004
В том числе без преимагинальных стадий Diptera	18.15	<0.001	95.36	<0.001	1.46	0.221
Трофические группы (по долему участию)						
Некрофаги	2.13	0.125	10.90	<0.001	2.96	0.023
В том числе:						
схизофаги	16.07	<0.001	3.71	0.028	4.67	0.002
сарконекрофаги	76.29	<0.001	8.86	<0.001	2.86	0.027
кератофаги	1.73	0.182	2.96	0.056	4.12	0.004
Зоофаги	2.03	0.136	3.18	0.046	1.28	0.282
Мицетофаги	6.73	0.002	5.19	0.007	7.64	<0.001
Прочие	1.33	0.269	3.62	0.030	1.83	0.130

Примечание. *F* – критерий Фишера, *p* – достигнутый уровень значимости; учетная единица – ловушка; преобразование переменных: для обилия – $y = \ln(x + 1)$, для долей – арксинус. Значимые ($p < 0.05$) различия выделены полужирным шрифтом.

Следует обратить внимание на то, что полученные нами набор и соотношение групп некрофильных беспозвоночных – это результат учетов подвесными ловушками, в которые не попадают нелетающие виды и в определенной степени ограничивается доступ к приманке ряда групп. Известно, что фауны подвешенных трупов и трупов,

расположенных на поверхности или зарытых в почву, различаются по составу (Nabađlo, 1973; Марченко, 1992). Существенно отличаются скорости трупной деструкции – утилизация насекомыми подвешенных трупов крупных животных задерживается по сравнению с напочвенными, а труп может сохраняться в течение нескольких лет

(Марченко, 1992). Впрочем, подвешенное положение приманки не гарантирует отсутствие нелетающих беспозвоночных, особенно если они “активные древолазы” (муравьи, пауки).

Снижение обилия беспозвоночных-некрофагов на загрязненных и нарушенных территориях отмечается практически во всех работах, затрагивающих данный вопрос. Исключение составляют отдельные факты повышения обилия ряда семейств сапрофильных и некрофильных короткоусых двукрылых в зоне выбросов завода “Североникель” (Зверева, 1993). В качестве возможных причин уменьшения численности разных групп чаще других указывается прямое токсическое воздействие (Nuorteva, Nuorteva, 1982; Бутовский, 1990) и, как следствие, появление аномалий, снижение жизнеспособности и плодовитости (Сигида, Пушкин, 2002; Присный, 2009). Однако к настоящему времени накапливаются факты, свидетельствующие о большей роли опосредованного воздействия на комплексы беспозвоночных импактных территорий (Нестерков, Воробейчик, 2009; Золотарёв, Бельская, 2012). Разделить эти две причины, действующие одновременно, без специальных экспериментов невозможно.

Отмеченная нами тенденция снижения в градиенте загрязнения обилия сарконекрофагов в общих чертах напоминает картину изменения трофической структуры комплекса почвенной мезофауны (Воробейчик, 1995; Воробейчик и др., 2012): с ростом загрязнения уменьшается доля сапрофагов; сокращение численности зоофагов выражено слабо либо не выражено совсем. У герпетобионтных паукообразных в градиенте загрязнения в первую очередь снижается обилие (вплоть до исчезновения) сенокосцев, обладающих смешанным типом питания (зоофагия с элементами некро- и сапрофагии), облигатные хищники – пауки – проявляют большую устойчивость, а присутствие сем. Lycosidae и Gnaphosidae даже увеличивается (Золотарёв, Бельская, 2012). То же отмечено для сенокосцев при учете беспозвоночных травостоя (Нестерков, Воробейчик, 2009). Более выраженная реакция на химическое загрязнение в целом характерна для беспозвоночных-сапротрофов, облигатных или факультативных, что неоднократно обсуждалось в научных публикациях (Van Straalen, Van Wensem, 1986; Laskowski, Maryański, 1993; Покаржевский и др., 2000).

Один из существенных факторов, определяющих присутствие и численность некрофильных беспозвоночных, – количество доступных пищевых ресурсов (Holloway, Schnell, 1997; Smith, Merriam, 2001; Kozlov et al., 2005). С увеличением кормовой базы из-за близости человеческого жилья и свалок бытовых отходов связывали высокую численность сапротрофных мух вблизи завода “Североникель” (Зверева, 1993).

В техногенно трансформированных местообитаниях в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода отмечено снижение суммарного обилия мелких млекопитающих и птиц. В градиенте загрязнения обилие мелких млекопитающих уменьшается вдвое: мышевидных грызунов – с 8.6 на фоновых участках до 4.4 экз/100 лов.-сут на импактных (Мухачева, 1996), бурозубок – с 1.2 до 0.5 экз/100 лов.-сут (Мухачева, 2007). Общая плотность населения и биомасса птиц меняется сходным образом: с 953 экз/км² (23.5 кг/км²) в фоновой зоне до 510 экз/км² (13.5 кг/км²) – в импактной (Бельский, Ляхов, 2003). Наблюдаемое уменьшение количества ресурсов не приводит к полному исчезновению комплекса деструкторов, но сильнее сказывается на его менее мобильной части – жесткокрылых. С другой стороны, мощный техногенный пресс, по мнению ряда авторов (Kozlov et al., 2005), приводит к повышенной смертности позвоночных животных и тем самым постоянно обеспечивает кормом сообщества некрофагов.

Возможно, с недостатком пищевых ресурсов связана высокая численность в раннелетних учетах 2005 г. жуков-блестянок, представленных преимущественно видами, встречающимися на разлагающихся грибах (*Sychramus liteus* F.). В первую половину лета “дефицит” грибных ресурсов в лесных экосистемах “вынуждает” мицетофагов переходить на дополнительные кормовые ресурсы, в том числе на такие, как плесневые грибы на трупных приманках.

Однозначно ответить на вопрос, чем обусловлены разногодичные колебания численности беспозвоночных некрофильного комплекса: отличающимися климатическими характеристиками учетных лет, разными календарными или фенологическими сроками проведения учетов, невозможно, но отметим, что по данным ближайшей метеостанции (г. Ревда) условия 2003 г. были самыми жаркими и засушливыми (за период экспозиции ловушек среднесуточная температура составила 19.2°C, выпало 33.5 мм осадков), а в 2005 г. – холодными и влажными (15.5°C; 126.8 мм). Более того, по данным териологических учетов, проведенных в данном районе (Mukhacheva, Kshnyasev, 2008), 2002 и 2005 гг. отнесены к фазе депрессии (низкой численности) трехлетних популяционных циклов мышевидных грызунов, 2003 г. – к фазе роста, а 2004 г. – к фазе пика численности. Это также могло сказаться на общем обилии некрофильных беспозвоночных в учетах следующего года.

Для половины изученных таксонов отмечено значимое взаимодействие факторов “зона загрязнения” × “год учета”, т. е. разнонаправленная реакция на загрязнение в разные годы. Одна из возможных причин такого взаимодействия – нейтрализация неблагоприятного техногенного

воздействия климатическими факторами, например прохладные температуры и высокая влажность воздуха замедляют мумификацию приманки и способствуют длительному сохранению ее привлекательности для некрофильных беспозвоночных даже в “аридных” условиях (Нестерков, Воробейчик, 2009) импактной зоны. В то же время для наиболее многочисленных и активных деструкторов трупной органики — короткоусых двукрылых и жуков-мертвоедов — значимого взаимодействия этих факторов не отмечено, что свидетельствует об однонаправленности реакций данных групп на загрязнение, несмотря на межгодовые климатические различия.

Таким образом, в импактных регионах наблюдается снижение общего обилия беспозвоночных некрофильного комплекса в 2.5–4.0 раза. Наиболее сильные изменения (до 30–40 раз) в градиенте загрязнения претерпевают жесткокрылые — облигатные некрофаги (мертвоеды, холевиды). Трофическая структура комплекса под действием промышленного загрязнения не претерпевает существенных изменений. Ее стабильность обусловлена как сложной таксономической структурой некрофильного комплекса, при которой разные таксоны характеризуются сходными трофическими предпочтениями, так и присутствием широкого набора факультативных видов, способных переходить на другие пищевые ресурсы.

Тем не менее дальнейшее усиление техногенного пресса вполне может свести к минимуму или даже нулю роль некрофильных беспозвоночных в природных сообществах. В этом случае освободившуюся “биоценотическую вакансию” разделят между собой позвоночные-падальщики (псовые, крысы, врановые птицы), по нашим наблюдениям нередкие на импактных территориях, а скопления неизрасходованной мортмассы органического вещества, как в случае с листовым опадом в подстилке импактных участков (Воробейчик, 1995), вероятно, не произойдет.

Автор благодарен Е.Л. Воробейчику и Ю.А. Давыдовой за обсуждение результатов исследования и помощь в подготовке публикации. Работа выполнена при поддержке Президиума РАН (проект 12-П-4-1026).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бельский Е.А., Ляхов А.Г. Реакции населения птиц южной тайги Среднего Урала на техногенное загрязнение среды обитания // *Экология*. 2003. № 3. С. 200–207. [*Bel'skii E.A., Lyakhov A.G.* Response of the Avifauna to Technogenic Environmental Pollution in the Southern Taiga Zone of the Middle Urals / *Russ. J. Ecol.*, 2003, vol. 34, no. 3, p. 181–187].

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.

Бутовский Р.О. Автотранспортное загрязнение и энтомофауна // *Агрехимия*. 1990. № 4. С. 139–150.

Воробейчик Е.Л. Реакция почвенной биоты лесных экосистем Среднего Урала на выбросы медеплавильных комбинатов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1995. 24 с.

Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.

Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Золотарёв М.П. и др. Изменение разнообразия почвенной мезофауны в градиенте промышленного загрязнения // *Rus. Entomol. J.* 2012. Т. 21. № 2. С. 203–218.

Еремеев Е.А., Псарев А.М. Жуки-гистериды (Coleoptera: Histeridae) как компонент некробионтного комплекса антропогенно трансформированных ландшафтов // *Энтомологические исследования в Северной Азии*. Новосибирск, 2010. С. 77–78.

Ермаков А.И. Изменение структуры населения жужлиц лесных экосистем под действием токсической нагрузки // *Экология*. 2004. № 6. С. 450–455. [Ermakov A.I. Structural Changes in the Carabid Fauna of Forest Ecosystems under a Toxic Impact / *Russ. J. Ecol.*, 2004, vol. 35, no. 6, p. 403–408].

Ермаков А.И. Подвесная ловушка для отлова некрофильных насекомых // *Евразийский энтомолог. журн.* 2013. Т. 12. № 4 (в печати).

Зверева Е.Л. Влияние загрязнения среды промышленными выбросами на комплексы короткоусых двукрылых (Diptera, Brachycera) // *Энтомологическое обозрение*. 1993. Т. 72. Вып. 3. С. 558–569.

Золотарёв М.П., Бельская Е.А. Влияние техногенных и природных факторов на обилие беспозвоночных герпетобионтов // *Евразийский энтомолог. журн.* 2012. Т. 11. № 1. С. 19–28.

Лябзина С.Н. Беспозвоночные-некробионты и их участие в утилизации органического вещества в наземных и водных экосистемах Европейского Севера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2003. 25 с.

Лябзина С.Н. Участие муравьев (Formicidae, Hymenoptera) в деструкции трупов животных // *Изв. ПГПУ им. В.Г. Беллинского*. Петрозаводск, 2011. № 25. С. 383–385.

Марченко М.И. Классификация энтомофауны трупа. Биология мух и их судебно-медицинское значение // *Судебно-медицинская экспертиза*. 1980. № 2. С. 17–20.

Марченко М.И. Влияние климатических факторов на продолжительность биологического разложения трупа насекомыми-некробионтами в условиях Северо-Запада европейской части России // *Энтомологическое обозрение*. 1992. Т. 71. Вып. 3. С. 557–568.

Нестерков А.В., Воробейчик Е.Л. Изменение структуры населения беспозвоночных-хортобионтов под действием выбросов медеплавильного завода // *Экология*. 2009. № 4. С. 303–313. [Nesterkov A.V., Vorobeichik E.L. Changes in the Structure of Chortobiont Invertebrate Community Exposed to Emissions from a Copper Smelter / *Russ. J. Ecol.*, 2009, vol. 40, no. 4, p. 286–296].

Мухачева С.В. Экоотоксикологические особенности и структура населения мелких млекопитающих в градиенте техногенного загрязнения среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1996. 25 с.

- Мухачева С.В.* Население мелких насекомоядных млекопитающих в градиенте техногенного загрязнения среды обитания // Биология насекомоядных млекопитающих. Новосибирск, 2007. С. 81–84.
- Покаржевский А.Д., Ван Страален Н.М., Филимонова Ж.В.* и др. Трофическая структура экосистем и экотоксикология почвенных организмов // Экология. 2000. № 3. С. 211–218.
- Присный Ю.А.* Использование частот появления морфологических аномалий у жесткокрылых насекомых (Insecta, Coleoptera) в локальном мониторинге: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Белгород, 2009. 21 с.
- Сигида С.И., Пушкин С.В.* Жуки-мертвоеды, кожееды (Coleoptera: Silphidae, Dermestidae) – биоиндикаторы изменения состояния окружающей среды // Естественные науки. 2002. № 5. С. 20–25.
- Экологическая токсикология: Учеб. пос. / Под ред. В.С. Безеля. Екатеринбург: УрГУ, 2001. 136 с.
- Anderson G.S.* Factors that influence insect succession on carrion // Forensic Entomology: The Utility of Arthropods in Legal Investigations / Byrd J.H., Castner J.L. Eds. Boca Raton: CRC Press, 2010. P. 201–250.
- Blackith R.E., Blackith G.R.* Insect infestation of small corpses // J. Nat. Hist. 1990. V. 24. P. 699–709.
- Braack L.E.O.* Community dynamics of carrion-attendant arthropods in tropical African woodland // Oecologia. 1987. V. 72. № 3. P. 402–429.
- Current Concepts in Forensic Entomology / Amendt J., Goff M.L., Campobasso C.P. et al. (eds.). Dordrecht – Heidelberg – London – New York: Springer, 2010. 376 p.
- Freitag R., Hastings L.* Kraft mill fallout and ground beetle population // Atmospheric Environment. 1973. V. 7. P. 587–588.
- Fuller M.E.* The insect inhabitants of carrion: a study in animal ecology // Aust. Counc. Sci. Ind. Res. Bull. 1934. V. 82. 62 p.
- Holloway A.K., Schnell G.D.* Relationship between numbers of the endangered American burying beetle *Nicrophorus americanus* Olivier (Coleoptera: Silphidae) and available food resources // Biological Conservation. 1997. V. 81. № 1–2. P. 145–152.
- Isiche J., Hillerton J.E., Nowell F.* Colonization of the mouse cadaver by flies in southern England // Med. Vet. Entomol. 1992. V. 6. P. 168–170.
- Kočárek P.* Decomposition and Coleoptera succession on exposed carrion of small mammal in Opava, the Czech Republic // Eur. J. Soil Biol. 2003. V. 39. P. 31–45.
- Kozlov M.V., Zvereva E.L., Gilyazov A.S.* et al. Contaminated zone around a nickel-copper smelter: a death trap for birds and mammals? // Trend in biodiversity research. New York: Nova Science, 2005. P. 81–101.
- Kozminykh V.O., Esyunin S.L.* Spectra of ecological groups and the structure of Coleoptera necrobiont communities // Rus. Entomol. J. 1994. V. 3. № 1–2. P. 75–80.
- Kuusela S., Hanski I.* The structure of carrion fly communities: the size and the type of carrion // Holarct. Ecol. 1982. V. 5. P. 337–348.
- Laskowski R., Maryan'ski M.* Heavy metals in epigeic fauna: trophic-level and physiological hypotheses // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 1993. V. 50. P. 232–240.
- Mégnin P.* La faune de cadavres: application de l'entomologie à la médecine légale. Paris: Gauthier-Villars et fills, 1894. 214 p.
- Mukhacheva S.V., Kshnyasev I.A.* Population cycle in bank vole under industrial pollution // Rodents et Spatium: 11th International Conference on Rodent Biology. Myshkin, 2008. P. 24.
- Nabağlo L.* Participation of invertebrates in decomposition of rodent carcasses in forest ecosystems // Ekologia Polska. 1973. V. 21. P. 251–270.
- Nuorteva P., Nuorteva S.* The fate of mercury in sarcosaprophagous flies and in insects eating them // Ambio. 1982. V. 11. P. 34–37.
- Putman R.J.* The role of carrion-frequenting arthropods in decay process // Ecol. Entomol. 1978. V. 3. P. 113–139.
- Van Straalen N.M., Van Wensem J.* Heavy metal content of forest litter arthropods as related to body-size and trophic level // Environm. Pollut. Ser. A. Ecological and biological. 1986. V. 42. № 3. P. 209–221.
- Smith R.J., Merrick M.J.* Resource availability and population dynamics of *Nicrophorus investigator*, an obligate carrion breeder // Ecol. Entomol. 2001. V. 26. P. 173–180.
- Wolf J.M., Gibbs J.P.* Silphids in urban forests: diversity and function // Urban Ecosystems. 2004. V. 7. P. 371–384.