

УДК 574.4:550.47+574.47+504.5:66/.67

В.С. Безель, Е.А. Бельский, Е.А. Бельская, Т.В. Жуйкова, С.В. Мухачева, А.В. Нестерков
Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
bezel@ipae.uran.ru, msv@ipae.uran.ru

УЧЕНИЕ В.И.ВЕРНАДСКОГО О БИОХИМИЧЕСКИХ ЦИКЛАХ И РОЛЬ ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ БИОЦЕНОЗА В ИХ СТАБИЛИЗАЦИИ ПРИ ХИМИЧЕСКОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ СРЕДЫ

Учение В.И. Вернадского о ведущей роли живого вещества планеты в создании оптимальных условий для существования жизни и ее развития было позднее сформулировано Дж. Лавлоком и Л. Маргулисом в качестве «гипотезы Геи» (1979). Согласно этим идеям живые организмы выполняют важнейшую роль в регулировании и стабилизации геохимической среды. Чаще всего в качестве показателей, отражающих интенсивность этих механизмов, рассматривают биогенные циклы химических элементов. Поскольку основной перенос энергии и вещества в наземных экосистемах осуществляется преимущественно за счет пищевых потребностей живых организмов, то распределение химических элементов по трофическим уровням экосистем отражает интенсивность этих процессов.

Популяции живых организмов различной трофической специализации активно участвуют в стабилизации среды, выступая как в роли своеобразных биогеохимических барьеров, так и в качестве накопителей химических элементов в пищевых цепях. Антропогенная трансформация природной среды, в том числе ее химическое загрязнение неизбежно ведет к деформации этих обменных процессов, прежде всего, за счет избирательного накопления химических элементов отдельными компонентами экосистем и изменения их продуктивности.

В многочисленных публикациях широко обсуждаются данные по накоплению различными видами живых организмов химических элементов, в том числе загрязнителей, при фоновых условиях и при антропогенном воздействии на природную среду [9, 10, 11, 12, 14, 15]. Меньше работ посвящено миграции загрязнителей по пищевым цепям [20, 24, 25, 26], при этом чаще всего ограничиваются сообществом почвенных беспозвоночных [6, 7, 18].

В настоящем сообщении обсуждается участие организмов различной трофической

принадлежности в биогеохимических циклах при загрязнении природной среды аэрогенными выбросами металлургических предприятий. Исследования проводили в зоне южной тайги Среднего Урала в районах, подверженных загрязнению среды тяжелыми металлами. Выделено несколько зон с различным уровнем загрязнения почв от фоновых незагрязненных (на расстоянии в 20-30 км от источника выбросов) до буферных (4-7 км) и импактных (1-2 км). Изучены закономерности накопления химических элементов разными компонентами наземных экосистем, представляющими всю совокупность трофических уровней: депонирующая среда (почва), продуценты (растения), консументы нескольких уровней (фитофаги, зоофаги). Рассмотрено накопление химических элементов в условиях регионального фона и при их интенсивном загрязнении. Полученные данные позволили оценить количество химических элементов, вовлекаемых в биогенные циклы организмами различной трофической принадлежности и деформацию этих процессов при химическом загрязнении среды.

1. Концентрации химических элементов в системе трофических уровней

Многочисленные данные по накоплению химических элементов различными живыми организмами при загрязнении ими природной среды в полной мере не определяют состояние сообщества видов в качестве системы надорганизменного уровня. При несомненной биоиндикационной ценности этих сведений они не дают информации о возможных изменениях таких важнейших параметров биоценозов, как интенсивность продукционных процессов и уровень обмена химических элементов, т.е. параметров прямо отражающих стабильность функционирования систем биоценотического уровня. Тем не менее, ограниченность наших данных о динамике биомассы и продуктивности

отдельных звеньев сообщества вынуждает нас часто ограничиваться лишь данными о концентрации химических элементов в биомассе. Это частично оправдано, поскольку распределение последних по отдельным уровням трофической системы все же характеризует участие того или иного уровня в биогенном круговороте химических элементов.

При этом нужно иметь в виду, что содержание в живых организмах жизненно необходимых макро- и микроэлементов достаточно жестко регулируется механизмами внутреннего гомеостаза и по этой причине их уровни в тканях в определенных пределах практически не зависят от содержания в окружающей среде. Если же речь идет о высоких концентрациях тех же элементов в окружающей среде или об иных элементах, выступающих в качестве токсических агентов, то те и другие вовлекаются в биогенный обмен, а их уровни определяются потребностями в поддержании баланса энергии и вещества [2, 3, 18, 20]. В этом случае специфика накопления химических элементов различными видами организмов и различной их толерантностью может привести к смене видового состава и продуктивности целостного сообщества и, как следствие, к изменению интегральных характеристик биоценоза.

Таким образом, при оценке роли трофических уровней в стабилизации микроэлементного обмена необходимо учитывать наличие в экосистемах

специфичных по отношению к химическим элементам барьерных механизмов. На этапе первичных продуцентов речь идет о корневой системе растений, обеспечивающей необходимое минеральное питание и препятствующей избыточному поступлению химических элементов при их высоких концентрациях в почвах. Барьерная функция фитоценоза при этом может проявиться также в смене его видового состава, в результате чего при химическом загрязнении среды в сообществе продуцентов сохраняются наиболее резистентные виды и виды, способные к ограниченному накоплению загрязнителей [4]. Эффект стабилизации обмена проявляется при этом в меньшей кратности увеличения общего содержания химических элементов в подземной и надземной биомассах растений по сравнению с кратностью возрастания их концентраций в почвах. Это иллюстрирует рисунок 1, на котором штриховой линией отражена прямая пропорциональность кратности запаса элементов в биомассе растений от кратности изменения их концентраций в почвах.

Данные для большинства элементов расположены ниже штриховой линии, что свидетельствует о наличии биогеохимических барьеров в системе «почва – корневая система – надземные органы». В качестве примера рассмотрим также фрагмент трофической цепи «растительный рацион – организм млекопитающих-фитофагов (рыжая полевка)» на фоновых и химически загрязненных участках [5].

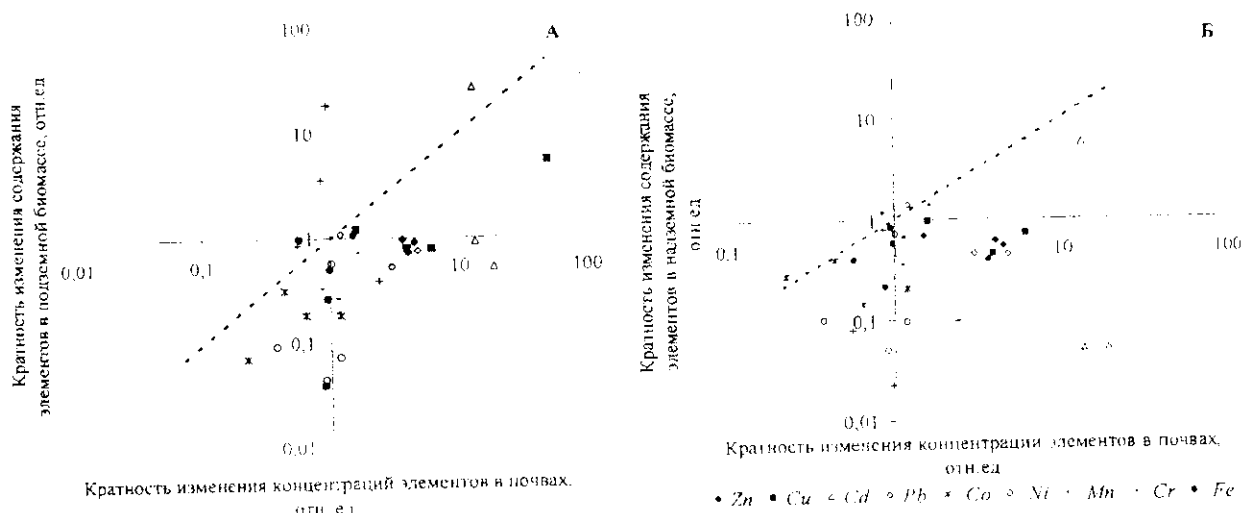


Рис. 1. Кратность изменения запаса химических элементов в подземной (А) и надземной (Б) биомассах луговой растительности в зависимости от изменения кратности их концентраций в почвах (содержание элементов в растительности и их концентрации в почвах на фоновых территориях приняты равными 1).

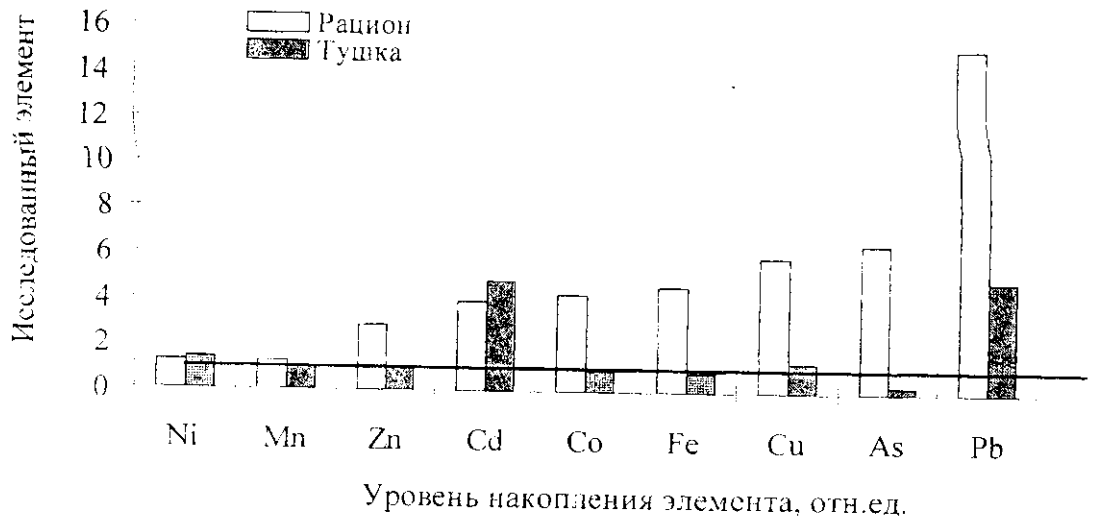


Рис. 2. Содержание химических элементов в рационах и организмах особей рыжей полевки с загрязненных территорий (уровни элементов на фоновых территориях приняты равными 1).

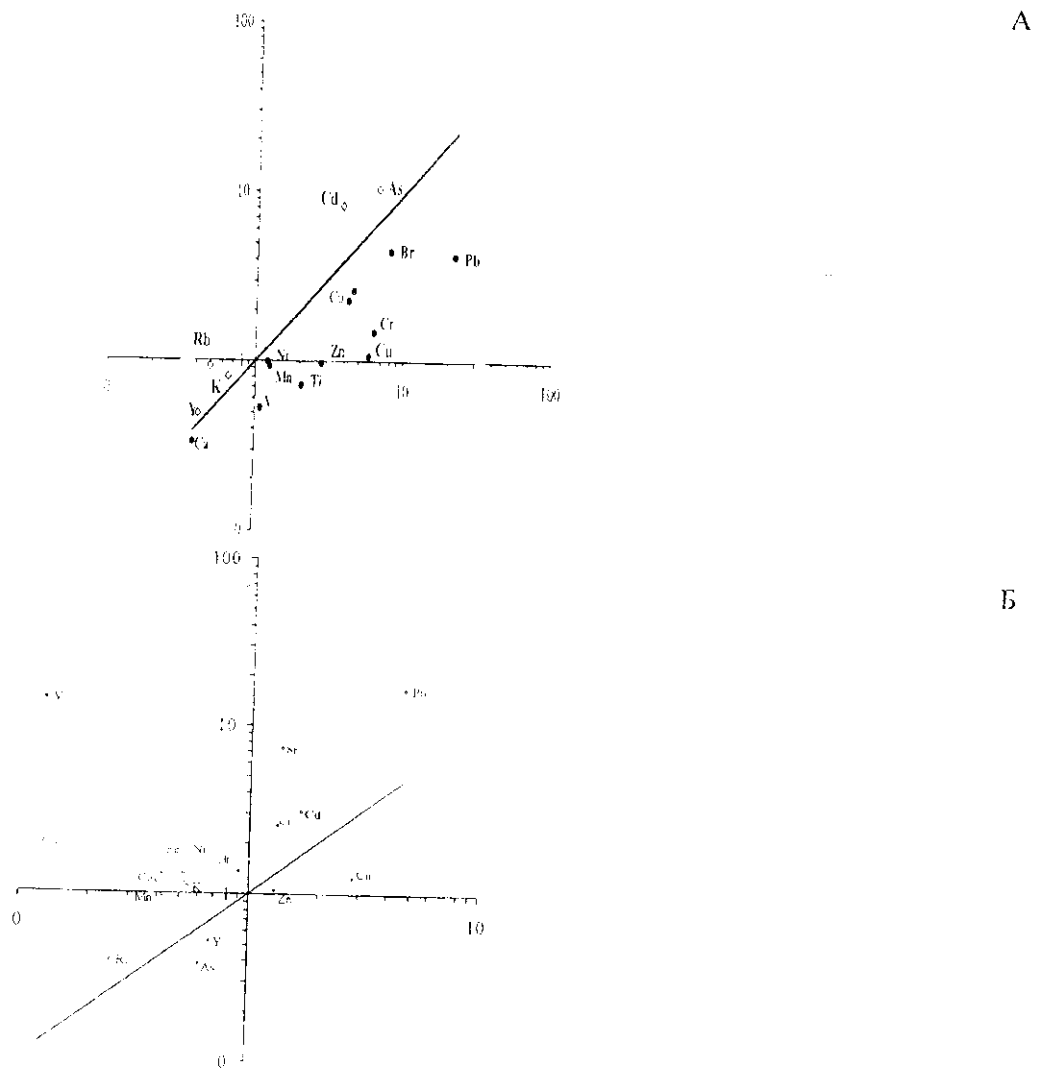


Рис. 3. Зависимость концентрации химических элементов в печени особей рыжей полевки (А) и средней буроzubки (Б) от уровней накопления в кормовых объектах животных

Содержание химических элементов в рационах мелких млекопитающих определяли по их концентрациям в содержимом желудочно-кишечного тракта (ЖКТ). Установлено, что концентрации большинства элементов (*Fe, Co, Cu, Zn, As, Pb*) в рационах и организмах рыжих полевок на загрязненных участках достоверно выше ($p < 0.05$), чем на фоновых территориях (рис. 2.). Если концентрация, например, свинца в рационе зверьков на загрязненных территориях увеличилась по сравнению с фоном в 15 раз, то в организмах животных – лишь в 5 раз. Из рассмотренных элементов только кадмий может накапливаться в организмах животных в избыточных количествах. Таким образом, имеет место ограничение транспорта химических элементов при переходе от уровня

продуцентов (рацион) к уровню консументов первого порядка [5].

Связь между поступлением химических элементов с рационом и их депонированием в организмах зверьков можно иллюстрировать также, сравнивая соответствующие кратности увеличения концентрации в организмах зверьков-фитофагов (рыжая полевка) и плотоядных (средняя бурозубка) с их содержанием в кормовых объектах обоих видов. В качестве депонирующего органа рассмотрены концентрации химических элементов в печени зверьков (рис. 3). Биссектриса соответствует прямой пропорциональности содержания элемента в рационе и в печени животных. В случае полевок все рассмотренные нами элементы расположены ниже этой линии.

Таблица 1 - Концентрации металлов (мкг/г воздушно-сухой массы) в беспозвоночных разных отрядов в двух зонах загрязнения (в скобках – количество проб). Данные 2008 г.

| Металл | Cu | | Zn | | Cd | | Pb | |
|-------------|--|---------------------|---------------------|-----------------------|-----------------|-------------------|-----------------|--------------------|
| | Зоны загрязнения: Ф – фоновая, И - импактная | | | | | | | |
| Отряд | Ф | И | Ф | И | Ф | И | Ф | И |
| Lepidoptera | 12.7±1.2 (11) | 20.8±4.1 (10) | 106.4± 16.6 (10) | 170.6± 33.5 (10) | 1.0±0.1 (11) | 3.0±1.3 (10) | 2.6±0.7 (11) | 13.5±4.2* (10) |
| Arachnidae | 73.4± 10.2 (6) | 139.6± 9.5* (5) | 303.7± 37.9 (6) | 583.5± 36.9* (5) | 10.4±1.0 (6) | 26.4±1.5* (5) | 5.6±1.1 (6) | 44.8± 11.4* (5) |
| Hymenoptera | 13.8±1.6 (18) | 35.5± 4.9* (12) | 92.8± 22.1 (17) | 304.5± 69.5* (12) | 4.0±1.7 (18) | 13.8±4.2* (12) | 5.3±0.9 (17) | 43.8±8.2* (12) |
| Diptera | 18.6±1.0 (13) | 31.5±4.6* (9) | 161.2± 35.9 (11) | 197.4± 36.0 (7) | 9.1±0.7 (12) | 12.3±2.9 (6) | 6.2±0.9 (13) | 28.9±7.6* (8) |
| Coleoptera | 15.1±1.6 (12) | 41.8±5.2* (13) | 42.0±6.2 (12) | 145.8± 11.6* (13) | 1.2±0.1 (12) | 3.5±0.7* (13) | 5.6±0.5 (12) | 35.3± 5.0* (13) |
| Orthoptera | 42.7±1.6 (5) | 140.5± 12.4* (5) | 113.6± 5.6 (5) | 204.3± 14.7* (5) | 0.6±0.04 (5) | 3.2±0.9* (5) | 3.1±0.4 (5) | 23.0±8.5* (5) |
| Homoptera | 28.9±1.0 (5) | 109.4± 19.3* (4) | 170.0± 12.4 (5) | 112.6± 36.4 (4) | 1.9±0.1 (5) | 6.0±1.6* (4) | 5.1±0.9 (5) | 14.0±3.2* (4) |
| Hemiptera | 29.6±1.5 (6) | 55.0±2.6* (6) | 46.9±16.8 (6) | 93.0± 25.1 (6) | 2.0±0.5 (6) | 4.1±0.2* (6) | 4.5±1.1 (6) | 10.7±3.2 (6) |
| Mollusca | 45.1±9.6 (5) | 233.1± 59.8* (4) | 269.7± 54.2 (5) | 1395.4± 114.4* (4) | 11.8±1.5 (5) | 106.0±6.6* (4) | 22.1±3.7 (5) | 87.2±14.4* (4) |

• отличия от фонового показателя значимы при $p < 0.05$.

Это значит, что в организмах фитофагов имеют место отмеченные выше процессы дискриминации (прежде всего на уровне стенки ЖКТ), которые ограничивают поступление элементов во внутреннюю среду организма. Для плотоядных имеет место обратный эффект: данные для большинства элементов расположены выше биссектрисы, что отражает эффект их повышенного концентрирования в организмах плотоядных. Возможно, что химическая форма большинства элементов, входящих в рацион плотоядных в отличие от растительного рациона, способствует их повышенной абсорбции в ЖКТ животных.

Другим представителем позвоночных – вторичных консументов в зоне южной тайги могут быть птицы. В качестве модельного вида птиц дуплогнезdnиков мы рассмотрели мухоловку-пеструшку в период выкармливания птенцов. По пищевым комкам

был определен видовой состав рациона пт В таблице 1 приведены концентрации некоторых металлов в организмах беспозвоночных – основных кормовых объектах этого вида. Средние концентрации некоторых химических элементов в рационах птенцов были рассчитаны с учетом вклада каждого компонента.

В градиенте загрязнения среды отмечено изменение видового состава беспозвоночных и соответственно уровня загрязнения кормовых комков у птенцов. На рисунке 4 сопоставлены возрастные концентрации химических элементов в рационах с их концентрациями в организмах мухоловки-пеструшки. Накопление Zn и Cu в организмах птенцов пропорционально возрастанию концентраций элементов в рационах. Лишь медь депонируется в организмах в концентрациях меньших, чем в рационах.

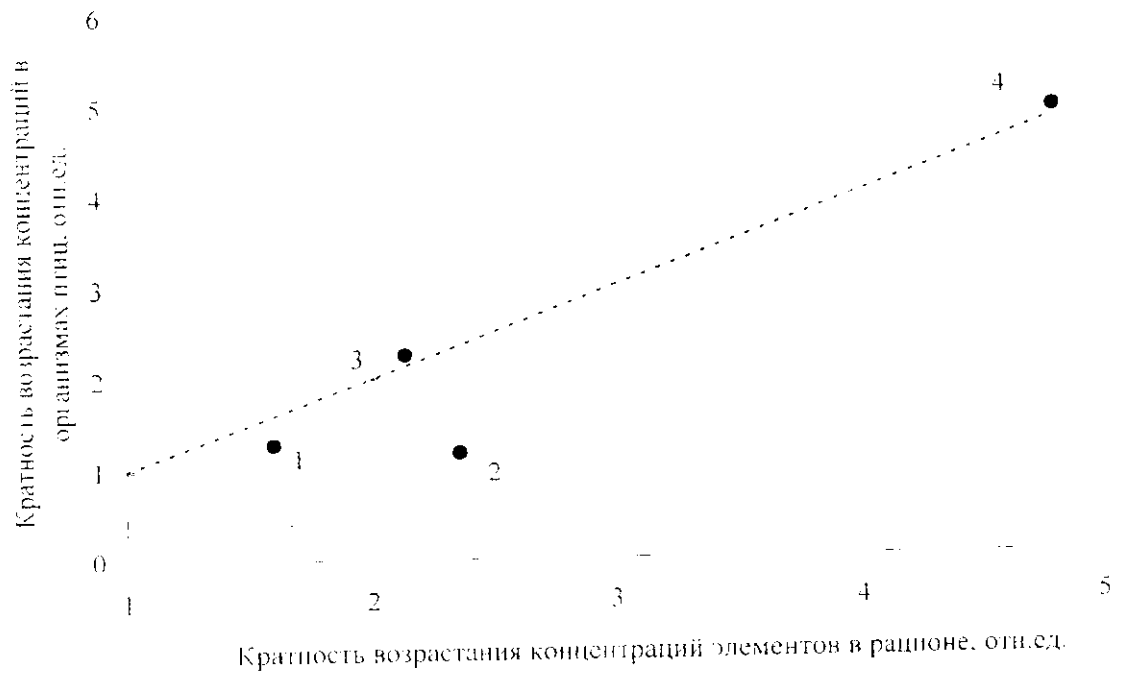


Рис. 4. Влияние возрастающих концентраций химических элементов в пищевых комках на концентрации в организмах птиц (содержание элементов в организмах птиц и их рационах фоновой территории приняты равными 1). 1 – Zn, 2 – Cu, 3 – Cd, 4 – Pb.

С точки зрения интегральной оценки состояния объектов различной трофической принадлежности определяющим является не столько содержание химических элементов в живых организмах, сколько создаваемые ими токсические нагрузки. Чаще всего в качестве такого показателя принимают суммарное превышение концентраций элементов над фоновыми значениями:

$$S_n = (1/n) \sum C_i / C_f$$

где C_i и C_f – концентрации элементов, которые могут рассматриваться как токсические на загрязненном участке и на фоновом соответственно, n – количество учитываемых элементов.

Вводимый показатель, несомненно, носит условный характер, поскольку снижен или увеличен концентраций меди адекватно изменению других элемент

например, кадмия или свинца. Тем не менее, показатель токсической нагрузки отражает некоторое общее превышение суммарного содержания химических элементов в организмах, принадлежащих различным трофическим уровням.

Токсическую нагрузку, формируемую концентрациями элементов в пищевых рационах, можно рассматривать в качестве показателя меры внешнего токсического воздействия на организмы различной трофической принадлежности. С другой стороны, реальная токсичность определяется не столько общим транзитом токсикантов с рационом через ЖКТ, сколько теми их концентрациями, которые накоплены в органах или целостном организме.

Данные рис.5 иллюстрируют распреде-

ление токсических нагрузок в системе трофических уровней мелких млекопитающих. Этот показатель рассмотрен для пищевых рационов и основных депонирующих органов животных (печень, скелет). Если фоновую пищевую нагрузку для фитофагов принять равной одной относительной единице, то во всех рассмотренных вариантах на импактных территориях имеет место превышение общей токсичности над фоновыми значениями. Максимальной является нагрузка, формируемая химическими элементами в пищевых рационах фитофагов. Эта высокая токсичность рациона полевков формируется широким спектром элементов (Cr, Co, Cu, Zn, As, Cd, Pb). Подобная "кормовая нагрузка" у средней бурозубки ниже, она формируется главным образом за счет Cu, Cd и Pb.

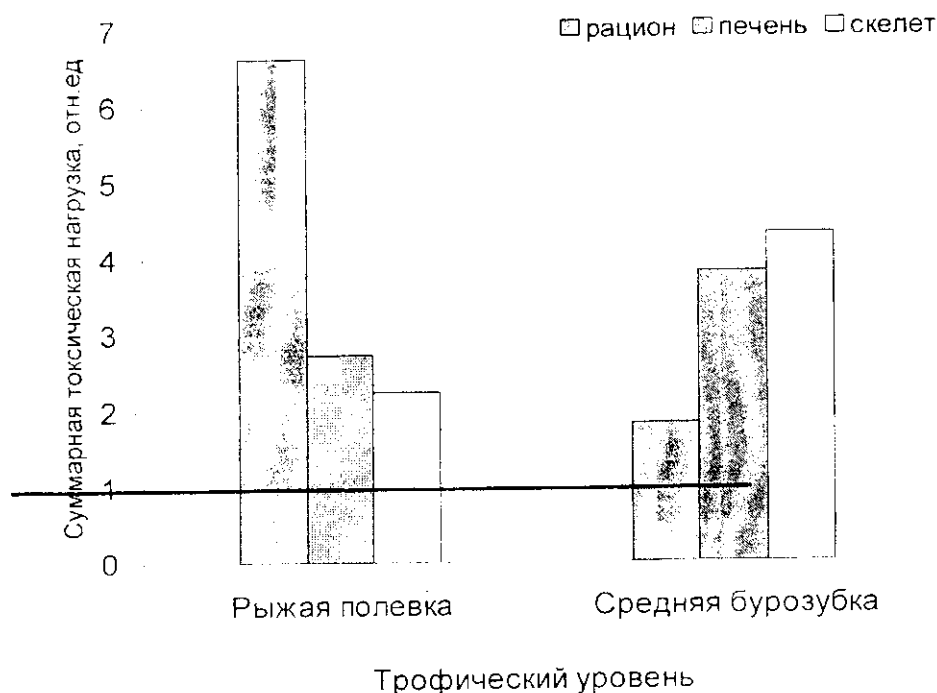


Рис. 5. Токсическая нагрузка различных трофических уровней млекопитающих.

Если же речь идет о токсической нагрузке на отдельные органы животных, то она максимальна у зоофагов и формируется в скелете и печени главным образом за счет свинца, кадмия и хрома. Эти же элементы создают большую нагрузку на те же органы полевков. Характерно, что соотношение «токсичность рациона – токсическая нагрузка на органы животного» в случае фитофагов четко отражает эффект дискриминации: в органах животного концентрации основных элементов ниже их содержания в пищевом

рационе. Обратный эффект повышенного по сравнению с рационом концентрирования элементов в органах отмечен у плотоядных.

Наиболее сложная и разветвленная система трофических связей имеет место в сообществе беспозвоночных. Нами рассмотрена система, включающая первичных продуцентов (листья шиповника) и прямо связанных с ними фитофагов (личинки пилильщика). Вторичные консументы представлены жуками (рис.6).

В градиенте химического загрязнения из исследованных химических элементов (*Cr, Mn, Fe, Ni, Cu, Zn, Cd, Sn, Pb*) токсическая нагрузка на первичных продуцентов закономерно возрастает в основном за счет *Cd*.

Sn, Pb. Эти же элементы формируют повышенную токсическую нагрузку на фитофагов и хищных животных на буферных и импактных участках (рис.6).

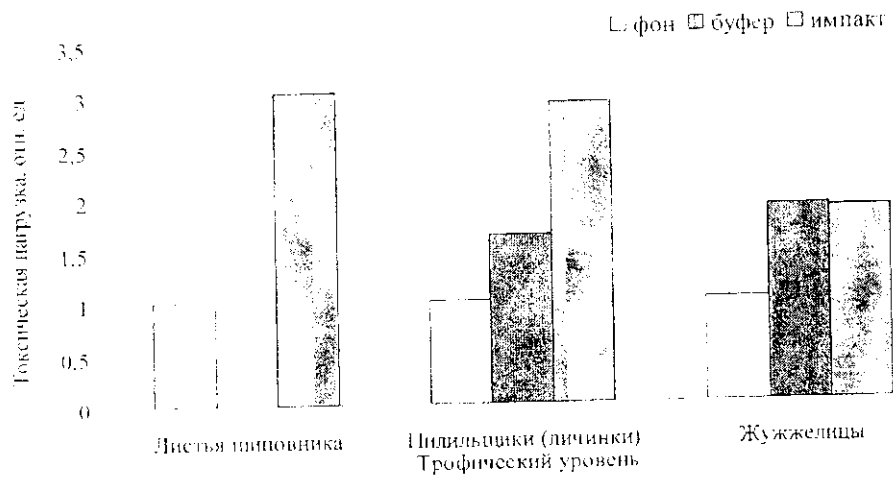


Рис. 6. Распределение токсической нагрузки по трофическим уровням беспозвоночных.

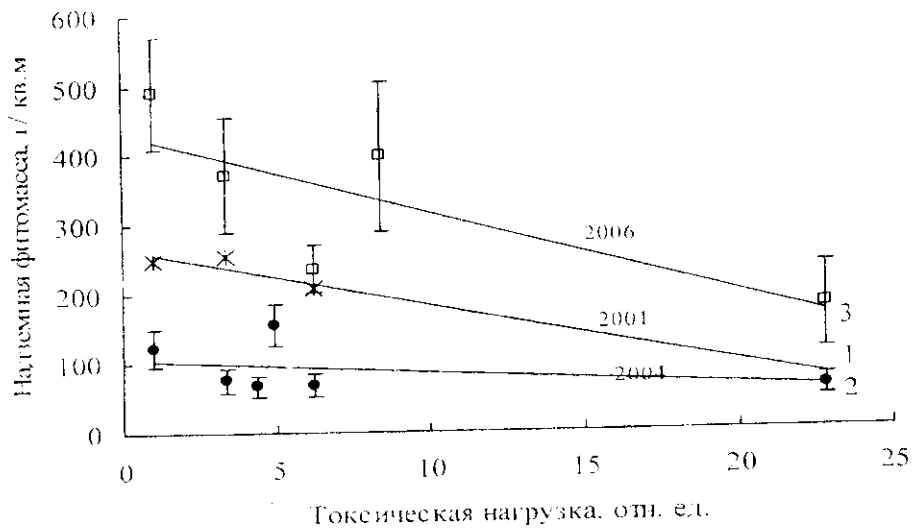


Рис. 7. Динамика надземной биомассы в градиенте токсической нагрузки. (1 – 2001 г., 2 – 2004 г., 3 – 2006 г.)

II. Биомасса трофических уровней

Важнейшей характеристикой устойчивости экосистемы является соотношение в ней биомассы трофических уровней. По данным большинства авторов в градиенте химического загрязнения закономерно снижается продуктивность биоценоза [4, 8, 22 и др.]. Наблюдения в течение ряда сезонов за продуктивностью сообщества травянистых растений показали, что суммарная надземная фитомасса на фоновом участке может изменяться от 120 г/м² в неблагоприятный 2004 год до 490 г/м² в

наиболее благоприятный 2006 г. На загрязненных участках она возрастала соответственно с 60 до 176 г/м² (рис.7).

Устойчивое функционирование биоценоза обусловлено не только поддержанием общего уровня его продуктивности, но и необходимостью сохранения соотношения биомасс различных трофических уровней. При анализе трофической системы беспозвоночных (хортобионтов) установлено, что с июня по август возрастает биомасса фитофагов на фоне и при слабом загрязнении

достигая 0,8-0,9% биомассы травянистой растительности (рис.8). При сильном загрязнении к концу сезона этот показатель резко снижается до 0,3%. В градиенте загрязнения масса зоофагов практически не зависит от сезона и не превышает 300 мг/м² сухого веса (0,2% от биомассы растительности).

Несмотря на то, что рассмотренные нами трофические группы могут быть связаны с разными ярусами растительности, можно предположить, что пищевая обеспеченность каждого трофического уровня определяется отношением его биомассы к биомассе пред-

шествующего. В рассмотренном нами сообществе хортобионтов пищевая обеспеченность фитофагов характеризуется отношением фитомассы травянистого яруса к таковой животных-фитофагов. Соответственно кормовая обеспеченность зоофагов характеризуется отношением биомасс фитофагов и хищников. При низких токсических нагрузках и на фоне обеспеченности кормом фитофагов снижается в течение сезона главным образом за счет возрастающего их обилия. Этим же объясняется возросшая кормовая обеспеченность беспозвоночных-зоофагов (рис.9).

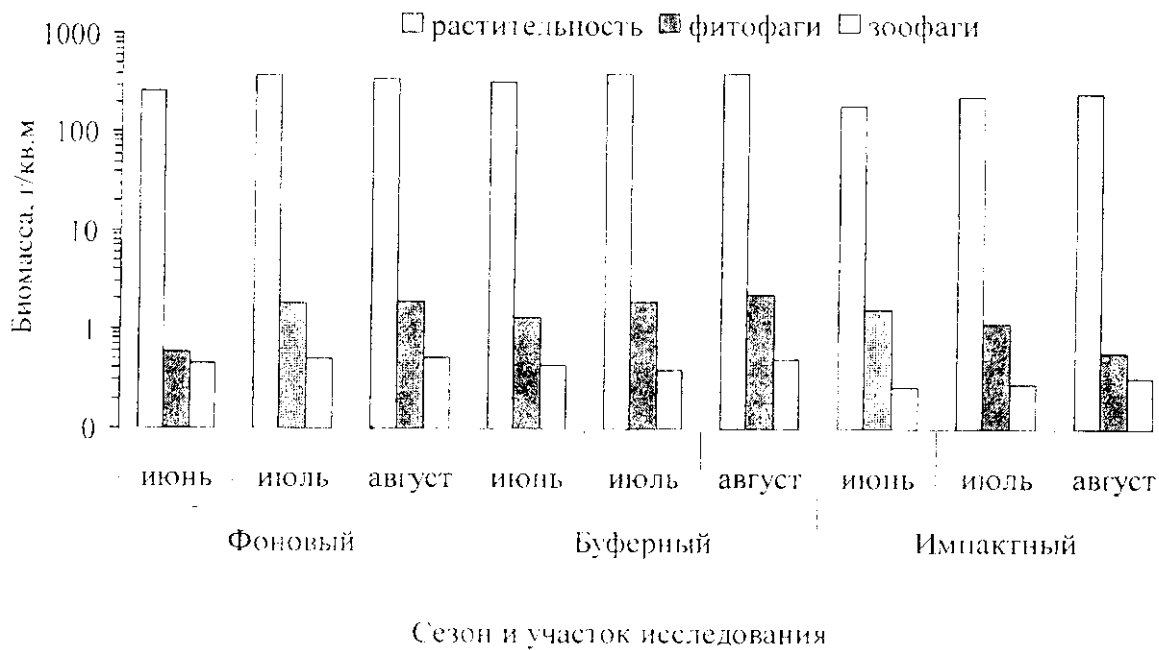


Рис. 8. Сезонная динамика биомассы растительности и хортобионтов (фито- и зоофагов) в градиенте химического загрязнения среды.

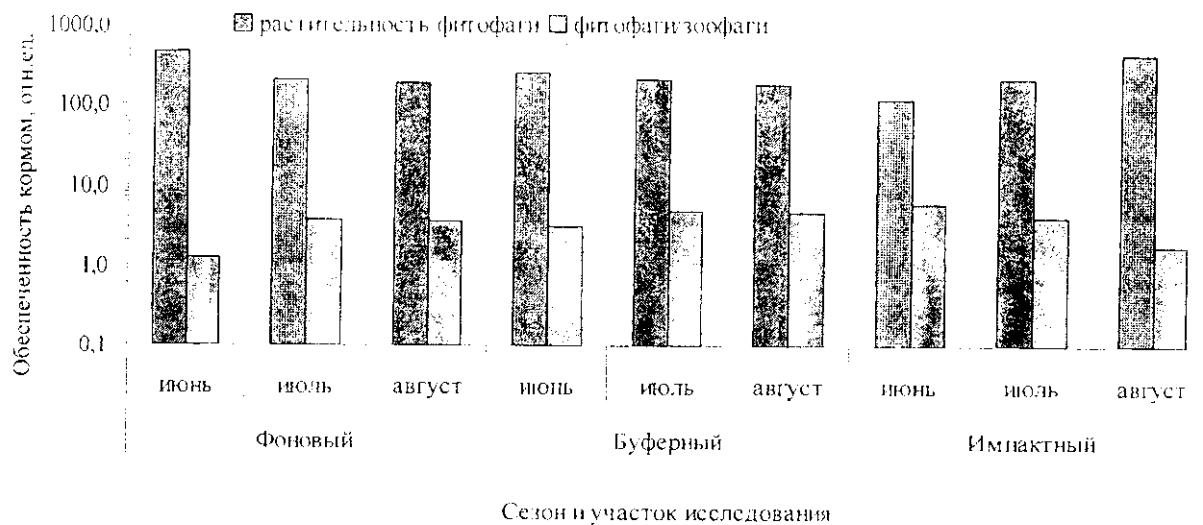


Рис. 9. Сезонная обеспеченность кормом хортобионтов различной трофической принадлежности.

На импактных участках в течение сезона количество корма доступного фитофагам возрастает. Здесь создаются благоприятные условия для появления большого количества личинок клопов-фитофагов и цикаловых, в дальнейшем в течение лета большая их часть отмирает. Несмотря на то, что появившиеся имаго не компенсируют общего снижения биомассы фитофагов, для зоофагов появление таких имаго благоприятно, поскольку возрастает эффективность охоты, что позволяет им на загрязненных участках даже увеличить свою численность, что, вероятно, ведет к снижению их кормовой обеспеченности (рис.9).

Таким образом, обеспеченность кормом животных-хортобионтов и связанная с этим биомасса трофических уровней в условиях высоких токсических нагрузок преимущественно определяется уменьшением численности фитофагов, зависящей от состояния травостоя. При этом практически неизменной остается биомасса зоофагов.

Из этих данных следует также, что химическое загрязнение среды наиболее проявляется в конце сезона, когда биомасса фитофагов значительно снижается, при практически неизменной биомассе зоофагов (рис.9).

Приводимые группы хортобионтов отличаются характером питания. Грызущие фитофаги потребляют основные и покровные ткани растений, в которых при аэрогенном загрязнении в основном депонированы химические элементы. На загрязненных территориях именно это обстоятельство может определять токсичность корма и связанное с этим значительное снижение биомассы этих видов (рис.10). Сосущие фитофаги питаются соками растений, прошедшими ряд естественных барьеров. В градиенте химического загрязнения биомассы этих видов даже несколько возрастает.

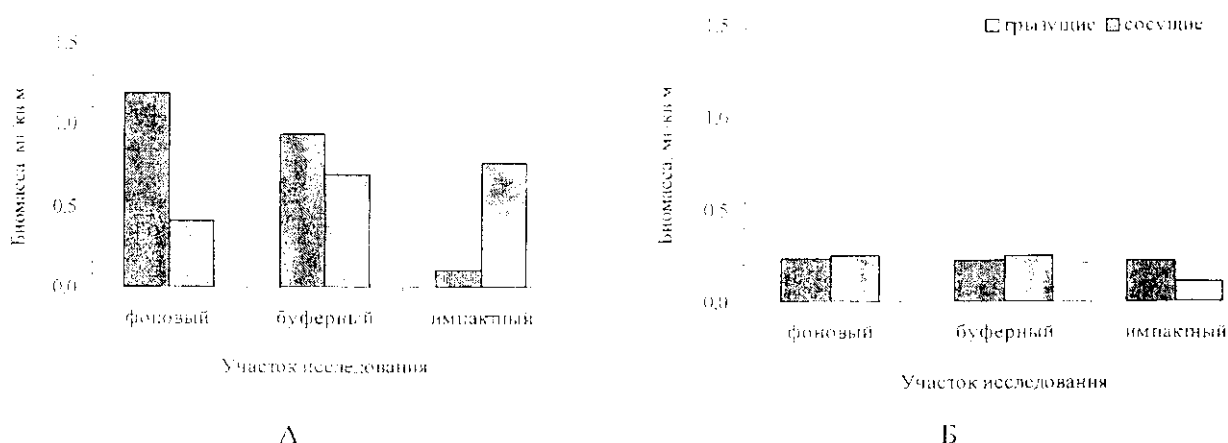


Рис. 10. Динамика средних за сезон биомасс сосущих и грызущих фитофагов (А) и зоофагов (Б) хортобионтов в градиенте токсической нагрузки.

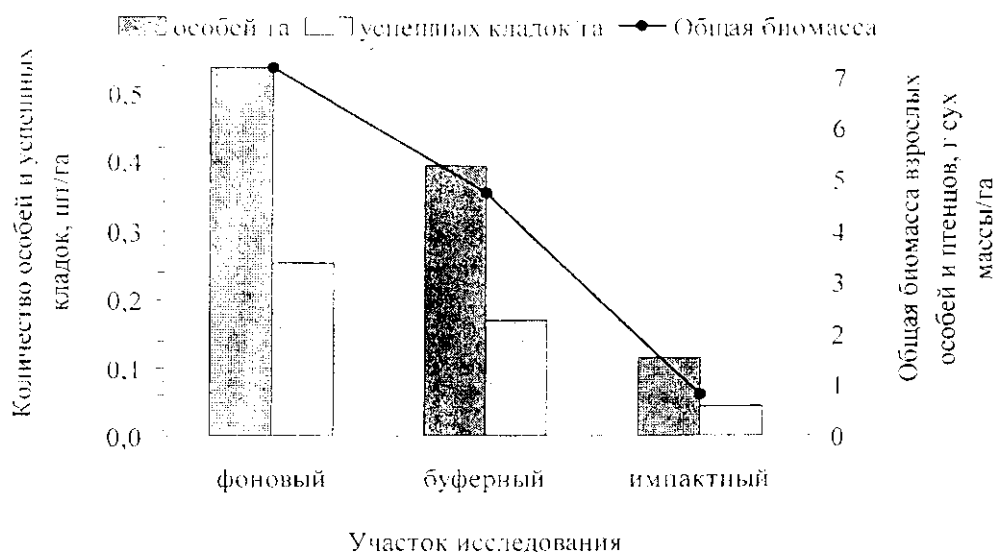


Рис. 11. Динамика обилия мухоловки пеструшки и количества успешных гнезд в градиенте токсической нагрузки.

Если считать, что на фоновых территориях соотношение биомасс грызущих и сосущих видов соответствует стабильному функционированию комплекса фитофагов, то резкое превышение обилия сосущих животных на загрязненных территориях может отражать нестабильность системы первичных консументов. При низких уровнях загрязнения практически отсутствует различие в биомассах сосущих и грызущих зоофагов-хортобионтов. На импактной территории большую биомассу имеют зоофаги-хортобионты.

Снижение биомассы отмечено и у позвоночных. Показано, что в градиенте токсической нагрузки снижается плотность взрослых особей и птиц-мухоловок. В градиенте химического загрязнения снижается эффективность размножения и сокращается количество успешных гнезд и биомасса выводка (рис. 11).

III. Биогеохимические циклы в системе трофических уровней

Интенсивность участия различных трофических уровней в биогенных циклах химических элементов следует рассматривать в качестве важнейшего показателя стабильности функционирования биогеоценоза. Вовлечение химических элементов в биогенный обмен определяется общим их запасом в организмах различной трофической принадлежности. Можно ожидать, что интенсивность подобных циклов при различных уровнях загрязнения почв, может определяться следующими факторами:

1. Возрастающими в почвах уровнями элементов в химических формах, доступных первичным продуцентам и далее организмами последующих уровней;

2. Изменением видового состава трофического уровня под влиянием химического загрязнения и связанной с этим специфичностью накопления элементов и их токсичностью по отношению к различными видами организмов;

3. Вызванное химическим загрязнением снижением обилия отдельных видов и уменьшение общей продуктивности трофического уровня.

По данным о концентрации химических элементов и биомассе можно оценить участие каждого вида организмов и соответствующего трофического уровня в формировании биогенного обмена:

$$P = \sum C_i \times M_i, \text{ мкг/м}^2,$$

где C_i – концентрация элемента в биомассе i -го вида, мкг/г; M_i – его биомасса, г/м². Суммирование ведется по всему видовому спектру трофического уровня.

Сложности подобных оценок связаны не столько с возможностями определения концентраций элементов, сколько с необходимостью оценки видового состава и биомассы каждого вида, обитающего на конкретной территории.

С учетом этих обстоятельств нами использованы данные по участию первичных продуцентов в биогенном обмене. Роль в этих процессах растительности, с одной стороны, определяется увеличением в градиенте токсической нагрузки концентраций химических элементов в почвах. С другой, вследствие деградации среды в том же градиенте снижается общая биомасса растений и изменяется видовая структура фитоценоза. Взаимодействие этих противоположно направленных факторов, в конечном счете, определяет интенсивность включения химических элементов в биогенный обмен за счет их включения в биомассу первичных продуцентов. При этом ежегодное отмирание надземной фитомассы формирует оперативный обмен микроэлементов. Элементы, содержащиеся в подземной биомассе, представляют пассивный компонент общего их запаса, интенсивность обмена которого зависит от скорости минерализации подземных и трудно поддается прямому количественному определению.

В рассмотренном нами градиенте химического загрязнения почв общее содержание тяжелых металлов в фитомассе снижается (рис.12). Исключение составляет медь, накопление которой в подземной и надземной биомассах возрастает. Причиной особого поведения меди может быть значительный градиент ее концентраций в почвах. В наших условиях при увеличении концентраций большинства элементов в почвах в 2–5 раз решающим является изменение видовой структуры сообществ и уменьшение фитомассы, запас химических элементов в которой закономерно снижается. В случае же меди определяющим является возросшие в 50 раз концентрации элемента в почвах. Изменение видового состава и продуктивности фитоценоза для этого элемента не столь значимо, поскольку все определяется возрастающими ее концентрациями в надземной фитомассе растительности.

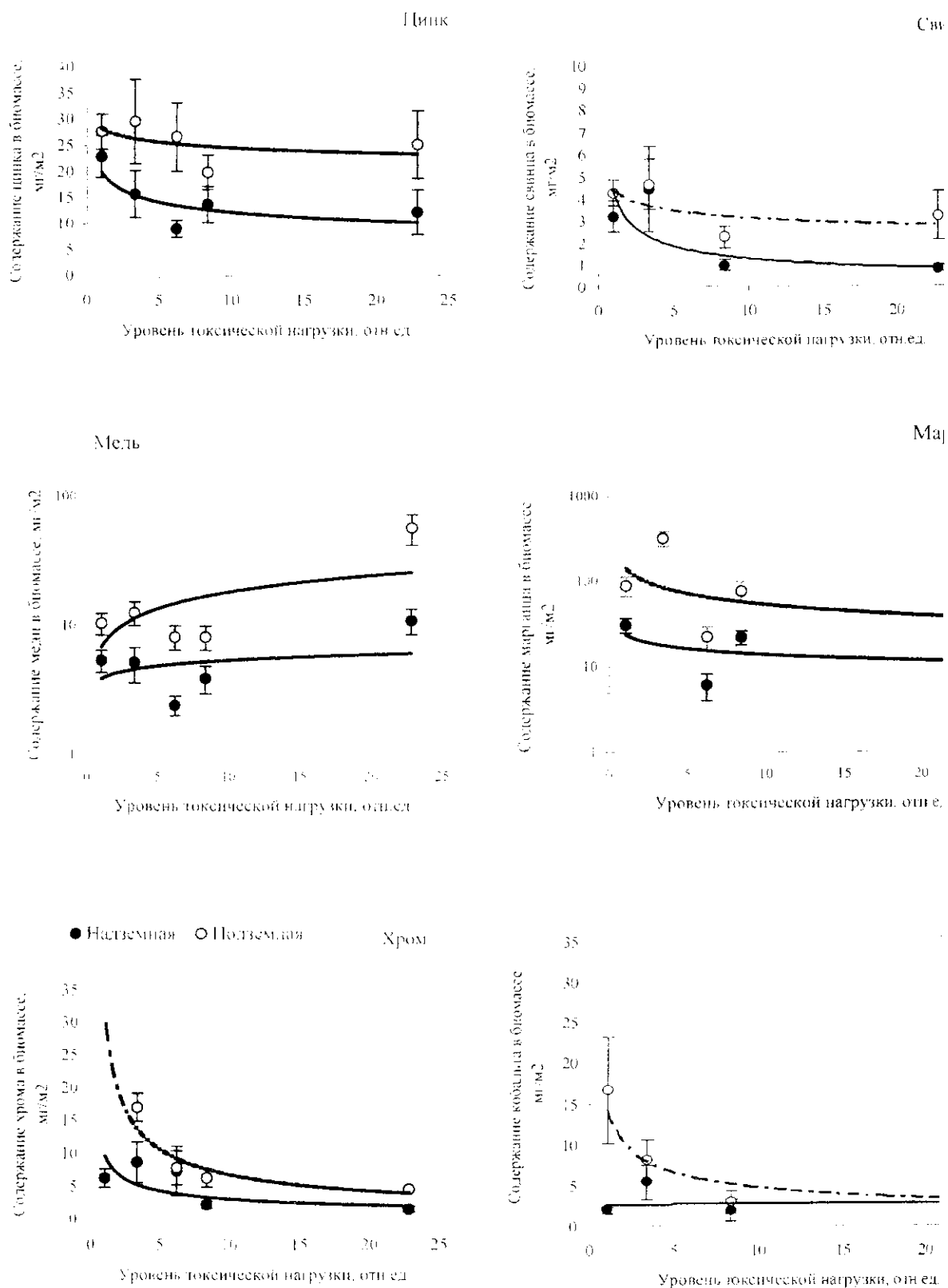


Рис. 12. Запасы химических элементов в подземной (1) и надземной (2) биомассах растений

Для оценки роли каждого из рассмотренных факторов в формировании биогенных циклов химических элементов дугвыми сообществами растений в фоновых условиях и при загрязнении среды проведен анализ множественной регрессии. В качестве факторов, влияющих на запас элементов в биомассе и, следовательно, участвующих в биогенном обмене, рассмотрены: уровень токсической нагрузки, концентрации химических элементов в почвах, показатели видового сходства Чекановского-Сьеренсена, подземная и надземная биомассы растений. Показано, что определяющим фактором, влияющим на запас химических элементов в фитоценозе, является общая подземная и надземная биомасса растений (см. табл. 2). Интересно, что возрастающие концентрации элементов в почвах достоверно не влияют на их включение в биогенные циклы. Стандартизованные коэффициенты множественной регрессии этого показателя часто имеют даже отрицательное значение. Прямая зависимость между содержанием металла в почве и биомассе растений показана только для хрома. Отметим также, что на накопление растениями меди и свинца достоверно влияет общая токсическая нагрузка, величина которой в значительной степени определяется сильно возрастающими концентрациями данных металлов в почве.

Проведенный анализ подтвердил тот факт, что решающим для накопления химических элементов в биомассе растений является не прямое увеличение их концентраций в почвах, а вызванная этим химическая деградация среды, смена видового состава и, главным образом, снижение общей биомассы фитоценоза.

К сожалению, в настоящее время роль животных в биогенных циклах химических элементов изучена явно недостаточно [1, 5, 9, 13, 17, 18, 23]. Это в полной мере относится к такому важному звену наземных экосистем, как популяции позвоночных, влияние которых на биогенный круговорот химических элементов на уровне первичных консументов сложно и многогранно [19, 20].

Типичные представители наземных позвоночных животных - мелкие млекопитающие - в силу их интенсивного метаболизма потребляют большое количество пищи. Потoki химических элементов через популяции этих фитофагов являются основной формой их участия в круговороте веществ, реализуемого благодаря транзиту элементов в

составе корма через их ЖКТ, а также за счет их депонирования в организмах животных и последующего «животного опада».

Для оценки общего количества химических элементов, содержащихся в популяции мелких млекопитающих, кроме данных по динамике численности зверьков, необходимо знать массу отдельных особей, которая зависит от пола, возраста и репродуктивного статуса животного. Данные, полученные нами ранее в ходе многолетнего обследования размерно-весовых характеристик добытых зверьков [16], позволили рассчитать массу "условной" особи (с учетом специфики демографической структуры популяции и ее изменения в градиенте химического загрязнения среды).

Полученные данные позволяют оценить общее количество рассмотренных нами химических элементов, содержащееся в популяциях рыжих полевок на фоновом и импактном участках (рис.13).

Следует подчеркнуть, что годовые колебания уровней накопления всех рассмотренных элементов в популяциях четко отражают многолетнюю динамику численности зверьков. При этом если оперировать средними за весь период наблюдений данными, то некоторые из элементов (*Cu*, *Ca*, *Mn*, *Ti*, *Ni*) на фоновой территории вовлекаются в биомассу природных популяций примерно в 1.5-3.0 раза интенсивней, чем на импактных участках. Содержание других элементов (*Pb*, *Cd*) в биомассе населения рыжей полевки на загрязненной территории более чем в 2 раза, а *Zr* и *Sn* - в 1.5 раза превышают таковые в фоновой популяции [5].

Согласно нашим оценкам общее количество элементов, которое содержится в биомассе мелких млекопитающих и ежегодно в виде «животного опада» включается в биогенный обмен на фоновых территориях, в 30-100 раз превышает их содержание в общей биомассе копытных млекопитающих [9].

Еще в большей степени мелкие млекопитающие участвуют в биогенном обмене за счет транзита химических элементов через ЖКТ с пищей. Известно, что из общего количества потребляемых животными-фитофагами минеральных веществ с калом выводится около 60%, с мочой - 40% [21]. С другой стороны, влияние млекопитающих на биогенный круговорот химических элементов не ограничивается объемом изъятия наземной биомассы.

Речь идет об интенсивной ферментативной обработке в ЖКТ животных-фитофагов части первичной продукции наземных экосистем. При достаточном увлажнении неперевариваемые остатки пищи разлагаются быстрее, чем ненарушенный растительный материал. Участие сапрофильного комплекса ведет к ускоренной минерализации экскрементов и замыканию биогенного цикла химических элементов [1]. Таким образом, млекопитающие-фитофаги, играя активную роль в ускоренном разложении и минерализации растительного органического вещества, выступают в качестве первичных редуцентов. К сожалению, данные по изменению биогенного обмена зольных элементов в условиях химического загрязнения среды в литературе практически отсутствуют.

Количество химических элементов поступающих в ЖКТ животных, определяет не только их концентрацией в рационе, но и общим объемом потребляемого корма. Основания собственных исследований оценили суточное потребление корма полевыми разными функционально-возрастными группами [16]. Выполненные расчеты показали, что в среднем одна "условная" особь потребляет около 3 г корма (в пересчете сухой вес) в сутки. Концентрации элементов в рационе и рассчитанный нами объем корма потребляемого такой полевой, а также средняя численность животных позволяют оценить количество химических элементов ежедневно проходящих через популяционную группировку зверьков, обитающих на загрязненных и фоновых участках.

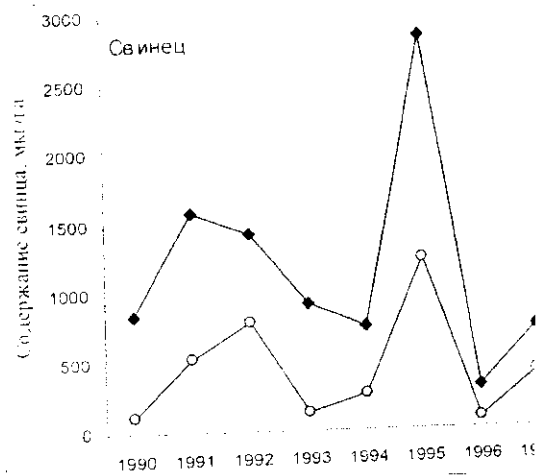
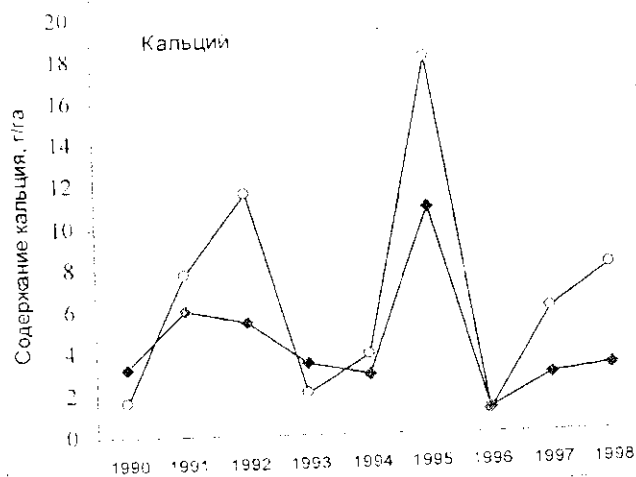
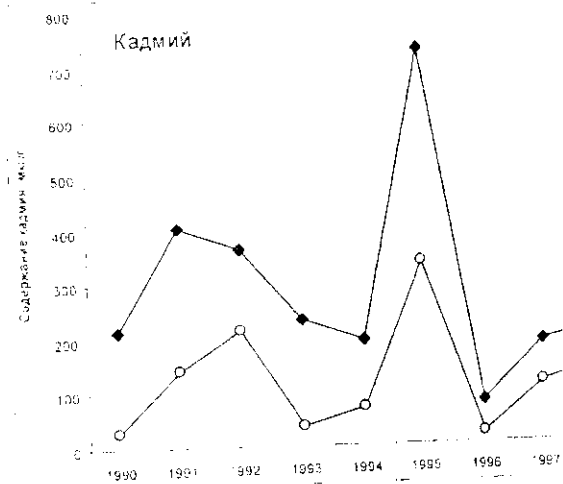
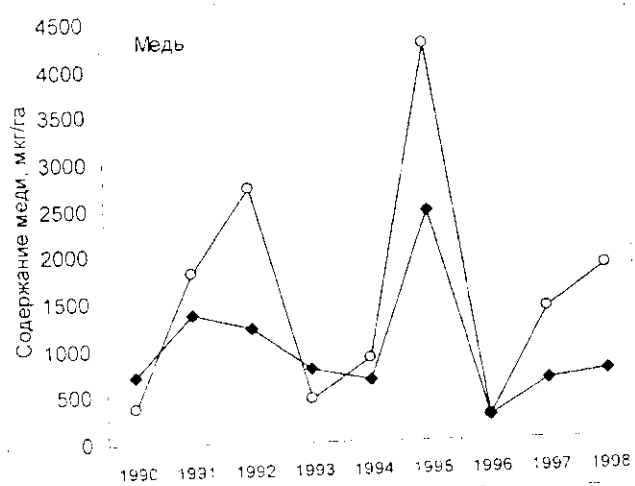


Рис. 13. Многолетняя динамика содержания химических элементов в биомассе полевков на фоновых и загрязненных территориях

Если полагать, что элементный состав рационов полевок в течение года изменяется незначительно, то общее количество химических элементов, проходящих с пищей через их популяции, в среднем за весь период наблюдений может достигать на фоновых участках следующих значений: *Ca* - свыше 900 г/га, *Fe* - 7 г/га, *Zn* - около 2 г/га. за год. В этих условиях транзит *Pb* не превышает 400 мг/га в год. Следует отметить, что в год максимальной численности зверьков (1995 год, при численности зверьков на фоне 36.5 особей/га) транзит *Ca* через популяцию за год может достигать 2,4 кг/га, *Pb* - 1 г/га., *Cu* - 800 мг/га, *Zn* - 4.5 г/га, *Cd* - 68 мг/га. Несмотря на то, что численность зверьков на загрязненных территориях в тот же год снижена по сравнению с фоновой более, чем в 2 раза (16.5

особей/га), за счет высоких концентраций элементов в пищевых объектах общий годовой транзит элементов - через популяцию возрастает у *Pb* до 5,6 г/га, *Cu* - 2.1 г/га, *Zn* - 5.8 г/га, *Cd* - 100 мг/га.

Можно сравнить средние за все годы наблюдений содержания элементов в популяционной биомассе с их суточным потреблением полевыми с кормом (рис.14). Для всех рассмотренных нами элементов (кроме *Cd*) за сутки через ЖКТ животных транзитом проходит большее их количество, чем содержится в биомассе. Для свинца и кобальта это различие достигает 3-кратной величины, для меди, кадмия - в два раза. Максимально различаются данные для мышьяка.

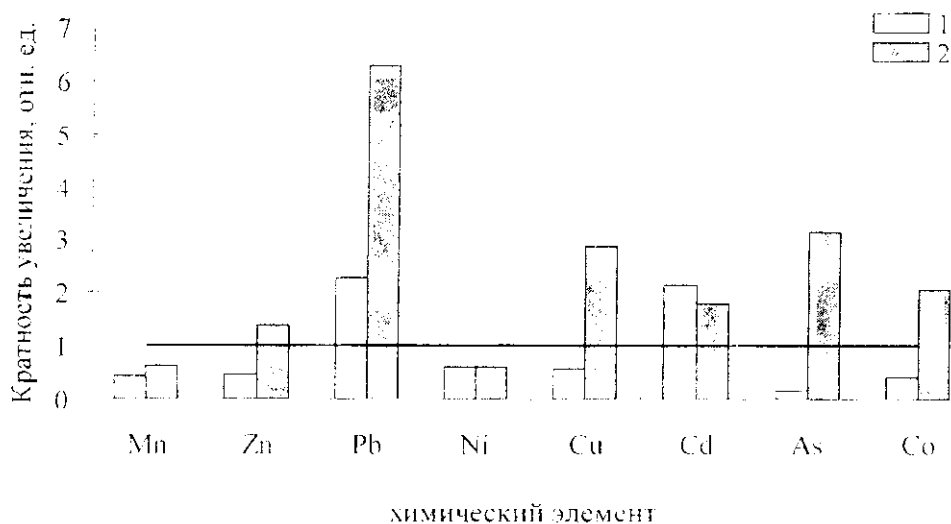


Рис. 14. Кратность увеличения содержания химических элементов в организмах полевок (1) и суточного транзита элементов через ЖКТ (2) на импактной территории по сравнению с фоновыми участками. Линией отмечен фоновый уровень показателей.

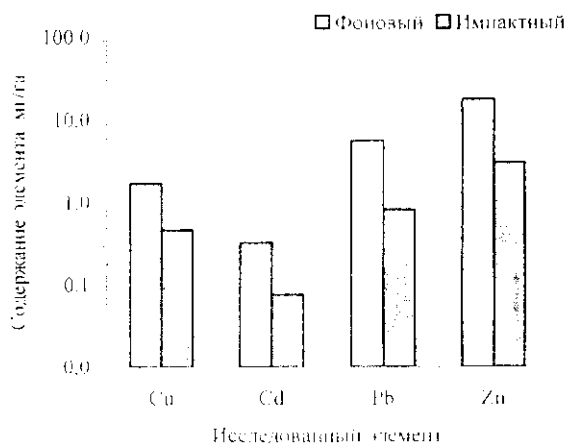
Поскольку мы рассмотрели популяции короткоциклового животных, продолжительность жизни которых не превышает года, то можно считать, что содержание элементов в популяционной биомассе отражает годовой цикл их обмена. Тогда пищевой транзит элементов через популяцию осуществляется в течение всего года, т.е. объем потребляемой первичной продукции, подверженной ферментативной обработке в ЖКТ и последующей ускоренной ее минерализации в сотни раз превышает таковой при минерализации популяционной биомассы.

Важно отметить также то, что в отличие от растительности, в которой вынос химических элементов в наземную биомассу

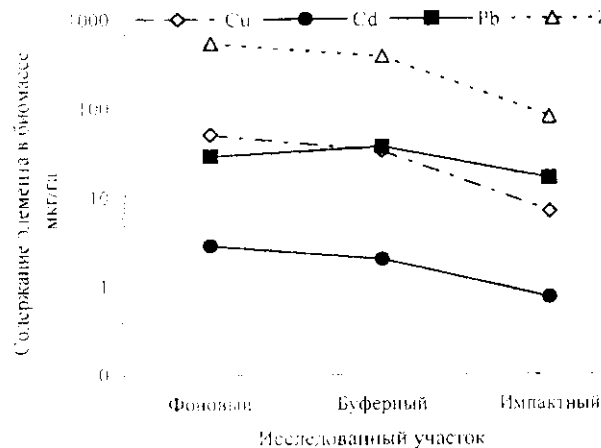
(пищевые ресурсы для фитофагов) в градиенте токсической нагрузки, закономерно снижается (за исключением *Cu*, рис. 13), транзит большинства элементов через популяции млекопитающих-фитофагов на загрязненных участках возрастает. Исключением являются марганец и никель, которые в нашем случае практически не изменяются в градиенте загрязнения среды. Подобные, отмеченные в том же градиенте различия в накоплении химических элементов в растительной наземной биомассе и потребление растительного корма животными-фитофагами, вероятно, связано с различной реакцией организмов, принадлежащих разным трофическим уровням.

В градиенте загрязнения среды изменяется видовой состав растительного сообщества, его биомасса и накопление в ней химических элементов. В связи с этим у фитофагов возрастает содержания элементов в

пищевом рационе, однако снижение обилия зверьков, вызванное деградацией стадий и обитания, не столь значительно, чтобы существенно уменьшить общий пищевой транзит элементов через популяцию.



А



Б

Рис. 15. Участие популяционных группировок мухоловки пеструшки в биогенном обмене химических элементов. А. Транзит с кормом у птиц и итенцов. Б. Содержание элементов в биомассе 1 – Zn; 2 – Pb; 3 – Cu; 4 – Cd.

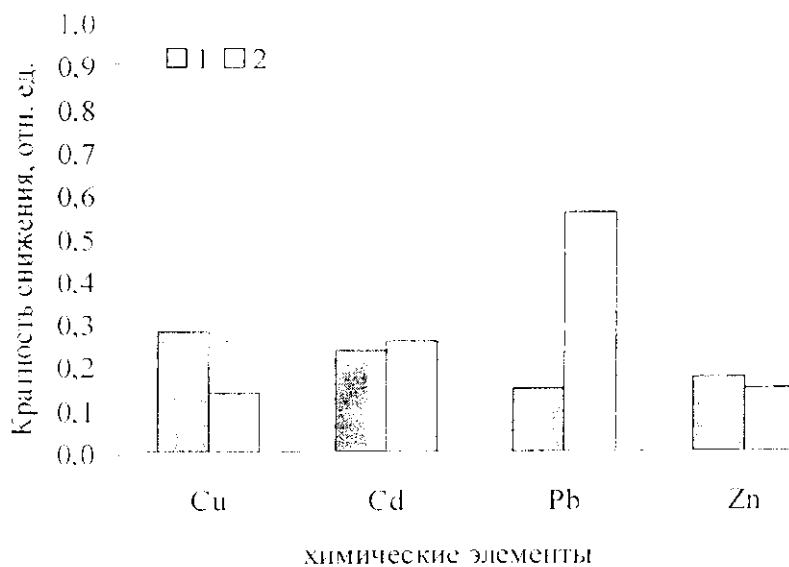


Рис. 16. Снижение по сравнению с фоном транзита металлов с пищей (мкг/га.сут) и содержание их в биомассе популяций мухоловки-пеструшки (мкг/га) в градиенте токсической нагрузки. 1 – поток химических элементов через ЖКТ. 2 – содержание элементов в популяционной биомассе мухоловки-пеструшки.

Подобно мелким млекопитающим участие птичьего населения в круговороте химических элементов реализуется благодаря их транзиту через желудочно-кишечный тракт и за счет депонирования в популяционной

биомассе птиц. Полученные для мухоловки-пеструшки данные по объему потребляемого корма и концентрации в нем химических элементов, а также плотности (биомассы) популяционных группировок птиц позволяют оценить геохимическую роль этого

компонента биоценоза. На рисунке 15 представлен транзит химических элементов через популяционную группировку птиц за наиболее активный гнездовой период их жизни на фоновом и максимально загрязненном участке и общее содержание элементов в биомассе животных. Сравнение содержания некоторых металлов в

популяционной биомассе птиц с уровнем их суточного потребления в гнездовой период показало, что на загрязненной территории эти показатели составляют от 10 до 30 % их фоновых значений (рис.16). Максимально лишь содержание свинца в популяционной биомассе (до 60% от фона).

Значение стандартизованных коэффициентов множественной регрессии для подземной (1) и наземной (2) биомасс фитоценоза

| Показатели | Zn | | Cu | | Pb | | Co | | Mn | | Cr | |
|-------------------------------|-------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 |
| Химическая нагрузка | 0,06 | 0,10 | 0,46* | 0,01 | 0,73* | 0,47* | 0,01 | 0,23 | -0,10 | 0,06 | -0,10 | 0,09 |
| Концентрация элемента в почве | 0,28 | 0,06 | -0,21 | -0,09 | -0,17 | 0,20 | 0,08 | -0,24 | 0,11 | -0,08 | 0,38* | 0,53* |
| Видовое разнообразие | 0,29* | 0,08 | 0,05 | -0,19 | 0,14 | 0,28 | -0,15 | 0,10 | -0,12 | -0,11 | 0,07 | 0,14 |
| Биомасса | 0,44* | 0,57 | 0,67* | 0,74* | 0,18 | 0,37* | 0,68* | 0,39* | 0,16 | 0,34* | 0,59* | 0,43* |

Примечание: *Статистически значимое значение коэффициента регрессии ($P < 0,05$)

Таким образом, участие позвоночных животных в биогенных циклах химических элементов при интенсивном загрязнении среды обитания прямо зависят от трофической принадлежности. Млекопитающие-фитофаги (рыжая полевка) в градиенте химического загрязнения интенсифицируют обмен элементов как при повышенном их накоплении в популяционной биомассе, так и за счет пищевого транзита. Животные - вторичные консументы (мухоловка-пеструшка) в тех же условиях ограничивают интенсивность этих процессов. Содержание элементов в биомассе птиц и их пищевой транзит на загрязненных территориях снижается.

Заключение

Стабильность природных экосистем в экстремальных условиях существования поддерживается рядом механизмов, в том числе за счет адаптивной перестройки их трофической структуры. Поскольку в основе такой структуры лежит удовлетворение пищевых потребностей живых организмов, то в условиях химического загрязнения среды подобная перестройка должна отразиться на интенсивности биогенного обмена химических элементов. Можно выделить следующие факторы, определяющие участие живых организмов в биогенных циклах:

- В градиенте химического загрязнения среды увеличивается прямое депонирование химических элементов в биомассе организмов различной трофической принадлежности.

- В том же градиенте в результате химической деградации среды происходит смена биоценологических условий, выраженных в изменении видового состава и продуктивности соответствующего трофического уровня.

Таким образом, участие каждого трофического уровня в формировании биогенного обмена химических элементов при химическом загрязнении среды определяется сочетанным влиянием факторов прямого увеличения концентраций элементов в биомассе организмов и степенью вызванного этим изменения видового состава и общей продуктивности соответствующего уровня.

На уровне первичных продуцентов (в нашем случае сообщество травянистой растительности) по мере увеличения загрязнения почвы отмечено закономерное снижение общего количества химических элементов, в том числе выступающих в качестве токсических агентов, содержащихся в наземной и подземной биомассах. Показано, что подобная барьерная функция фитоценоза обусловлена биоценологическими условиями.

прежде всего значительным снижением биомассы.

С другой стороны, в случае меди, концентрации которой в градиенте загрязнения возрастают более, чем в 50 раз, отмечен обратный эффект, в результате чего в растительную биомассу в градиенте загрязнения выносятся все возрастающие объемы этого элемента.

Следующий уровень первичных консументов, представленный в нашем случае млекопитающими-фитофагами, показал обратный эффект. По мере увеличения содержания химических элементов в пищевых рационах животных возрастает общее их количество в животной биомассе. Видимо ухудшение биоценологических условий среды обитания, прямо определяющее обилие первичных консументов на участках с различной токсической нагрузкой, играет не столь значимую роль в транзите элементов через ЖКТ животных и накоплении их в популяционной биомассе.

Уровень вторичных консументов, представлен плотоядным видом млекопитающих (бурозубки) и локальными популяционными группами насекомоядных птиц. Общее содержание химических элементов в биомассе млекопитающих и птиц в градиенте загрязнения снижается, независимо от возросших их концентраций в пищевых рационах, что вновь отражает некоторую барьерную функцию этого трофического уровня.

Таким образом, в условиях химического загрязнения среды реакция трофической системы биоценоза выражается в периодической смене механизмов ограничения и увеличения интенсивности накопления химических элементов в биомассах соответствующих уровней. Подобная смена роли последовательных уровней в формировании биогенного обмена химических элементов можно рассматривать в качестве некоторой адаптивной реакции трофической системы на химическую деградацию среды.

С другой стороны, в ряде случаев можно говорить о признаках нестабильности этой системы. В этой связи следует отметить обеднение определяемого по показателю Чекановского-Сьеренсена видового состава фитоценозов на загрязненных участках. Это, несомненно, отражается на состоянии следующих трофических уровней и свидетельствует о нестабильности системы. Добавим, что если при отсутствии загрязнения при смене условий вегетации возможно

значительное изменение продуктивно фитоценоза, то биомасса растительно загрязненных территорий изменяется меньшем диапазоне. Это, вероятно, так свидетельствует об ограниченности адаптационных возможностях первичных продуцентов под влиянием токсических факторов.

В градиенте химического загрязнения среды показано увеличение концентрации химических элементов и создаваемой токсической нагрузки у плотоядных животных (средняя бурозубка, мухоловка-пеструшка) сравнению с их пищевым рационом. Это означает, что организмы высших трофических уровней в ряде случаев могут оказывать критическим звеном этой системы. Это подтверждается и анализом биомассы трофических уровней хоргобионтов. В холодного сезона на загрязненных территориях кормовая обеспеченность зоофагов оказалась минимальной за счет вызванной токсичностью резкого снижения численности фитофагов-хоргобионтов.

Приводимые результаты имеют неоднозначный и частный характер, поскольку они приурочены к конкретной природно-климатической зоне, к определенному спектру элементов – загрязнителей, длительно токсического воздействия и т.д. Однако этот анализ подтверждает и детализирует положение В.И. Вернадского о ведущей роли живых организмов в биогенном обмене химических элементов при фоновых условиях и при антропогенном загрязнении природных экосистем.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 07-04-00075-а) Федерального агентства по образованию (Темплан ЦИР ИГСПА, задание в 2009 г. Программы развития ведущих научных школ РФ (ИП-1022.2008.4).

ЛИТЕРАТУРА

1. Абатуров Б.Д. Млекопитающие компонент экосистем. Москва: Наука, 1984. 285 с.
2. Безель В.С. Популяционная экология млекопитающих. М.: Наука, 1984. 127 с.
3. Безель В.С. Экологическая токсикология популяционный и биоценологические аспекты. Екатеринбург, Гошкин, 2008. 280 с.
4. Безель В. С., Жуйкова Т. В. Химическое загрязнение среды: участие травянистых

- растительности в биогенных циклах химических элементов // Экология. 2007. № 4. С. 259-267.
5. Безель В.С., Куценогий К.П., Мухачева С.В., Савченко Т.И., Чанкина О.В. / Элементный состав рационов питания и тканей мелких млекопитающих различных трофических уровней как биоиндикатор химического загрязнения окружающей среды. // Химия в устойчивом развитии. 2007. № 15. С. 33-42.
 6. Бутовский Р.О. К вопросу о распределении тяжелых металлов в трофических цепях наземных членистоногих // Агрехимия. 1994. № 5. С. 71-78.
 7. Бутовский Р.О. Устойчивость комплексов почвообитающих членистоногих к антропогенным воздействиям. М.: 2001. 321 с.
 8. Воробейчик Е.Л., Хаштемирова Е.В. Реакция лесных фитocenозов на техногенное загрязнение: зависимость «доза-эффект» // Экология/ 1994. № 3. С.31-43.
 9. Ермаков В.В., Тютиков С.Ф. Геохимическая экология животных. М.: Наука. 2008. 312 с.
 10. Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях М.: Мир, 1989. 430.
 11. Криволуцкий Д.А. Радиоэкология сообществ наземных животных. М.: Энергоатомиздат. 1983. 88 с.
 12. Криволуцкий Д.А., Усачев В.Л., Рябцев И.А., Тарасов О.В. Миграция радионуклидов глобальных выпадений в трофических цепях биогеоценозов арктических зон // Журн. общ. биол. 1989. Т. 50. № 5. С. 595-605.
 3. Криволуцкий Д.А., Покаржевский А.Д. Роль почвенных животных в биогенной миграции кальция и стронция-90 // Журн. общ. биол. 1974. Т.35. №2. С. 263-269.
 4. Лебедева Н.В. Накопление тяжелых металлов грибами на юго-западе России // Экология. 1997. №1. С. 45-50.
 5. Лебедева Н.В. Экотоксикология и биогеохимия географических популяций грибов. М.: Наука, 1999. 199 с.
 6. Мухачева С.В. Особенности питания рыжей полевки в условиях техногенного загрязнения среды обитания // Сиб. экол. журн. 2005. № 3. С.523-533.
 17. Мухачева С.В., Безель В.С. Роль мелких млекопитающих в формировании биогенных циклов химических элементов в наземных экосистемах // Матер. III междунар. науч. конф. «Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах». Днепро-петровск. Изд-во ДНУ. 2005. С. 488-490.
 18. Покаржевский А.Д. Геохимическая экология наземных животных. М.: Наука. 1985. 300 с.
 19. Покаржевский А.Д., Исаев С.И. Миграция кальция в популяциях наземных животных // Экология. 1977. № 4. С. 47-50.
 20. Покаржевский А.Д., Ван Страален Н.В., Филимонова Ж.В., Зайцев А.С., Бутовский Р.О. Трофическая структура экосистем и экотоксикология почвенных организмов // Экология. 2000, № 3. С.211-218.
 21. Потребность жвачных животных в питательных веществах и энергии. М.: Колос. 1968. 414 с.
 22. Черненко Т.В. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение. М.: Наука, 202. 190 с.
 23. Besel V.S., Koutzenogii K.P., Mukhacheva S.V., Chankina O.V., Savchenko T.I. Using of Synchrotron radiation for study of multielement composition of the small mammals diet and tissues // Nuclear Instruments and Methods in Physics Research. A. 2007. Vol. 575. P.218-220.
 24. Dmowski K., Karolewski M.A. Cumulation of zinc, cadmium and lead in invertebrates and in some vertebrates according to the degree of an area contamination // Ekologia polska. 1979. Vol. 27, № 2. P. 333-349.
 25. Grimshaw H.M., Ovington J.D., Betts M.M., Gibb J.A. The mineral content of birds and insects in plantations of Pinus sylvestris L. // Oikos. 1958. Vol. 9. № 1. P. 26-34.
 26. Lindquist L., Block M. Influence of life history and sex on metal accumulation in two beetles species (Insecta: Coleoptera) // Bull. Environ. Contam. and Toxicol. 1997. Vol. 58, № 4. P. 518-522.

**В.И. ВЕРНАДСКИЙДЫҢ БИОХИМИЯЛЫҚ ЦИКЛДЕР ТУРАЛЫ ІЛІМ ЖӘНЕ ҚОРШАҒАН
ОРТА ХИМИЯЛЫҚ ЛАСТАНУ ЖАҒДАЙДА БИОЦЕНОЗДЫҢ ТРОФИКАЛЫҚ
ҚҰРЫЛЫМЫНЫҢ ОЛАРДЫ ТҰРАҚТАНДЫРУДАҒЫ РӨЛІ**
Безель В.С., Бельский Е.А., Бельская Е.А., Жуйкова Т.В., Мухачева С.В., Нестерков А.В.

Орталық Уралдың оңтүстік тайгасының ауыр металдармен ластануға ұшыраған аудандарының подзоналарында трофикалық деңгейлерде: сақтауға берілген топырақтың, өсімдіктердің, фитофагтардың, зоофагтардың жиынтығын көрсететін әсер үстінде, экожүйелердің әртүрлі компоненттерімен химиялық элементтерді қорландыру заңдылықтары зерттелген. Аймақтық аясы жағдайда химиялық элементтермен қорлануы және олардың үдемелі ластануы қаралды. Алынған деректер әртүрлі трофикалық деңгейдегі организмдермен биогендік циклдерге тартылған химиялық элементтердің санын айыруға және ортаның химиялық ластануда бұл үрдістердің өзгеруін білуге мүмкіндіктер береді

**THE DOCTRINE OF V.I. VERNADSKIY ON BIOGEOCHEMICAL CYCLES AND THE ROLE
OF THE TROPHIC STRUCTURE OF A BIOCENOSIS IN STABILIZATION OF THE CYCLES
UNDER CHEMICAL ENVIRONMENTAL POLLUTION**

V.S. Bezel, E.A. Belskii, E.A. Belskaya, T.V. Zhuykova, S.V. Mukhacheva, A.V. Nesterkov

The patterns of accumulation of chemical elements in different components of terrestrial ecosystems were investigated in areas of southern taiga of the Middle Urals subjected to heavy metal pollution. The whole trophic chain was studied: soil (depot of elements), producers (plants), consumers of several levels (phytophages, zoophages). The levels of accumulation of chemical elements in background and heavily polluted areas were measured. Our findings allowed to estimate the amount of chemical elements involved in biogenic cycles with organisms of different trophic levels and the toxic induced deformation of the processes as well.