

УДК 595.4+502.211:582.099+504.5:669.2/.8

ПАУКООБРАЗНЫЕ (ARANEI, OPILIONES) ЛУГОВ: РЕАКЦИЯ НА ЗАГРЯЗНЕНИЕ ВЫБРОСАМИ СРЕДНЕУРАЛЬСКОГО МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО КОМБИНАТА

© 2015 г. М. П. Золотарев, А. В. Нестерков

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

e-mail: zmp@ipae.uran.ru; nesterkov@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 20.11.2013 г.

Население паукообразных, обитающих в травостое, исследовано в 2006–2008 гг. на вторичных суходольных лугах в градиенте загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного завода (г. Ревда, Свердловская обл.). С увеличением уровня техногенной нагрузки снижаются абсолютное обилие и общее разнообразие. Прямой токсический эффект тяжелых металлов наиболее выражен в отношении тех таксонов, которые тесно связаны с почвой и подстилкой; его действие – наиболее вероятная причина исчезновения сенокосцев вблизи завода. В отношении других групп более значимо опосредованное загрязнением изменение среды обитания (обеднение видового разнообразия и упрощение архитектуры травостоя, модификация гидротермического режима в нем).

Ключевые слова: пауки, сенокосцы, луговые сообщества, разнообразие, численность, Средний Урал, медеплавильный завод, промышленное загрязнение, тяжелые металлы, двуокись серы.

DOI: 10.7868/S036705971406016X

В Уральском регионе металлургическое производство исторически сконцентрировано в крупных промышленных центрах, которые с позиции воздействия на окружающую среду можно считать точечными источниками загрязнения. Медеплавильные заводы с первичной плавкой металлов выбрасывают полиметаллическую пыль, а также соединения серы, что вызывает подкисление осадков и почвы и тем самым усиливает токсическое действие тяжелых металлов. К наиболее крупным источникам выбросов такого типа относится Среднеуральский медеплавильный завод (СУМЗ).

В зоне влияния СУМЗа трансформации подверглись все компоненты природных экосистем (Воробейчик и др., 1994). Характер реакции на промышленное загрязнение наиболее полно описан для лесных беспозвоночных – герпетобионтных (Ермаков, 2004; Золотарев, Бельская, 2012) и педобионтных (Воробейчик и др., 2012), в том числе паукообразных, в составе этих ярусных групп. Местообитания открытого типа, имеющие на исследуемой территории, как правило, вторичное происхождение, обусловленное деятельностью человека, исследованы сравнительно слабо. Между тем известно, что видовое богатство растений (Миркин и др., 2001) и беспозвоночных животных (Лагунов, 1990) в луговых фитоценозах

существенно выше, чем в лесных. В окрестностях СУМЗа паукообразные лугов были отчасти рассмотрены в рамках исследования реакции всего населения беспозвоночных травостоя на загрязнение (Воробейчик и др., 1994; Нестерков, Воробейчик, 2009). Анализ опубликованных данных свидетельствует о том, что изменение населения паукообразных под действием техногенного загрязнения в целом изучено явно недостаточно. Известные нам исследования реакции паукообразных луговых сообществ на загрязнение немногочисленны (Rabitsch, 1995; Hunter et al., 1987; Perner et al., 2003).

Паукообразные – хищники с высоким таксономическим разнообразием и большой экологической пластичностью, проявляющие широкий спектр реакций на изменение условий среды обитания и различные внешние воздействия, в том числе на техногенное загрязнение. Устойчивость к действию поллютантов, в частности тяжелых металлов, различается у разных видов паукообразных, что обусловлено особенностями механизмов накопления и выведения токсикантов (Rabitsch, 1995; Бутовский, 2001). С этим связана неоднозначность ответных реакций всего сообщества паукообразных на загрязнение, что диктует необходимость всестороннего анализа на видовом уровне. Недостаточная изученность экологических

предпочтений отдельных видов беспозвоночных (в том числе паукообразных) в связи с видовой структурой сообществ в разных типах экосистем существенно затрудняет эту задачу.

Цель данной работы — исследовать реакцию паукообразных луговых сообществ на длительное загрязнение выбросами медеплавильного комбината на разных уровнях таксономического разрешения (виды, семейства) и в разных аспектах (таксономический, функциональный) структуры населения.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа выполнена в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода, расположенного на окраине г. Ревды Свердловской области. СУМЗ действует с 1940 г. и считается одним из крупнейших источников промышленного загрязнения в России. Основные ингредиенты выбросов — SO_2 и тяжелые металлы (Cu, Zn, Cd и Pb). Характер техногенной трансформации экосистем подробно описан ранее (Воробейчик и др., 1994). Пробные площади расположены в импактной (1 км к западу от завода), буферной (4 км) и фоновой (30 км) зонах загрязнения на вторичных суходольных лугах, сформировавшихся на лесных полянах размером 3000–5000 м² в результате вырубki леса около 60 лет назад. Флористический состав луговой растительности сильно различается в разных зонах нагрузки, что связано с исчезновением чувствительных видов разнотравья и замещением их злаками. В фоновой зоне луга разнотравные, растительный покров сомкнутый, многоярусный, с развитой архитектурой из ветвящихся и переплетающихся травянистых растений. В буферной зоне луга разнотравно-злаковые, характеристики растительного покрова сходны с фоновыми показателями. В импактной зоне луга злаковые, абсолютный доминант — полевица тонкая; архитектура и ярусность растительного покрова упрощены, проективное покрытие и общая биомасса сильно снижены (Хантемирова, 2010). Луга в разных зонах нагрузки различаются по характеру хозяйственного использования. В 2006–2008 г. выпас скота и заготовка сена на всех участках отсутствовали. Ранее, до 2004 г. включительно, луга в фоновой зоне выкашивали ежегодно в середине лета. В буферной зоне ежегодное выкашивание было прекращено в середине 1990-х годов, в импактной — в конце 1980-х. Более подробное описание исследуемой территории приведено ранее (Нестерков, Воробейчик, 2009).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор паукообразных произведен в 2006, 2007 и 2008 гг. с помощью модифицированного биоценометра Конакова—Онисимовой (площадь осно-

вания 0.25 м²). В каждый год учеты проводили в три тура, приуроченные ко второй половине каждого летнего месяца; на время дождей учеты приостанавливали.

Пробные площади (ПП) размером 50 × 50 м, по три в каждой зоне нагрузки, располагали на расстоянии 100–300 м. Температурный режим в травяном ярусе пробных площадей оценивали в период с 23.07 по 31.08.2008 г. с помощью термохроноров iButton DS 1921 (минимальная градация 0.5°C), установленных на подставках на середине высоты травостоя в трех удаленных друг от друга точках на каждой пробной площадке. Места установки биоценометра выбирали случайно, но не ближе 5 м друг от друга. Все учеты проводили в светлое время суток, примерно с 10 и до 20 ч местного времени. Материал фиксировали в 70%-ном растворе этанола. Более подробно конструкция биоценометра, методика и порядок сбора проб описаны ранее (Нестерков, Воробейчик, 2009). Объем выборки составил 10 проб на ПП за один тур учета. Беспозвоночные, сформировавшие каждую из проб, были собраны с поверхности луга, площадь которой соответствует основанию биоценометра (0.25 м²). Это позволяет приравнять друг к другу показатели обилия и плотности населения для рассматриваемых групп хортобионтов. За весь период исследований собрано 810 проб (по 270 в каждый год), отловлено 3824 экз. пауков и 333 экз. сенокосцев. Принадлежность видов к функциональным группам оценивали на основании данных, предоставленных д.б.н. С.Л. Есюниным. Неидентифицируемые до вида паукообразные (преимущественно неполовозрелые), для которых невозможно было установить принадлежность к функциональной группе, отнесены к категории “не установлено”.

Рассмотрены три варианта подразделения сообщества паукообразных травостоя на функциональные группы. Первый — по способу добывания пищи: “использующие паутину” для ловли добычи (тенетники и кругопряды) и “не использующие паутину” (бродячие охотники и засадники). Сенокосцы в силу биологических особенностей из данного варианта классификации исключены. Второй вариант — по преимущественной приуроченности к определенному ярусу наземных экосистем. Согласно А.В. Лагунову (1994), встречаемых в ярусе травостоя паукообразных можно подразделить на хортобионтов (тесно связанных с травостоем на всех стадиях жизненного цикла), хортофилов (обитателей других ярусов, периодически посещающих травяной ярус) и “туристов” (оказавшихся в травостое случайно). Хортофильные страто-, герпето-, тамно- и дендробионты относятся к ярусно-подвижным группам, совершающим периодические миграции между ярусами наземных экосистем и составляю-

Таблица 1. Результаты дисперсионного анализа (критерий Шейрера-Рей-Хара) различий обилия паукообразных в разных аспектах структуры населения между зонами нагрузки, годами и турами учетов (в скобках: df1; df2)

Структура		Источник изменчивости					
		зона (2; 54)	год (2; 54)	тур (2; 54)	зона × год (4; 54)	зона × тур (4; 54)	год × тур (4; 54)
Таксономическая							
	Пауки	27.4***	2.9	13.4**	2.8	1.4	5.1
	Сенокосцы	7.1**	0.6	26.3***	0.2	0.7	0.6
	Все паукообразные	31.1***	3.1	14.3***	1.7	2.9	4.1
Функциональная							
ЖФ	Используют паутину	22.6***	6.6*	14.5***	3.3	0.6	2.6
	Не используют паутину	41.0**	0.7	5.9*	0.9	6.9	1.6
ЯГ	Стратобионты	6.8*	10.8**	9.1**	1.5	6.5	12.7**
	Герпетобионты	34.4***	2.1	1.3	1.0	7.9	0.7
	Хортобионты	33.8***	8.5**	2.7	1.5	7.7	2.1
	Тамнобионты	4.3	6.0	3.5	7.0	2.2	5.5
	Дендробионты	11.3**	2.0	5.5	5.1	3.3	11.5*
ГВ	Гигрофилы	36.0***	1.1	1.8	3.2	5.1	2.4
	Мезофилы	11.7**	2.3	0.6	11.1*	0.5	6.8
	Ксерофилы	41.9***	5.8	4.0	0.4	5.9	2.5

Примечание. ЖФ – жизненная форма, ЯГ – ярусная группа, ГВ – экологическая группа по отношению к влажности; * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$.

щие подчас значительную долю населения паукообразных травостоя. Априорное исключение этих групп может исказить выводы о структуре и разнообразии населения яруса травянистой растительности. Третий вариант – классификация по предпочитаемому уровню увлажнения: гигрофилы, мезофилы и ксерофилы.

Для оценки значимости различий между годами, турами и зонами нагрузки использовали непараметрический аналог дисперсионного анализа по Шейреру–Рей–Хару (Sokal, Rohlf, 1995). Индексы разнообразия Шеннона (H) и доминирования Бергера–Паркера ($B-P$) рассчитаны в программе Past 1.82 (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

При приближении к СУМЗу в травяном ярусе происходит изменение температурного режима. Средние значения максимальных суточных температур в толще травостоя в рассматриваемый период составляли $26.5 \pm 1.0^\circ\text{C}$ на фоновых лугах, $26.7 \pm 1.0^\circ\text{C}$ – на буферных и $30.0 \pm 1.1^\circ\text{C}$ – на импактных, а средняя амплитуда суточных температур 19.0 ± 0.9 , 19.7 ± 0.9 и $23.3 \pm 1.0^\circ\text{C}$ соответственно.

Общее обилие паукообразных значимо различается между разными зонами промышленного

загрязнения, а также разными турами учета; между годами учета обилие значимо не различалось (табл. 1). Обилие пауков в фоновой и буферной зонах сходное, а в импактной меньше в 1.7 раза. Обилие сенокосцев уже в буферной зоне снижено в 3.0 раза, в травостое импактной зоны данная группа не обнаружена (табл. 2).

Таксономическая структура

На исследуемой территории отмечено 134 вида пауков (20 семейств) и 7 видов сенокосцев (2 семейства). Выделено 10 наиболее обильных семейств паукообразных, суммарная доля по обилию которых в населении составляет в фоновой зоне 90.9%, в буферной 93.1% и в импактной 97.2% (табл. 3). Остальные семейства отнесены к “прочим”: пауки – Corinnidae, Dictynidae, Hahnidae, Heteropodidae, Liocranidae, Mimetidae, Mirturgidae, Oxyopidae, Pisauridae, Tetragnathidae, Zoridae; сенокосцы – Nemastomatidae. Наиболее обильные семейства представлены в каждой из зон нагрузки, за исключением Phalangidae, не обнаруженных в импактной зоне. С приближением к заводу доля Philodromidae в общем обилии возрастает, доли Lycosidae, Clubionidae и Phalangidae снижаются. Доли остальных семейств в общем обилии изменяются не линейно: у Salticidae, Theridiidae и Gnaphosidae минимальные значения отмечены в буферной зоне, максимальные – в им-

Таблица 2. Показатели структуры населения паукообразных в разных зонах нагрузки в разные туры учета (римские цифры) в среднем за 3 года исследования

Таксон и показатель структуры	Зона нагрузки и тур учета											
	Фоновая			Буферная			Импактная					
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Пауки												
Обилие, экз/м ²	17.3 ± 1.3	19.3 ± 2.3	25.9 ± 0.7	20.2 ± 2.0	20.4 ± 2.0	30.2 ± 3.8	11.6 ± 1.8	9.9 ± 1.0	15.2 ± 2.4			
Количество отловленных особей	392	435	575	464	466	680	262	217	333			
Видовая насыщенность, видов/0.25 м ²	1.6 ± 0.1	1.2 ± 0.1	1.7 ± 0.2	1.6 ± 0.2	1.1 ± 0.2	2.1 ± 0.2	1.0 ± 0.3	0.6 ± 0.1	0.5 ± 0.1			
Количество видов:												
в туре учета	54	42	62	57	37	50	34	21	24			
в зоне нагрузки		90			91			48				
Сенокосцы												
Обилие, экз/м ²	0.4 ± 0.2	4.3 ± 1.2	6.4 ± 0.9	0.04 ± 0.04	0.5 ± 0.2	3.1 ± 0.7	—	—	—			
Количество отловленных особей	10	96	145	1	12	69	—	—	—			
Видовая насыщенность, видов/0.25 м ²	0.11 ± 0.04	0.7 ± 0.2	0.9 ± 0.1	0.01 ± 0.01	0.11 ± 0.05	0.4 ± 0.1	—	—	—			
Количество видов:												
в туре учета	3	7	5	1	3	6	—	—	—			
в зоне нагрузки		7			6							
Паукообразные												
Индекс Шеннона:												
в туре учета	2.5 ± 0.1	2.30 ± 0.05	2.3 ± 0.1	2.3 ± 0.1	1.9 ± 0.2	2.2 ± 0.1	1.5 ± 0.3	1.3 ± 0.3	1.3 ± 0.2			
в зоне нагрузки*		2.4 ± 0.1			2.1 ± 0.1			1.4 ± 0.1				
Индекс Бергера—Паркера:												
в туре учета	0.17 ± 0.02	0.24 ± 0.02	0.34 ± 0.04	0.23 ± 0.02	0.3 ± 0.1	0.29 ± 0.04	0.4 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0.5 ± 0.1			
в зоне нагрузки*		0.25 ± 0.02			0.29 ± 0.03			0.4 ± 0.1				

Примечание. Прочерк означает отсутствие группы; для обилия, видовой насыщенности, показателей разнообразия и доминирования приведено среднее ± ошибка среднего; учетная единица — год учета × площадька, $n = 9$ (* — учетная единица: год × тур учета × площадька, $n = 27$).

Таблица 3. Доля (%) наиболее обильных семейств паукообразных в общем обилии в разных зонах нагрузки в разные туры учета в среднем за 3 года исследований

Семейство	Зона нагрузки и тур учета								
	Фоновая			Буферная			Импактная		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Linyphiidae	31.3	28.9	31.7	46.5	47.3	48	38.3	34.3	58.1
Lycosidae	20.6	16.3	11.9	21.9	14.7	10	16.9	7.4	4.8
Salticidae	14.4	9.4	9	6.3	9.9	5.7	25.3	29.2	16.3
Phalangiidae	2.6	17.3	18.7	0.2	2.5	9.2	0	0	0
Thomisidae	4.0	4.7	5.6	6.7	8.8	8.7	3.1	6	2.7
Clubionidae	7.2	7.2	8.9	3.5	1.9	3.2	0.8	0.5	0.3
Philodromidae	2.5	2.8	2.8	1.9	4.2	3.5	6.1	10.1	8.5
Araneidae	1.2	3	2.6	2.6	4.6	4.5	1.5	3.2	3.3
Theridiidae	4.0	0.9	1.3	1.5	0.8	0.4	1.9	4.2	2.4
Gnaphosidae	0.7	0	0	0	0	0.1	3.4	1.9	0.9
Прочие	11.5	9.5	7.5	8.9	5.3	6.7	2.7	3.2	2.7

пактной. Доля Thomisidae максимальна в буферной зоне, а минимальна — в импактной; семейство Linyphiidae демонстрирует обратную тенденцию. Доля Araneidae минимальна в фоновой зоне нагрузки и максимальна в буферной (см. табл. 3).

Суммарное видовое богатство и видовая насыщенность пауков в импактной зоне нагрузки снижаются (см. табл. 2). В отряде сенокосцев видовое богатство в фоновой и буферной зонах сходно, тогда как видовая насыщенность в буферной зоне снижена в 3.3 раза. В градиенте загрязнения увеличивается степень доминирования (значение *B-P* возрастает в 1.1 раза в буферной зоне, в 1.7 раза — в импактной) и снижается разнообразие (значение *H* уменьшается в 1.1 и 1.7 раза соответственно).

Функциональная структура

Жизненные формы. Обилие пауков, относящихся к обеим жизненным формам, значимо различается между разными зонами нагрузки и разными турами учетов. Обилие группы пауков, “использующих паутину”, различается также между разными годами учетов (см. табл. 1). В градиенте загрязнения в населении паукообразных увеличивается доля пауков, “использующих паутину”. Наибольших значений она достигает в буферной зоне (58.2%), несколько уменьшаясь в импактной (52.1%). Доля пауков данной группы во всех зонах нагрузки в первом и втором турах учетов сходна, в третьем — существенно увеличена (табл. 4).

Ярусные группы. Обилие рассматриваемых ярусных групп (кроме тамнобионтов) значимо различается между разными зонами нагрузки.

Различия между турами учетов выражены только в группе стратобионтов, между годами — только в группах страто- и хортобионтов (см. табл. 1). К наиболее обильным ярусным группам, представленным в травостое, относятся хорто-, герпето- и стратобионты. Дендро- и тамнобионты в данном сообществе факультативны (суммарная доля до 3.5%) и не включены в анализ. Доля стратобионтов в градиенте загрязнения возрастает с 10.9% в фоновой зоне до 15.0% в буферной и 16.7% в импактной. Доля герпетобионтов, напротив, уменьшается: в фоновой зоне она составляет 22.2%, в буферной — 13.4%, в импактной — 10.3%. Доля хортобионтов в фоновой зоне составляет 20.4%; в буферной зоне она несколько увеличивается (до 21.2%), в импактной уменьшается (до 14.2%).

Экологические группы по отношению к влажности. Обилие групп паукообразных по отношению к влажности значимо различается между разными зонами нагрузки (см. табл. 1). Доли всех трех рассматриваемых групп в фоновой и буферной зонах сходны (см. табл. 4). При переходе к импактной зоне доли гигро- и мезофилов сильно уменьшаются (с 6.3 до 1.2% и с 41.1 до 23.2% соответственно), а доля ксерофильных паукообразных, напротив, сильно увеличивается (с 3.2 до 16.8%).

ОБСУЖДЕНИЕ

Увеличение уровня техногенной нагрузки приводит к снижению обилия и разнообразия хортобионтных паукообразных. Подобные изменения в населении в окрестностях СУМЗа отмечали и ра-

Таблица 4. Доля (%) функциональных групп паукообразных в общем обилии в разных зонах нагрузки и в разные туры учета

Функциональная группа		Зона нагрузки и тур учета								
		Фоновая			Буферная			Импактная		
		I	II	III	I	II	III	I	II	III
ЖФ	Используют паутину	40.8	41.9	46.1	55.6	56.1	61.3	42.2	41.8	66.2
	Не используют паутину	59.2	57.6	53.7	43.7	43.5	38.4	57.4	57.7	33.2
	Не установлено	–	0.5	0.2	0.7	0.4	0.3	0.4	0.5	0.6
ЯГ	Стратобионт	12.5	7.7	12.4	17.5	10.8	16.0	27.6	13.1	10.8
	Герпетобионт	17.5	25.5	22.4	15.6	11.5	13.2	15.3	12.2	5.2
	Хортобионт	26.0	21.5	16.4	15.1	23.3	23.7	19.5	13.1	10.8
	Тамнобионт	1.5	1.32	1.24	0.9	0.9	1.2	0.4	0.9	1.8
	Дендробионт	2.0	0.2	0.4	0.2	–	–	0.4	–	0.3
	Не установлено	40.5	43.8	47.2	50.7	53.5	45.9	36.8	60.7	71.1
ГВ	Гигрофильный	6.8	6.8	5.5	9.7	3.4	6.0	2.3	1.8	–
	Мезофильный	48.0	45.7	44.5	35.3	39.2	45.8	36.4	19.4	15.7
	Ксерофильный	4.8	3.8	2.6	4.4	3.8	2.0	22.6	17.1	12.2
	Не установлено	40.4	43.7	47.4	50.6	53.6	46.2	38.7	61.7	72.1

Примечание. ЖФ – жизненные формы по способу добывания пищи, ЯГ – ярусные группы, ГВ – группы по отношению к влажности. Прочерк означает отсутствие группы.

нее. При комплексном исследовании населения беспозвоночных-хортобионтов в 1989 г. было установлено существенное уменьшение доли пауков в импактной зоне (Воробейчик и др., 1994). По данным 2006–2007 гг. документировано выраженное снижение обилия *Phalangiidae* в буферной зоне нагрузки. Для пауков (на примере *Salticidae*) отчетливой тенденции изменения обилия в градиенте загрязнения выявить не удалось (Нестеров, Воробейчик, 2009).

Сходная тенденция свойственна паукообразным других ярусов. В составе населения герпетобионтов лесных биотопов отмечено сильное снижение динамической плотности: для пауков – в импактной зоне, для сенокосцев – уже в буферной. Динамическая плотность *Clubionidae* и *Linyphiidae* с приближением к заводу снижалась, *Gnaphosidae* и *Lycosidae* – увеличивалась (Золотарев, 2009). В составе почвенной мезофауны показано снижение плотности населения *Theridiidae*, *Linyphiidae*, *Lycosidae* и *Clubionidae* в импактной зоне, сенокосцев – в буферной (Воробейчик и др., 2012). Во всех приведенных примерах, несмотря на различия в тенденциях изменения обилия, таксоны высокого ранга (семейства и отряды) за единичными исключениями представлены во всех зонах техногенного загрязнения. В то же время на видовом уровне население разных зон нагрузки существенно различается. Так, в составе почвенной мезофауны фоновой зоны отмечено 37 видов пауков, в импактной зоне 26 из них исче-

зают, но зато появляются 2 новых (Воробейчик и др., 2012).

Изменение таксономической структуры населения паукообразных связано, очевидно, с действием техногенного загрязнения. В качестве возможных причин мы рассматриваем, во-первых, прямое токсическое действие компонентов выбросов завода (далее – токсический эффект), во-вторых, действие загрязнения, опосредованное изменением среды обитания (средовой эффект). К сфере последнего мы относим трансформацию структуры фитоценоза и комплекса микроклиматических условий.

Характер токсического эффекта поллютантов в отношении отдельных видов паукообразных во многом определяется особенностями экологических предпочтений, которые в некоторой степени можно охарактеризовать принадлежностью к жизненной форме и ярусной группе. Видимо, прямой токсический эффект сильнее выражен в отношении тех видов пауков, которые тесно контактируют с почвой. В окрестностях металлургического предприятия в Эйвонмауте (Англия) обилие бродячих охотников *Lycosidae* на загрязненных территориях было снижено, вплоть до полного исчезновения вблизи источника выбросов. Обилие *Linyphiidae*, *Agelinidae* и *Theridiidae*, использующих паутину для ловли добычи и реже контактирующих с почвой, напротив, существенно возросло с приближением к заводу (Read et al., 1998). В составе почвенной мезофауны импакт-

ной зоны СУМЗа были представлены исключительно “использующие паутину” пауки (Воробейчик и др., 2012). Предполагается, что активный образ жизни бродячих пауков способствует накоплению тяжелых металлов, снижает уровень глутатиона и активность ферментов-детоксикаторов (Wilczek et al., 2004).

В составе населения хортобионтов “использующие паутину” пауки преобладают в буферной зоне нагрузки. Это связано, вероятно, с увеличением общего обилия беспозвоночных, в том числе потенциальных кормовых объектов пауков. В импактной зоне обилие пауков, представляющих рассматриваемые жизненные формы, сопоставимо. Такое соотношение – следствие одновременной стимуляции (увеличение обилия потенциальной добычи) и подавления (токсический и средовой эффекты), действующих на пауков загрязненной территории. Сильнее всего токсический эффект выражен в отношении сенокосцев, откладывающих яйца не в паутинные коконы, а непосредственно в почву или подстилку. Сенокосцы, в отличие от пауков, поглощают не только жидкое содержимое жертвы, но и фрагменты покровов тела, которые могут содержать пылевые частицы с сорбированными металлами (Золотарев, 2009). Вероятно, именно токсический эффект определяет исчезновение сенокосцев в импактной зоне. Зависимость характера реакции на загрязнение от степени связи с почвой была установлена и для других беспозвоночных травостоя. В импактной зоне СУМЗа исчезают наземные брюхоногие моллюски (Нестерков, Воробейчик, 2009), тесно связанные с верхними почвенными горизонтами из-за особенностей передвижения и питания. В зоне действия Косогорского металлургического комбината реакция на загрязнение проявлялась сильнее у геобионтных форм жуелиц, чем у герпетобионтных (Гонгальский и др., 2007).

Средовой эффект поллютантов в отношении паукообразных обусловлен главным образом теми изменениями, которые происходят в растительных сообществах. В градиенте загрязнения СУМЗа снижаются обилие и видовое богатство луговых фитоценозов, сильно упрощается их архитектура (Хантемирова, 2010), что приводит к существенным колебаниям температуры в травостое.

Разрежение травостоя и изменение температурного режима в нем позволяют говорить об определенной аридизации микроклиматических условий, что находит отражение в изменении соотношения экологических групп пауков по отношению к влажности. При приближении к источнику загрязнения обилие мезофилов и гигрофилов снижается, а ксерофилов увеличивается (см. табл. 4). Из 48 видов, зарегистрированных нами в

импактной зоне, 37.5% предпочитают аридные местообитания (степно-луговые, лугово-степные и лесостепные биотопы). Увеличение доли стратобионтов в импактной зоне (с 10.9 до 16.7%), неожиданное из-за сделанного выше утверждения о тесной связи данной группы с подстилкой, обусловлено преобладанием вблизи завода ксерофильных стратобионтов: доминанта *Minicia marginella* (Wider) и содоминанта *Sibianor larvae* Logunov.

Для герпетобионтных пауков разрежение травостоя в импактной зоне потенциально благоприятно и, как правило, способствует увеличению обилия. Однако в нашем случае обилие представителей группы в градиенте загрязнения существенно снижается. Мы связываем это с уменьшением доступности пищевого ресурса. Существенную часть спектра добычи герпетобионтных пауков составляют коллемболы и другие насекомые-детритофаги (Sanders, Planter, 2007). В импактной зоне в подстилке лесных участков, примыкающих к исследованным нами лугам, обилие и разнообразие коллембол сильно снижены (Кузнецова, 2009). Непосредственно на луговых участках подобные исследования не проводились, однако для их населения можно ожидать аналогичной реакции.

В сообществах луговых растений импактной зоны СУМЗа очень сильно выражена тенденция к монодоминированию: в травостое доминирует один вид злаковых, что позволяет провести аналогию между луговыми фитоценозами импактной зоны и агроландшафтами. Однако в агроценозах промышленное загрязнение не выражено, поэтому при условии отсутствия обработок инсектицидами структуру фитоценоза можно рассматривать как ведущий фактор по силе воздействия на сообщества беспозвоночных. Известно, что изменение видового состава, разнообразия и архитектуры травяного яруса луговых ценозов приводит к изменению структуры сообществ как фитофагов, так и хищных беспозвоночных (Woodcock et al., 2007). В результате многочисленных натуральных наблюдений и экспериментов показано, что видовой состав и разнообразие растительности – основные детерминанты структуры и разнообразия населения беспозвоночных (Reid, Hochuli, 2007). Злаковые ассоциации, типичные для агроценозов и импактной зоны СУМЗа, отличаются вертикально-линейной организацией со слабо выраженным ветвлением стебля и узкими листовыми пластинками, что в целом упрощает всю архитектуру травостоя. Разнообразие микростаций, доступных для беспозвоночных в таких сообществах, сильно снижено (Reid, Hochuli, 2007; Woodcock et al., 2007). Это положение также косвенно подтверждает существенно большее видовое богатство пауков в культурах хлопчатника, люцерны и сои, архитектура травостоя которых

сложнее по сравнению с культурами злаков (Uetz et al., 1999).

Для агроценозов документированы сходные с импактными лугами изменения: на фоне общего снижения разнообразия увеличивается обилие насекомых-фитофагов (Бей-Биенко, 1961), в злаковых сельскохозяйственных монокультурах происходит аридизация микроклимата, ведущая к увеличению доли ксерофильных видов паукообразных (Сейфулина, Чернышев, 2001). Обилие и разнообразие паукообразных в агроценозах с течением времени только снижаются, несмотря на все возрастающее обилие их потенциальных жертв (Кириленко, 1984). В агроценозах Южного Урала разнообразие паукообразных было выше в культуре бобового *Onobrychis sibirica* (Sitz.) и ниже — в культуре злака *Bromus inermis* Leys. (Чичков, 2001). Отметим также, что в большинстве агроэкосистем обычны сенокосцы (Чичков, 2001), полностью исчезающие в травостое импактной зоны СУМЗа. Этот факт может служить дополнительным аргументом в пользу приведенного выше предположения о повышенной чувствительности данной группы к токсическому эффекту поллютантов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Настоящая работа — часть комплексного исследования сообществ беспозвоночных, населяющих ярус травянистой растительности в зоне действия крупного медеплавильного завода. С увеличением уровня техногенной нагрузки в населении паукообразных травостое сильно снижаются абсолютное обилие и общее разнообразие. В сообществах наиболее загрязненной территории увеличивается доля ксерофильных видов, а также обилие пауков-стратобионтов; полностью исчезают сенокосцы.

Действие промышленного загрязнения, вызывающее изменение населения паукообразных, может проявляться либо непосредственно (прямой токсический эффект), либо опосредованно — через изменение среды обитания (средовой эффект). Токсический эффект наиболее выражен в отношении паукообразных (сенокосцы), тесно связанных с почвой и подстилкой, т.е. с субстратами, в наибольшей степени депонирующими поллютанты. Средовой эффект, обусловленный обеднением видового разнообразия и упрощением архитектуры травостоя, а также модификацией гидротермического режима в нем, может рассматриваться как основной для большинства групп.

Работа завершена при поддержке РФФИ (проекты №№ 13-04-01229, 14-05-31470) и Президиума УрО РАН (проект № 12-П-4-1026). Авторы признательны д.б.н. С.Л. Есюнину (заведующему

кафедрой зоологии беспозвоночных и водной экологии биологического факультета ПГНИУ) и к.б.н. Т.К. Туневой (научному сотруднику ИЭРиЖ УрО РАН) за предоставленные данные и помощь в определении материала, д.б.н. Е.Л. Воробейчику (заведующему лабораторией экотоксикологии популяций и сообществ ИЭРиЖ УрО РАН) за ценные советы при обсуждении результатов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бей-Биенко Г.Я.* О некоторых закономерностях изменения фауны беспозвоночных при освоении целинной степи // Энтومол. обозр. 1961. Т. XL. № 4. С. 763–775.
- Бутовский Р.О.* Устойчивость комплексов почвообитающих членистоногих к антропогенным воздействиям. М.: “День серебра”, 2001. 322 с.
- Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Золотарев М.П.* и др. Изменение разнообразия почвенной мезофауны в градиенте промышленного загрязнения // Russian Entomol. J. 2012. Т. 21. № 2. С. 203–218.
- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г.* Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
- Гонгальский К.Б., Филимонова Ж.В., Покаржевский А.Д.* Различия реакции герпетобионтов и геобионтов на воздействие Косогорского металлургического комбината (Тульская обл.) // Экология. 2007. № 1. С. 55–60. [*Gongalsky K.B., Filimonova Zh.V., Pokarzhevskii A.D.* et al. Differences in responses of herpetobionts and geobionts to impact from the Kosogorsky metallurgical plant (Tula region, Russia) // Rus. J. Ecol. 2007. V. 38. № 1. P. 52–57.]
- Ермаков А.И.* Изменение структуры населения жулиц 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 // Rus. J. Ecol. 2004. V. 35. № 6. P. 403–408.]
- Золотарев М.П.* Изменение таксономической структуры населения паукообразных-герпетобионтов в градиенте загрязнения от выбросов медеплавильного комбината // Экология. 2009. № 5. С. 378–382. [*Zolotarev M.P.* Changes in the taxonomic structure of herpetobiont arachnids along the gradient of pollution with emissions from a copper smelter // Rus. J. Ecol. 2009. V. 40. № 5. P. 356–360.]
- Золотарев М.П., Бельская Е.А.* Влияние техногенных и природных факторов на обилие беспозвоночных герпетобионтов // Евраз. энтомол. журн. 2012. Вып. 11. № 1. С. 19–28.
- Кириленко В.А.* Сравнение фауны пауков искусственных и естественных биоценозов // Фауна и экология паукообразных: Межвуз. сб. науч. трудов. Пермь: ПГУ, 1984. С. 138–141.
- Кузнецова Н.А.* Население почвообитающих коллембол в градиенте загрязнения хвойных лесов выбросами Среднеуральского медеплавильного завода // Экология. 2009. № 6. С. 439–448. [*Kuznetsova N.A.* Soil-dwelling Collembola in coniferous forests along the gradient of

- pollution with emissions from the Middle Ural Copper Smelter // *Rus. J. Ecol.* 2009. V. 40. № 6. P. 415–423.]
- Лагунов А.В.* Структура животного населения травостоя луговых и лесных сообществ Ильменского заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 20 с.
- Лагунов А.В.* Стратиграфическая структура хортобионтного комплекса беспозвоночных животных в Ильменском заповеднике // *Экологические исследования в Ильменском государственном заповеднике. Миасс, 1994. С. 25–42.*
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И.* Современная наука о растительности: Учебник. М.: Логос, 2001. 264 с.
- 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 // *Rus. J. Ecol.* 2009. V. 40. № 4. P. 286–296.]
- Сейфулина Р.Р., Чернышев В.Б.* Пауки (Arachnida, Aranea) травянистого яруса агроэкосистем Подмоскovie (видовой состав, пространственное размещение и сезонная динамика) // *Зоол. журн.* 2001. Т. 80. № 10. С. 1178–1188.
- Хантемирова Е.В.* Состав и структура луговых ценозов в градиенте загрязнения выбросами медеплавильного завода на Среднем Урале // *Флора и растительность антропогенно нарушенных территорий: Сб. науч. трудов Кемеровского отд. РБО. Кемерово: “Ирбис”, 2010. Вып. 6. С. 61–63.*
- Чичков Б.М.* Структура хортобионтного арахнокомплекса в некоторых типах агроценозов Южного Урала // *Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2001. Вып. 2. С. 288–289.*
- Hunter B.A., Johnson M.S., Thompson D.J.* Ecotoxicology of copper and cadmium in a contaminated grassland ecosystem. II. Invertebrates // *J. Appl. Ecol.* 1987. V. 24. № 2. P. 587–599.
- Hammer Ø., Harper, D.A.T., Ryan P. D.* PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica.* 2001. V. 4. № 1. 9 p.
- Perner J., Voigt W., Bahrmann R.* et al. Responses of arthropods to plant diversity: changes after pollution cessation // *Ecography.* 2003. V. 26. P. 788–800.
- Rabitsch W.B.* Metal accumulation in arthropods near a lead/zinc smelter in Arnoldstein, Austria. III. Arachnida // *Env. Pollut.* 1995. V. 90. № 2. P. 249–257.
- Read H.J., Martin M.H., Rayner J.M.* Invertebrates in woodlands polluted by heavy metals – an evaluation using canonical correspondence analysis // *Water Air Soil Pollut.* 1998. V. 106. № 1–2. P. 17–42.
- Reid A.M., Hochuli D.F.* Grassland invertebrate assemblages in managed landscapes: Effect of host plant and microhabitat architecture // *Austr. Ecol.* 2007. V. 32. № 6. P. 708–718.
- Sanders D., Platner C.* Intraguild interactions between spiders and ants and top-down control in a dry grassland // *Oecologia.* 2007. V. 150. P. 611–624.
- Sokal R.R., Rohlf F.J.* Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 3-th ed. New York: W.H. Freeman and Co., 1995. 888 p.
- Uetz G., Halaj J., Cady A.B.* Guild structure of spiders in major crops // *J. Arachnol.* 1999. V. 27. P. 270–280.
- Wilczek G., Babczynska A., Augustyniak M.* et al. Relations between metals (Zn, Pb, Cd and Cu) and glutathione-dependent detoxifying enzymes in spiders from a heavy metal pollution gradient // *Env. Pollut.* 2004. V. 132. № 3. P. 453–461.
- Woodcock B.A., Potts S.G., Westbury D.B.* et al. The importance of sward architectural complexity in structuring predatory and phytophagous invertebrate assemblages // *Ecol. Entomol.* 2007. V. 32. № 3. P. 302–311.