

На правах рукописи

НЕСТЕРКОВ АЛЕКСЕЙ ВАДИМОВИЧ

**РЕАКЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ-ХОРТОБИОНТОВ
ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВ СРЕДНЕГО УРАЛА НА ВЫБРОСЫ
МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ПРОИЗВОДСТВА**

03.00.16 – экология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2009

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных УрО РАН

Научный руководитель доктор биологических наук
Воробейчик Евгений Леонидович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Богачева Ирина Александровна
кандидат биологических наук
Лагунов Александр Васильевич

Ведущая организация **Институт биологии Коми**
НЦ УрО РАН

Защита состоится 24 ноября 2009 г. в 15:00 часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН по адресу: 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 марта, 202.

Факс: (343) 260-82-56; адрес сайта института: <http://www.ipae.uran.ru>; E-mail: dissovet@ipae.uran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан 24 октября 2009 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета

кандидат биологических наук



Золотарёва Н.В.

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Беспозвоночные-хортобионты – один из классических объектов синэкологических исследований (Догель, 1924; Владимирский, 1926; Баскина, Фридман, 1928; Беклемишев, 1934). В последней четверти XX века изучение населения беспозвоночных травостоя приняло черты отдельного научного направления (Чернов, Руденская, 1975), которое предложено называть хортозоологией (Лагунов, 1997). Ввиду многокомпонентности состава и его значительной лабильности во времени, хортобионтный комплекс демонстрирует широкий спектр реакций на внешние воздействия (Siemann, 1998; Reid, Hochuli, 2007). В то же время, изменение населения хортобионтов под действием техногенного загрязнения среды изучено недостаточно; большинство работ касается реакции отдельных групп (Tarwid, 1987; Rabitsch, 1996; Hoffman et al., 2002), не рассматривая все население в комплексе. Одним из основных источников химического загрязнения на Среднем Урале является металлургическое производство и, в частности, Среднеуральский медеплавильный завод (СУМЗ), эмитирующий окислы серы и тяжелые металлы. Выявление механизмов реакции беспозвоночных травостоя на хронические токсические нагрузки, наряду с изучением всего многообразия экологических эффектов, позволит дополнить представления о современных процессах трансформации биоты, вызванных изменением среды обитания живых организмов.

Цели и задачи исследования. Цель работы – изучение структуры и динамики населения беспозвоночных-хортобионтов луговых сообществ в условиях длительного загрязнения среды выбросами медеплавильного производства на Среднем Урале. Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Выявить таксономическую и трофическую структуру населения беспозвоночных-хортобионтов и проследить их изменение в градиенте химического загрязнения;
2. Описать изменение видового разнообразия в градиенте загрязнения на примере нескольких модельных таксонов (тли, клопы, паукообразные, моллюски);
3. Исследовать особенности суточной динамики, сезонной и межгодовой изменчивости населения беспозвоночных-хортобионтов в разных зонах техногенной нагрузки;
4. Рассмотреть возможные механизмы реакции населения беспозвоночных травостоя на токсическую нагрузку.

Научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы. Впервые исследованы особенности суточной динамики обилия беспозвоночных-хортобионтов в условиях промышленного загрязнения. Осуществлен комплексный анализ реакции всех групп беспозвоночных, составляющих животное население луговой растительности. Впервые проведена оценка соотношения компонентов пространственной и

временной изменчивости обилия беспозвоночных-хортобионтов в разных зонах техногенной нагрузки. Впервые дана сравнительная оценка влияния промышленного загрязнения на структуру сообществ беспозвоночных травостоя на видовом уровне и уровне крупных таксонов (ранга семейства и выше). Полученные результаты важны для изучения закономерностей функционирования трофических цепей, а также оценки устойчивости сообществ беспозвоночных к сильным внешним воздействиям. Результаты также позволяют решить ряд методических вопросов организации экологического мониторинга сообществ беспозвоночных, и рассматривать некоторые аспекты регуляции численности фитофагов в луговых экосистемах.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. При приближении к медеплавильному заводу общее обилие беспозвоночных-хортобионтов увеличивается, главным образом, за счет сосущих фитофагов.
2. Ход суточной динамики населения хортобионтов, структура на уровне крупных таксонов и трофических групп в градиенте загрязнения относительно стабильны, тогда как видовая структура радикально меняется.
3. Наиболее вероятной причиной изменений в населении хортобионтов можно считать деградацию луговой растительности, ведущую к «аридизации» наиболее загрязненных территорий.

Апробация работы. Результаты исследований были представлены на Всероссийских конференциях молодых ученых в ИЭРиЖ УрО РАН (Екатеринбург, 2006, 2007, 2008), Всероссийской молодежной конференции «Экология в меняющемся мире: взгляд научной молодежи» (Улан-Удэ, 2007), XIII съезде Русского энтомологического общества (Краснодар, 2007), V Международной научно-практической конференции (Семипалатинск, 2008).

Публикации. По теме исследования опубликовано 9 печатных работ, в том числе 2 статьи в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

Личный вклад автора. Автором отобраны пробы беспозвоночных и растений с помощью биоценометра в 2006, 2007, 2008 гг., а также осуществлен сбор материала для проведения анализа содержания тяжелых металлов, проведены инструментальные измерения температуры воздуха на пробных площадях. Автор выполнил камеральную и статистическую обработку всего собранного лично материала, а также предоставленных проб укусов сачком, собранных в 2004 г. М.Е. Гребенниковым, А.И. Ермаковым и М.П. Золотаревым. Автор реализовал определение большинства беспозвоночных до уровня семейства, насекомых отр. Hemiptera и части отр. Coleoptera – до видового уровня. Определение видовой принадлежности других групп беспозвоночных и травянистых растений выполнено специалистами.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, семи глав, выводов, списка литературы (172 источника, из них 89 на иностранных языках) и 9 приложений (4 таблиц и 5 рисунков). Объем работы составил 234 страницы, основной текст диссертации содержит 63 таблицы и 12 рисунков.

ГЛАВА 1. НАСЕЛЕНИЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ТРАВСТОЯ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ И ПОД ДЕЙСТВИЕМ ЗАГРЯЗНЕНИЯ (ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР)

Рассмотрены этапы формирования представлений о животном населении беспозвоночных-хортобионтов, обсуждаются их особенности по сравнению с населением других ярусов. Сделан обзор исследований реакции на техногенное загрязнение различных групп беспозвоночных, представленных в населении травянистого яруса. Особое внимание уделено работам, рассматривающим воздействие окислов серы и тяжелых металлов. Сделано заключение о недостаточной изученности реакции хортобионтов на промышленное загрязнение.

ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа выполнена в районе Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), расположенного на окраине г. Ревды Свердловской обл. Основные ингредиенты выбросов – SO_2 и тяжелые металлы (Cu, Zn, Cd и Pb). Общий объем эмиссии в конце 1980-х годов составлял более 140 тыс. т/год, к середине 2000-х – снизился до менее 30 тыс. т/год. Техногенной трансформации подверглись все компоненты природных экосистем (Воробейчик и др., 1994). Пробные площади расположены в импактной (1 км к западу от завода), буферной (4 км) и фоновой (30 км) зонах загрязнения в пониженных элементах рельефа на вторичных суходольных лугах, сформировавшихся на лесных полянах размером 300 – 5000 м² в результате вырубki леса более 50 лет назад; почвы дерново-подзолистые. Луга в разных зонах нагрузки сильно различаются по флористическому составу: в фоновой зоне луга разнотравные, растительный покров сомкнутый, многоярусный, с развитой архитектурой из ветвящихся и переплетающихся травянистых растений; в буферной – луга разнотравно-злаковые, характеристики растительного покрова сходны с фоновыми показателями; в импактной – луга злаковые (абсолютный доминант – полевица тонкая), растительный покров сильно разрежен, ярусность не выражена. История хозяйственного использования лугов в разных зонах нагрузки различается (Нестерков, Воробейчик, 2009), но на момент проведения основного блока исследований выпас скота и сенокос на всех участках отсутствовали.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В работе учитывали только беспозвоночных – представителей мезофауны (размер более 1 – 2 мм; Гиляров, 1975); ряд групп (Collembola, Thysanoptera, Acari) исклю-

чены из обработки. Учеты сачком (2004 г.) и биоценометром (2006, 2007, 2008 гг.) проводили в три тура, приуроченных ко второй половине летних месяцев. Пробные площади размером 50×50 м, по три в каждой зоне нагрузки, располагали на расстоянии 100 – 300 м друг от друга. При кошени использовали стандартный энтомологический сачок (диаметр обруча 30 см, глубина мешка из капроновой сетки 70 см, длина ручки 130 см), каждую пробу формировали 20 взмахами. Отбор проб проводили круглосуточно, через каждые 4 часа (0 ч, 4 ч, 8 ч, 12 ч, 16 ч, 20 ч); тур составлял трое суток. Объем выборки составил три повторности на учетное время суток за тур учета; всего собрано 486 проб. Укосы проведены тремя исследователями, поочередно сменявшими друг друга на пробных площадях с целью исключения смещения из-за индивидуальных особенностей.

Использованный в работе биоценометр состоял из металлической рамы размером 50×50 см, герметично соединенной с матерчатым мешком кубической формы, одна из боковых сторон которого представляет собой светлый экран из мельничного газа (диаметр ячеек 0,25 мм). В процессе учетов изымали как хортобионтов, так и травянистые растения. Беспозвоночных собирали при помощи специально модифицированного пылесоса с автономным источником питания и пробосборником из пластиковой емкости, герметично соединенной с патрубком воздухозаборника пылесоса. Учеты проводили в светлое время суток (с 09.00 до 20.00), в течение дня обследовали все три площади на одной из зон нагрузки, с каждой изымали равное количество проб. Порядок посещения площадок корректировали так, чтобы с каждой были представлены пробы, собранные в утренние, дневные и вечерние часы. Зоны нагрузки в течение тура также посещали поочередно. Объем выборки составил по 10 проб на пробную площадь за тур учета. Всего собрано 810 проб (по 270 в каждый год исследования).

В лабораторных условиях беспозвоночных определяли до уровня семейства (модельные таксоны – до вида) и подсчитывали количество особей каждого таксона. Травянистые растения сушили в сушильном шкафу в течение суток при температуре 80°C. Для каждой пробы растений измеряли общую воздушно-сухую массу, а также суммарную массу граминоидов (злаков и осок) с точностью до 0,1 г. Для растений, собранных в III туре 2008 г. (всего 90 проб) установлена видовая принадлежность, а также воздушно-сухая масса каждого вида с точностью до 0,01 г.

Сбор беспозвоночных для анализа содержания тяжелых металлов (Cu, Pb, Cd и Zn) осуществлен кошением в 2007 г. в несколько этапов, охватывающих все летние месяцы. Материал распределили по таксономической принадлежности, сушили в сушильном шкафу в течение суток при температуре 80°C, после чего определили абсолютную сухую массу каждой группы с точностью до 0,0001 г. Образцы озолили в азотной кислоте в микроволновой печи и определили концентрации тяжелых металлов методом атомно-абсорбционной спектроскопии на приборе AAS-6 VARIO (Ana-

lytik Jena, Германия). Масса навески составляла 20-100 мг (обычно 50 мг), всего обработано 78 проб.

Для оценки температурного режима в травянистом ярусе использовали термохроны серии iButton DS 1921 компании Dallas Semiconductor (США). Приборы устанавливали на каждой из пробных площадей в 4 случайных точках: в точках 1 – 3 закладывали по два термохрона – на поверхности почвы и в толще травостоя; в точке 4 – один датчик на высоте 5 – 10 см над травостоем, не прикрытый от прямых солнечных лучей. Всего был установлен 61 термохрон; измерения проводили каждый час в период с 23.07.2008 г. по 23.09.2008 г. (всего 1512 измерений температуры воздуха).

Промеры высоты травостоя проводили в конце лета 2008 г. мерной рулеткой с ценой деления 1 мм; измеряли высоту каждого отчетливо выраженного яруса в травостое в 10 повторностях на каждой из пробных площадей; всего – 150 промеров.

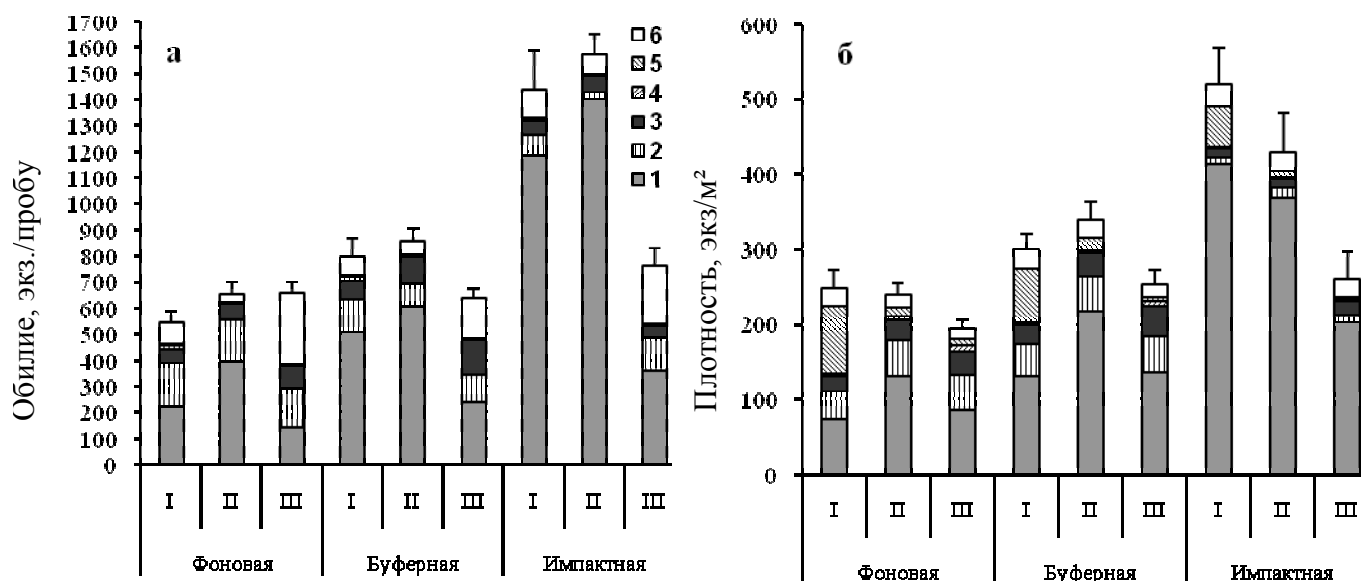
Математическая обработка включала расчет стандартных описательных статистик, стандартный дисперсионный анализ (однофакторный и многофакторный), непараметрический многофакторный дисперсионный анализ (тест Шейнера – Рея – Хара), анализ компонентов дисперсии, непараметрический корреляционный анализ (коэффициент корреляции Спирмена, коэффициент конкордации Кенделла), пошаговый регрессионный анализ. Матрицы сходства сравнивали с помощью нормированного перестановочного теста Мантеля. Для анализа структуры сообществ использовали коэффициенты сходства Сьеренсена – Чекановского (I_{cs} , формы a и b по Песенко, 1982), индекс Шеннона, расчет кумулятивных кривых («количество особей – количество видов»). При анализе суточной динамики населения индивидуальное влияние учетчиков было исключено нормированием обилия группы по среднему и среднеквадратическому отклонению для каждого учетчика. Использованы программы EstimateS Win 7.52, PASSaGE 2.08, пакеты Microsoft Excel и Statistica 6.0.

Видовое определение беспозвоночных осуществили: моллюсков – М.Е. Гребенников, паукообразных – М.П. Золотарев, Т.К. Тунева и С.Л. Есюнин, тлей – Н.В. Николаева; виды травянистых растений определены Е.В. Хантемировой. Консультации при определении видов беспозвоночных также оказали А.В. Лагунов, О.Е. Чашина, Е.В. Зиновьев и А.И. Ермаков. Измерения содержания металлов в беспозвоночных выполнены А.В. Щепеткиным. Всем специалистам автор выражает свою искреннюю благодарность.

ГЛАВА 4. ИЗМЕНЕНИЕ ОБИЛИЯ И СТРУКТУРЫ НАСЕЛЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ-ХОРТОБИОНТОВ В ГРАДИЕНТЕ ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Для сопоставления двух методов учета (энтомологическое кошение и биоценометр) рассчитана относительная разница между этими методами (для долей групп).

Показатель относительной разницы изменяется в пределах от -1 (переучет сачком) до +1 (переучет биоценометром); ноль означает равный учет обоими методами.



I – III – туры проведения учетов; 1 – 6 – трофические группы хортобионтов: 1 – сосущие фитофаги, 2 – грызущие фитофаги, 3 – сосущие зоофаги, 4 – грызущие зоофаги, 5 – гемофаги, 6 – прочие. Вертикальная линия – ошибка среднего для общего обилия (в материалах учетов энтомологическим сачком: учетная единица – площадка × этап суточного цикла укусов, n=18); при учетах биоценометром: учетная единица – площадка × год, n=9).

Рисунок 1 – Обилие беспозвоночных в разных зонах нагрузки по материалам учетов энтомологическим сачком (а) и биоценометром (б); данные усреднены за три года учетов – 2006, 2007 и 2008 гг.).

Приняв за границы небольших значений разницы диапазон $\pm 0,4$, мы установили, что подавляющее большинство таксонов и трофических групп в фоновой зоне нагрузки учитываются сходно обоими методами. По мере приближения к источнику выбросов относительная разница между методами учета возрастает.

При приближении к заводу плотность населения увеличивается в два раза (по материалам учета биоценометром, в среднем за три года), а относительное обилие – более чем в три раза (по материалам укусов). Увеличение происходит за счет трофической группы сосущих фитофагов и, главным образом, цикадовых. Увеличению обилия этой группы соответствует более чем трехкратное увеличение ее доли в сообществе хортобионтов, что свидетельствует о существенных преобразованиях в структуре населения (рис. 1). Характерная для сосущих фитофагов реакция относится к первому типу реакций на антропогенную нагрузку (Козлов, 1990), и является типичной для большинства представителей этой группы. Обилие и доля в сообществе группы грызущих фитофагов в целом снижается при приближении к заводу (в 3 – 5 раз), но на уровне отдельных ее представителей более характерна реакция второго типа, при которой максимум численности наблюдается в зоне среднего загрязнения. Сосущие зоофаги демонстрируют реакцию второго типа более отчетливо – их обилие в буферной зоне увеличено в 1,5 раза, а доля в сообществе сравнима с фоновы-

ми показателями. Самая малочисленная группа – грызущие фитофаги – реагируют на загрязнение по третьему типу: происходит снижение обилия при приближении к источнику выбросов (в буферной зоне в 1,5 раза, в импактной – более чем в 50 раз; доля группы в сообществе хортобионтов также сильно уменьшается). Гемофаги не относятся к типичным хортобионтам и специально нами не рассматриваются. К прочим отнесены сравнительно малочисленные таксоны с трофической специализацией, выходящей за рамки выделенных групп.

Анализ показателей несходства (1-Ics) сообществ хортобионтов в разных зонах нагрузки выявил наибольшие его значения при сравнении полных таксономических списков хортобионтов фоновой и импактной зон (1-Ics=0,36 – 0,70), наименьшие – при сравнении трофической структуры сообществ фоновой и буферной зон нагрузки (1-Ics=0,12 – 0,29). Структура населения на уровне наиболее обильных таксонов («ядра» сообщества) и функциональных групп более стабильна в градиенте загрязнения.

ГЛАВА 5. ИЗМЕНЕНИЕ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ МОДЕЛЬНЫХ ТАКСОНОВ В ГРАДИЕНТЕ ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Видовая структура рассмотрена на примере четырех обильных в травостое таксонов беспозвоночных – тлей, клопов, паукообразных и моллюсков, относящихся к разным трофическим группам.

5.1 Обилие и видовая структура модельных таксонов в градиенте загрязнения

По мере приближения к заводу во всех модельных таксонах отмечено выраженное обеднение видового богатства. Тли. На территории с фоновым уровнем загрязнения отмечено 30 видов из 23 родов, в буферной зоне – 29 видов из 21 рода, в импактной – 9 видов из 9 родов (всего обнаружено 46 видов тлей из 32 родов семейства Aphididae). Большая часть видов увеличивает обилие в буферной зоне; в импактной максимальной численности достигает ряд олигофагов, трофически связанных со злаковыми, составляющими основу лугового травостоя вблизи завода. Клопы. В фоновой зоне отмечено 36 видов из 31 рода и 13 семейств, в буферной – 40 видов из 32 родов и 12 семейств, в импактной – 17 видов из 16 родов и 8 семейств (всего 47 видов из 39 родов и 14 семейств). Клопы достигают значительного обилия во всех зонах, главным образом, за счет сем. Miridae, в котором отмечены все типы реакции на загрязнение. У видов, доминирующих в импактной зоне (*Lopus decolor* Fall. и *Notostira elongatum* Geoffr.), отчетливо выражена трофическая связь с граминоидами. Паукообразные. В фоновой зоне отмечено 96 видов из 69 родов, 18 семейств и 2 отрядов (Aranei и Opiliones), в буферной – 90 видов из 58 родов, 16 семейств и 2 отрядов, в импактной – 40 видов из 30 родов и 11 семейств отряда Aranei (всего зарегистрировано 138 видов, относящихся к 90 родам и 19 семействам). В импактной зоне обилие

увеличивает ряд малочисленных видов из разных семейств (в основном Linyphiidae). Реакция группы в целом на загрязнение преимущественно второго и третьего типов. Вероятно, паукообразные, особенно сенокосцы, испытывают большую интоксикацию по сравнению с фитофагами. Моллюски. В фоновой зоне выявлено 14 видов из 14 родов и 14 семейств, в буферной – 8 видов из 7 родов и 7 семейств; в импактной зоне полностью отсутствуют. Всего в районе исследования зарегистрировано 16 видов из 16 родов и 15 семейств. Большая часть обильных видов увеличивает численность в буферной зоне. Отсутствие моллюсков в импактной зоне, вероятнее всего, связано не столько с повышенной чувствительностью к токсикантам, сколько с нарушением гидротермического режима в разреженном травостое этой территории (Нестерков, Гребенников, 2009). Анализ показателей несходства (1-Ics) подтвердил сильные различия в видовом составе всех модельных таксонов в разных зонах нагрузки: при сравнении фоновой и буферной отмечены значения порядка 0,60 – 0,80; при сравнении импактной зоны с фоновой или буферной – порядка 0,80 – 0,90.

Таблица 1 – Показатели кумуляционных кривых для для модельных таксонов в разных зонах нагрузки

Количество видов	Зона нагрузки		
	Фоновая	Буферная	Импактная
зарегистрированное значение экстраполяция по 90 особям (доверительный интервал)	30,0 20,7 (15,2 – 26,2)	тли	9,0
		29,0	6,3
		16,3 (12,6 – 19,9)	(3,9 – 8,7)
зарегистрированное значение экстраполяция по 400 особям (доверительный интервал)	36,0 31,7 (25,1 – 38,3)	клопы	17,0
		40,0	10,7
		30,4 (25,3 – 35,5)	(5,9 – 15,5)
зарегистрированное значение экстраполяция по 200 особям (доверительный интервал)	96,0 50,4 (42,9 – 57,9)	паукообразные	40,0
		90,0	35,7
		46,6 (38,4 – 54,5)	(30,3 – 41,1)
зарегистрированное значение экстраполяция по 800 особям (доверительный интервал)	14,0 11,9 (8,8 – 15,2)	моллюски	–
		8,0	–
		6,0 (2,3 – 9,7)	–

Примечание – прочерк означает отсутствие группы.

5.2 Видовое разнообразие модельных таксонов хортобионтов на территориях с разным уровнем загрязнения

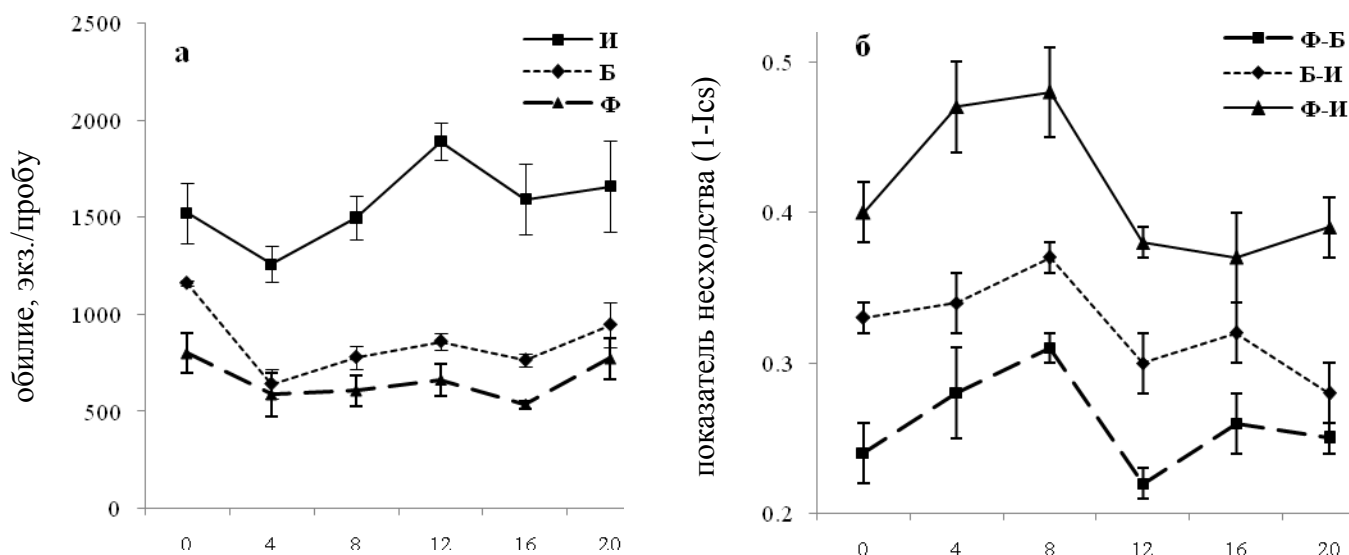
Во всех рассмотренных группах самые быстрые темпы кумуляции и самые высокие значения видового богатства отмечены в фоновой зоне, самые медленные темпы и самые низкие значения – в импактной (табл. 1). Видовое разнообразие, оцененное по индексу Шеннона, во всех рассмотренных группах наибольших значений достигает в фоновой зоне, что подразумевает также наибольшую выравненность обилия видов. Самые низкие значения индексов отмечены в импактной зоне, что свидетель-

ствуется о снижении видового разнообразия и выраженном доминировании. Буферная зона нагрузки во всех случаях занимает промежуточное положение.

ГЛАВА 6. ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ-ХОРТОБИОНТОВ В РАЗНЫХ ЗОНАХ ТЕХНОГЕННОЙ НАГРУЗКИ

6.1 Суточная динамика населения беспозвоночных травостоя в градиенте загрязнения

Фактор времени суток оказывает значимое влияние на общее обилие, обилие всех трофических и большей части таксономических (15 из 24) групп беспозвоночных-хортобионтов. Суточная динамика стабильна и не подвержена модифицирующему действию зоны нагрузки и тура проведения учетов. Ход суточной динамики общего обилия хортобионтов и группы сосущих фитофагов характеризуется наличием двух пиков численности, степень выраженности которых различается в разных зонах



Зоны нагрузки: Ф – фоновая, Б – буферная, И – импактная. По оси абсцисс отмечено время суток. Вертикальная черта – ошибка среднего для общего обилия (учетная единица – сутки, $n=3$) и значений несходства (учетная единица – пара сравниваемых площадок в разных зонах нагрузки, $n=27$).

Рисунок 2 – Суточная динамика общего обилия (а) и показателей несходства (б) хортобионтов в середине лета.

нагрузки (рис. 2а). «Полуденный» пик приходится примерно на 12 часов дня, и наиболее изменчив между зонами нагрузки и турами учета. «Полуночный» пик приходится на период от 20 до 00 часов, и значительно более стабилен в пределах зоны нагрузки. В фоновой зоне оба пика обилия выражены слабо и хорошо соотносимы по высоте. В буферной зоне сильно возрастают значения «полуночного» пика; высота «полуденного» сильно меняется в течение сезона – в начале лета дневное увеличение обилия значительно превышает ночные показатели, в конце – заметно уступает им. В импактной зоне картина сходная, однако абсолютные пиковые значения обилия значительно выше, что связано с общим увеличением обилия вблизи завода.

В других трофических группах отмечены значительные отклонения от описанного, однако четко связать их с действием загрязнения или сезонной изменчивостью не удалось.

В качестве параметров, количественно характеризующих суточную динамику обилия в сообществах беспозвоночных-хортобионтов, мы рассмотрели ее выраженность и регулярность. Выраженность – характеристика изменчивости численности группы в течение суток. В качестве показателя выраженности суточной динамики использовали среднеквадратическое отклонение для набора нормированных значений обилия суточного цикла укусов. На уровне общего обилия отмечено устойчивое увеличение значений выраженности в градиенте загрязнения ($\sigma=0,2 - 0,3$ в фоновой зоне, $0,4 - 1,7$ в импактной). Суточная динамика сосущих беспозвоночных (как фитофагов, так и зоофагов) также становится более выраженной с приближением к заводу, тогда как у грызущих выраженность относительно постоянна во всех зонах нагрузки ($\sigma=0,2 - 0,3$ у фитофагов, $0,6 - 0,8$ у зоофагов), что подтверждено результатами дисперсионного анализа. Увеличение выраженности суточной динамики при приближении к источнику выбросов означает увеличение размаха между минимальным и пиковым значениями обилия в течение суток и, таким образом, может служить признаком техногенного загрязнения территории.

Регулярность – характеристика «нехаотичности» изменения численности в течение суток; в упрощенном варианте ее можно представить как характеристику соответствия изменения численности какой-либо «простой» фигуре. Для небольшого количества точек (в нашем случае – набора из 6 значений обилия в пределах суточного цикла укусов) число вариантов закономерного изменения ограничено уравнением параболы; мерой регулярности суточной динамики в этом случае будет коэффициент детерминации (R^2) для данного уравнения регрессии. Полученные значения сильно варьируют в пределах зоны нагрузки, тура учета и между пробными площадками. На уровне общего обилия и для трофических групп не выявлено отчетливых тенденций изменения значений регулярности, что подтверждено результатами дисперсионного анализа. Причиной, по всей видимости, является недостаточное количество учетов, составляющее их суточный цикл.

Степень суточной изменчивости сообществ хортобионтов также оценивали путем сравнения ряда аспектов β -разнообразия. Анализ временного β -разнообразия (несходство структуры между разными этапами суточного цикла в пределах конкретной пробной площади) выявил высокую стабильность структуры сообществ хортобионтов на протяжении суток ($1-Ics = 0,2 - 0,3$), а анализ временной динамики пространственного β -разнообразия (несходство структуры между несколькими пробными площадками в пределах зоны нагрузки) – между разными участками на каждом из этапов суточного цикла укусов ($1-Ics = 0,1 - 0,3$), вне зависимости от зоны нагрузки или тура учета. Это косвенно свидетельствует о высокой синхронности су-

точной динамики во всем районе исследований. Прямое подтверждение получено путем расчета коэффициентов конкордации Кенделла, продемонстрировавших высокую степень согласованности суточной динамики общего обилия, трофических групп, крупных таксонов и видовой структуры хортобионтов на разных уровнях пространственной организации сообществ – между пробными площадками в зонах нагрузки ($W=0,6 - 0,7$, $p<0.01$), между зонами ($W=0,4 - 0,5$, $p<0.05$) и во всем районе исследования ($W=0,3 - 0,4$, $p<0.05$). Анализ показателей несходства сообществ хортобионтов в разных зонах нагрузки выявил наибольшие значения в ночные и ранние утренние часы, самые низкие – около полудня (рис. 2б). Наиболее несходны фоновая и импактная зоны, наименее – фоновая и буферная. Это позволяет предположить неравноценность «полуденного» и «полуночного» пиков обилия по составу формирующих их групп.

В качестве вероятных причин суточной динамичности хортобионтов рассмотрена ее связь с рядом метеорологических параметров. Базируясь на данных собственных инструментальных измерений температуры воздуха, исследована ее внутрисуточная динамика в травостое. Выявлено, что суточный температурный максимум совпадает с «полуденным» пиком обилия хортобионтов. На протяжении ночи температура в травостое вблизи почвы остается сравнительно постоянной (порядка 10°C в фоновой и буферной зонах, 15°C – в импактной), тогда как в верхних его слоях быстро снижается. Известно, что это ведет к перепадам уровня влажности и является причиной миграций наземных моллюсков (Мельниченко, 1936). Логично предположить, что «полуденный» и «полуночный» пики обилия сформированы разными группами хортобионтов: первый – более термофильными таксонами, максимум активности которых приурочен к максимуму дневных температур (кузнечики, тли, клопы-слепняки); второй – более гигрофильными, перемещающимися в наиболее увлажненные участки травянистого яруса (моллюски, сенокосцы и многие другие).

Также прослежена связь суточной динамики обилия с динамикой ряда метеорологических параметров (температуры воздуха, точки росы, относительной влажности и атмосферного давления); использованы данные метеостанции г. Екатеринбурга. На незагрязненной территории основное значение имеет атмосферное давление, тогда как для техногенно «аридизированных» сообществ импактной зоны более важна относительная влажность воздуха (отрицательная корреляция в обоих случаях). Пошаговый линейный регрессионный анализ продемонстрировал, что в фоновой зоне показатели температуры воздуха (прямая корреляция с обилием) и точки росы (обратная) объясняют до 56% дисперсии общего обилия хортобионтов. С приближением к заводу значение температуры воздуха снижается, но возрастает значение относительной влажности и атмосферного давления: в буферной зоне – 40% (прямая корреляция) и 28% (обратная), в импактной – 50% и 56% (обратная корреляция в обоих случаях) соответственно. Таким образом, влиянием метеорологических усло-

вий можно объяснить более половины дисперсии суточной динамики общего обилия хортобионтов. Анализ на уровне трофических групп показал, что наиболее подверженными влиянию погодных условий оказались фитофаги, в то время как зоофаги – наиболее устойчивыми.

Таким образом, характер суточной динамики хортобионтов в большей степени обусловлен эндогенными механизмами и метеорологическими параметрами; влияние загрязнения проявляется главным образом опосредовано, через модификацию последних.

6.2 Сезонная и межгодовая изменчивость населения беспозвоночных травостоя в градиенте загрязнения

Сезонная изменчивость значимо проявляется на уровне общего обилия (по данным укусов), всех трофических и крупных таксономических групп, и в большинстве случаев модифицирована влиянием зоны нагрузки. Плотность населения (по данным биоценометра) менее подвержена сезонной изменчивости, которая не отмечена для грызущих фитофагов и 9 из 24 таксономических групп. Общее обилие хортобионтов достигает наибольших значений в середине лета, после чего остается на достигнутом уровне (фоновая зона), либо снижается до минимальных в рассмотренный период значений (буферная и импактная зоны). Наибольшие значения общей плотности в фоновой и импактной зонах отмечены в начале лета, в буферной – в середине. Сосущие фитофаги следуют описанным тенденциям. Обилие грызущих фитофагов в целом увеличивается в течение сезона (особенно в импактной зоне), обилие зоофагов – в целом снижается. Плотность населения всех групп возрастает к концу лета.

Значимая межгодовая изменчивость выявлена только для ряда таксонов – тлей, длинноусых двукрылых-антофагов, гусениц и пауков-линифицид. Для общего обилия и обилия трофических групп не выявлено значимого взаимодействия «год × тур», что означает постоянство трендов сезонной динамики хортобионтов из года в год. Также не выявлено значимого взаимодействия «год × зона»; это означает, что влияние фактора загрязнения на сообщества хортобионтов не зависит от межгодовой изменчивости параметров луговых экосистем.

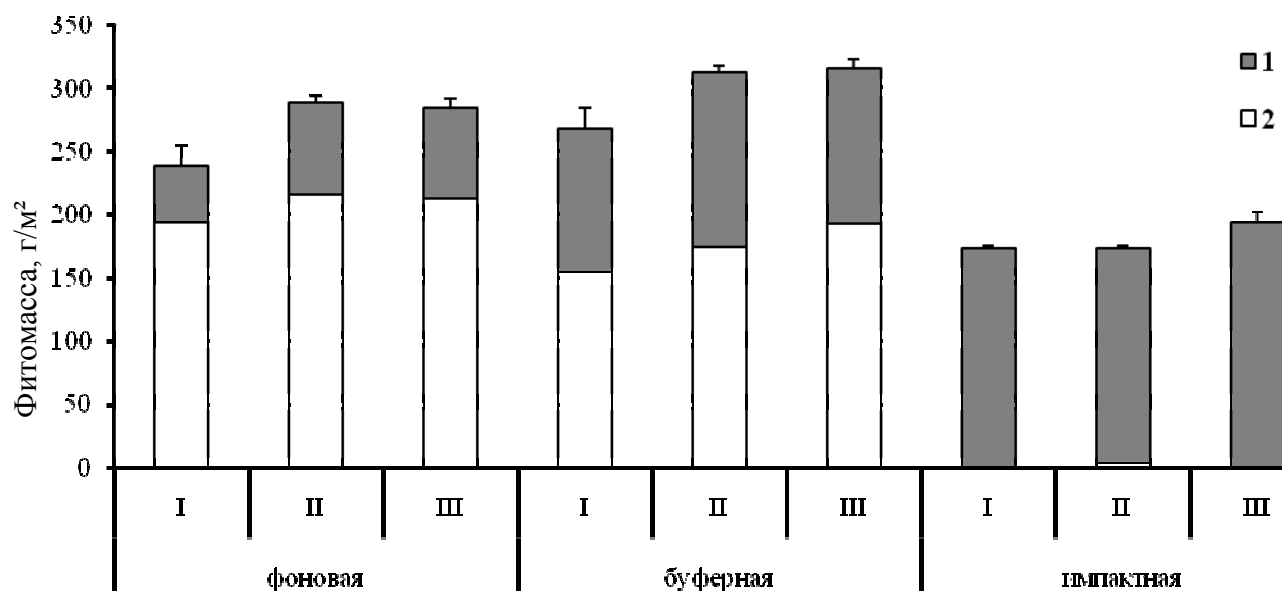
На уровне видовых списков модельных групп рассмотрена сезонная динамика несходства между зонами нагрузки. У тлей и пауков в течение сезона несходство ($1 - I_{cs}$) увеличивалось (с 0,8 – 0,9 до 1,0), у клопов – уменьшалось (с 0,8 – 0,9 до 0,5 – 0,7); у моллюсков тенденции варьировали в разные годы наблюдений. Во всех случаях самые низкие показатели несходства отмечены при сравнении фоновой и буферной, а наибольшая сезонная и межгодовая изменчивость – буферной и импактной зон нагрузки. Последнее, очевидно, свидетельствует о дестабилизации видовой структуры в этих зонах вследствие техногенного загрязнения.

Сезонная изменчивость выраженности суточной динамики статистически значима. Показатели выраженности для сосущих фитофагов и грызущих зоофагов во всех зонах нагрузки уменьшаются в течение лета (с 0,2 – 0,5 до 0,01 – 0,1 и с 0,6 – 0,7 до 0,1 – 0,3), для сосущих зоофагов – увеличиваются (с 0,2 – 0,3 до 0,5 – 0,7); для грызущих зоофагов сезонной динамики выраженности не выявлено.

6.3 Соотношение пространственных и временных компонентов дисперсии обилия хортобионтов

Общую дисперсию обилия беспозвоночных можно разделить на пространственные и временные компоненты. Первая группа представлена различиями между пробными площадями в пределах зоны нагрузки (мезомасштабная изменчивость) и различиями между отдельными пробами в пределах пробной площади (микромасштабная). Временные компоненты дисперсии представлены суточной, сезонной и межгодовой изменчивостью.

Основное место среди компонентов дисперсии занимает микромасштабная изменчивость (остаточная дисперсия; до 90% и более); при ее исключении наибольшее значение приобретает временная компонента, и в ее составе – сезонная изменчивость. Наибольший вклад в данные энтомологических укусов вносят временные компоненты дисперсии – тур учета и время суток, тогда как в данные биоценометра – тур учета и пробная площадь. В целом, в градиенте загрязнения не выявлено четких закономерностей изменения соотношения долей компонентов дисперсии.



I – III – туры проведения учетов; 1, 2 – фракции фитомассы (1 – граминоиды; 2 – прочие виды). Вертикальная линия – ошибка среднего для общей фитомассы (учетная единица – площадька × год, $n=9$).

Рисунок 3 – Надземная фитомасса травостоя в разных зонах нагрузки в среднем за три года (2006, 2007 и 2008 гг.).

ГЛАВА 7. МЕХАНИЗМЫ РЕАКЦИИ НАСЕЛЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ-ХОРТОБИОНТОВ НА ТОКСИЧЕСКУЮ НАГРУЗКУ

7.1 Обилие и структура луговой растительности

В фоновой и буферной зонах нагрузки значения фитомассы сходны, в импактной – снижены в 1,3 – 1,9 раза (рис. 3). С приближением к заводу сильно возросла доля граминоидов: с 14 – 48% в фоновой зоне до 23 – 56% в буферной и 96 – 100% в импактной. Согласно результатам дисперсионного анализа, общая фитомасса и масса граминоидов сильно зависят от зоны нагрузки, тура и года проведения учетов, а также от взаимодействия этих факторов. Доля граминоидов оказалась более устойчивым показателем, подверженным влиянию только зоны и года, а также их взаимодействия. Таким образом, структура растительных сообществ в пределах зоны нагрузки достаточно стабильна. Сравнение территорий также выявило существенное обеднение видового состава: в фоновой зоне обнаружили 54 вида травянистых растений, в буферной – 46, в импактной – 4 (всего 63 вида.) Сходный характер изменений растительной и животной компонент позволяет предположить наличие корреляции между ними. В пределах зоны нагрузки, на уровне общего обилия хортобионтов, корреляция с общей фитомассой (положительная) отмечена единично, но отчетливо выражена у грызущих фитофагов и обоих типов зоофагов. Корреляция фитомассы граминоидов и общего обилия хортобионтов положительна; на уровне трофических групп выражена у фитофагов – сосущих (в основном цикадок; положительная) и грызущих (жуков-листоедов, личинок пилильщиков, гусениц, моллюсков; отрицательная). В целом, фактор загрязнения значимо влияет на корреляцию обилия хортобионтов и фитомассы, но во всех группах тенденции изменения в градиенте слабо выражены. Мы полагаем, что обеднение видового состава растительности под действием загрязнения ведет к упрощению архитектуры травостоя в импактной зоне, менее способной регулировать микроклимат; итогом является своеобразная «аридизация» с резкими перепадами температуры и влажности. Очевидно, что данные изменения сказываются на характере энтомоценозов – преимущество получают сосущие беспозвоночные, и среди них фитофаги, трофически связанные с граминоидами, и зоофаги, более (по сравнению с грызущими) устойчивые к загрязнению.

7.2 Микроклиматические условия

Сделана попытка оценить роль структуры травянистого яруса в формировании микроклимата. Для этого рассмотрено изменение ряда характеристик температурного режима (среднесуточная t° , максимальная и минимальная суточные t° , амплитуда) в травостое на разной высоте (вблизи поверхности почвы, примерно в середине лугового травостоя и над травостоем) в период с 23.07 по 23.09.08 г. Показатели среднесуточной t° , измеренные в толще травянистого яруса и над ним, значимо не

различаются. Минимальные суточные значения t° были выше вблизи поверхности почвы во всех зонах нагрузки, хотя в импактной разница между показаниями датчиков в травостое и над ним была наименьшей. Показатели суточной амплитуды и максимальных суточных температур существенно ниже в травостое фоновой зоны (30 и 35 $^{\circ}\text{C}$); в импактной зоне эти показатели достигают наибольших значений (более 35 и более 40 $^{\circ}\text{C}$) и, следовательно, наибольшей силы воздействия на сообщества хортобионтов. Дисперсионный анализ выявил значимое влияние зоны нагрузки на все показатели, за исключением минимальной суточной t° . Положение датчика оказывает влияние на все показатели, исключая среднесуточную t° .

7.3 Содержание тяжелых металлов в беспозвоночных травянистого яруса

Согласно результатам дисперсионного анализа, изменение содержания тяжелых металлов в комплексе беспозвоночных связано с расстоянием до медеплавильного завода. Сосущие фитофаги, цикадовые и клопы, достигающие наибольшего обилия вблизи источника выбросов, накапливают металлы относительно слабо (в буферной и импактной зонах содержание увеличено в 2 – 3 раза по сравнению с фоновыми значениями), что, возможно, происходит благодаря трофической связи со злаками-псевдометаллофитами (полевицей тонкой, щучкой дернистой), эффективно задерживающими тяжелые металлы на уровне корневого барьера. Высокая толерантность к токсическому действию тяжелых металлов также хорошо описана непосредственно для группы сосущих фитофагов.

Обилие грызущих фитофагов выше на незагрязненных и умеренно загрязненных территориях, при этом они интенсивнее накапливают все тяжелые металлы (в буферной содержание увеличено в 1,5 – 2 раза, в импактной – в 3 – 4 раза). Очевидно, что механизмы детоксикации в группе развиты слабее, либо поступление поллютантов в организм происходит интенсивнее. Также необходимо отметить некоторые особенности способа питания, в процессе которого грызущие фитофаги повреждают субэпидермальные вакуоли, кутикулу и клеточные стенки, где растения концентрируют тяжелые металлы, в то время как сосущие фитофаги легко этого избегают. Также грызущие фитофаги могут заглатывать пылевые частицы с адсорбированными металлами непосредственно с поверхности растения.

Сосущие зоофаги достигают наибольшего обилия в буферной, а наибольшего содержания тяжелых металлов в организме – в импактной зоне нагрузки (увеличено в 3 – 5 раз по сравнению с фоновыми показателями). Обилие грызущих зоофагов относительно высоко только в фоновой зоне, а концентрация всех тяжелых металлов в организме сильно увеличивается вблизи завода (в 2 – 13 раз). На зоофагах, как консументах более высокого порядка, сильнее сказывается токсическое действие тяжелых металлов вследствие их аккумуляции в трофических цепях, или трансформации

в более токсичные формы в организме жертв. По-видимому, значение имеет и способ питания – сосущие зоофаги в целом более толерантны.

На уровне всего хортобионтного комплекса наибольшая аккумуляция отмечена для Pb (концентрация значимо возрастает в градиенте во всех группах беспозвоночных, кроме сосущих зоофагов), самая низкая – для Cu; Cd и Zn занимают промежуточное положение.

ВЫВОДЫ

1. При приближении к источнику выбросов общее обилие беспозвоночных-хортобионтов увеличивается в 2 – 3 раза, главным образом, за счет сосущих фитофагов, основу комплекса которых составляют цикадовые (их доля в импактной зоне достигает 70 – 80%).

2. Трофическая и таксономическая структура населения беспозвоночных на уровне крупных таксонов (семейств и выше) относительно слабо меняется в градиенте загрязнения, тогда как видовая структура модельных групп (тлей, клопов, паукообразных, моллюсков) радикально преобразуется (наблюдается смена состава доминантов с тенденцией к монодоминированию). В градиенте загрязнения видовое богатство падает как у групп снижающих, так и увеличивающих обилие.

3. В суточной динамике обилия хортобионтов можно выделить дневной и ночной пики, различающиеся по составу формирующих их групп. Возможно, дневной пик обилия связан с суточным максимумом температуры воздуха в травостое и сформирован термофильными группами, а ночной пик – гигрофильными, доля которых в импактной зоне снижена. Косвенно это подтверждается увеличением несходства между зонами нагрузки в ночные и ранние утренние часы.

4. В течение суток обилие беспозвоночных меняется синхронно в разных зонах нагрузки. Влияние погодных условий объясняет около 50% дисперсии суточной динамики обилия хортобионтов; вклад отдельных параметров меняется в градиенте загрязнения – снижается для температуры воздуха, увеличивается для относительной влажности и атмосферного давления.

5. Сезонная изменчивость обилия хортобионтов сильно выражена в сообществах всех зон нагрузки. Межгодовая изменчивость обилия выражена слабо. Общий тренд реакции на загрязнение повторяется из года в год и относительно стабилен в течение сезона.

6. В общей дисперсии обилия наибольшую роль играют неучтенные факторы (изменчивость между отдельными пробами). При их исключении на первое место выходят временные компоненты дисперсии, прежде всего, сезонная изменчивость. В градиенте загрязнения четких закономерностей изменения соотношения компонентов дисперсии не выявлено.

7. Под действием техногенного загрязнения двукратно снижается фитомасса, обедняется видовой состав, упрощается структура и архитектура травянистой расти-

тельности, что приводит к своеобразной «аридизации» техногенных территорий. Эти преобразования можно считать основной причиной изменений в сообществах беспозвоночных-хортобионтов.

8. Аккумуляция тяжелых металлов в организме хортобионтов и их возможное токсическое действие определяются особенностями трофики: накопление сильнее выражено у зоофагов по сравнению с фитофагами, и у грызущих беспозвоночных по сравнению с сосущими.

СПИСОК РАБОТ

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК РФ

1. **Нестерков А.В.** Изменение структуры населения беспозвоночных-хортобионтов под действием выбросов медеплавильного завода / А.В. Нестерков, Е.Л. Воробейчик // Экология. 2009. №4. С. 303 – 313.

2. **Нестерков А.В.** Наземные моллюски травостоя в градиенте загрязнения выбросами медеплавильного завода / А.В. Нестерков, М.Е. Гребенников // Аграр. Россия. 2009. Спец. вып. С. 48 – 49.

Публикации в других изданиях

3. **Нестерков А.В.** Предварительные данные по структуре и суточной динамике населения беспозвоночных травостоя в условиях загрязнения выбросами медеплавильного комбината / А.В. Нестерков // Экология в меняющемся мире: материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2006. С. 166 – 169.

4. **Нестерков А.В.** Сезонная динамика населения хортобионтных клопов (Insecta, Hemiptera) в зоне действия выбросов медеплавильного комбината / А.В. Нестерков // Мат. XIII съезда Русс. энтомол. общества. Краснодар, 2007. С. 93.

5. **Нестерков А.В.** Структура населения сообществ беспозвоночных – хортобионтов в условиях техногенного загрязнения / А.В. Нестерков // Экология: от Арктики до Антарктики: мат. конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2007. С. 193 – 196.

6. **Нестерков А.В.** Структура населения сообществ беспозвоночных травостоя в условиях загрязнения выбросами медеплавильного комбината / А.В. Нестерков // Экология в современном мире: взгляд научной молодежи: материалы всерос. конф. молодых ученых. Улан-Удэ, 2007. С. 193 – 194.

7. Николаева Н.В. Состав и обилие тлей (Homoptera, Aphidoidea) в травостое на территориях с разным уровнем воздействия выбросов медеплавильного завода / Н.В. Николаева, **А.В. Нестерков** // Окружающая среда и устойчивое развитие регионов: новые методы и технологии исследований: материалы всерос. науч. конф. с междунар. участием. Казань, 2009. С. 242 – 246.

8. Учение В.И. Вернадского о биохимических циклах и роль трофической структуры биоценоза в их стабилизации при химическом загрязнении среды / В.С. Безель, Е.А. Бельский, Е.А. Бельская, Т.В. Жуйкова, С.В. Мухачева, **А.В. Нестерков** // «Тяжелые металлы и радионуклиды в окружающей среде». Материалы V междунар. научно-практ. конф. Семей: Семипалатинский ГПИ, 2008. Т. 1. С. 5 – 10.

9. Учение В.И. Вернадского о биохимических циклах и роль трофической структуры биоценоза в их стабилизации при химическом загрязнении среды / В.С. Безель, Е.А. Бельский, Е.А. Бельская, Т.В. Жуйкова, С.В. Мухачева, **А.В. Нестерков** // Проблемы биогеохимии и геохимической экологии. 2009. №1 (9). С. 22 – 41.