

УДК 631.468:[504.5:669.2/.8]

## НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ ВОССТАНОВЛЕНИЯ СООБЩЕСТВ ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ ПОСЛЕ СОКРАЩЕНИЯ ВЫБРОСОВ МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА

© 2019 г. Е. Л. Воробейчик<sup>а, \*</sup>, А. И. Ермаков<sup>а</sup>, М. Е. Гребенников<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

\*e-mail: [ev@ipae.uran.ru](mailto:ev@ipae.uran.ru)

Поступила в редакцию 16.08.2018 г.

После доработки 20.08.2018 г.

Принята к публикации 23.08.2018 г.

Анализ естественного восстановления сообществ, инициированного прекращением промышленных выбросов, важен для понимания их устойчивости. Однако очевиден дефицит прямых наблюдений за ходом такого восстановления, в частности для крупных почвенных беспозвоночных отсутствуют прямые сравнения состояния сообществ до и после сокращения выбросов. Нами изучена структура сообществ почвенной мезофауны (на уровне надвидовых таксонов) елово-пихтовых лесов (южная тайга) в районе воздействия атмосферных выбросов Среднеуральского медеплавильного завода (г. Ревда, Свердловская обл.). Сравнивали три периода – высоких (1990–1991 гг.), сниженных (2004 г.) и почти прекратившихся (2014–2016 гг.) выбросов. Проверили гипотезу об отсутствии быстрого восстановления сообществ, которая частично подтвердилась. С одной стороны, за прошедшие 25 лет на качественном уровне реакция педобионтов на загрязнение не претерпела принципиальных изменений: в каждый из трех периодов при приближении к заводу резко уменьшается общее обилие (за счет большинства групп), доминирование сапрофагов сменяется преобладанием фито- и зоофагов. С другой стороны, в последний период заметны признаки восстановления: увеличилось обилие педобионтов на загрязненных участках, ближе к заводу продвинулись чувствительные к загрязнению группы – дождевые черви, энхитреиды, моллюски. Восстановление, скорее всего, вызвано уменьшением токсичности металлов из-за нормализации кислотности почвы. Быстрая реколонизация ранее дефаунированной территории может быть связана с существованием на ней микросайтов с более благоприятными условиями по сравнению с окружающими пространствами, которые позволяют малоподвижным формам выживать за границами основной области их распространения.

*Ключевые слова:* динамика, устойчивость, эластичность, естественное восстановление, реколонизация, сукцессии, промышленное загрязнение, тяжелые металлы, структура сообществ, крупные почвенные беспозвоночные, дождевые черви, энхитреиды, многоножки, пауки, насекомые, моллюски

DOI: 10.1134/S0367059719020112

В лесных экосистемах крупные почвенные беспозвоночные определяют скорость биологического круговорота и обеспеченность растений биогенами, формируют структуру почвы, тем самым влияют на ее водный режим и плодородие, модифицируют состав почвенных микроорганизмов [1]. Учитывая столь значительную роль этой группы, оправданы предложения о включении показателей ее состояния в системы экологического мониторинга [2] и контроля загрязнения среды [3].

Различные поллютанты отрицательно действуют на крупных почвенных беспозвоночных [4]. Особенно губительно загрязнение почвы тяжелыми металлами в результате деятельности предприятий цветной металлургии: некоторые

группы либо исчезают, либо сильно уменьшается их численность, что кардинально трансформирует структуру сообществ [5–11]. Такие перестройки ведут к торможению деструкции органического вещества и замедлению биологического круговорота [12], разрушению почвенных агрегатов [12, 13], элиминации млекопитающих, трофически связанных с крупными беспозвоночными [14], дисбалансу элементов минерального питания у растений [15] и птиц [16].

Сокращение промышленных выбросов из-за закрытия или реконструкции металлургических предприятий, происходящее в последнее время во многих странах [17], теоретически должно положительно сказываться на почвенной фауне. Однако крайне мало работ, в которых исследова-

но восстановление сообществ педобионтов после такого сокращения [10, 18, 19]. Более того, заключения о динамике сообществ в них сделаны не на основе прямых наблюдений, а либо с привлечением материалов других авторов [10], либо путем замены анализа временных рядов пространственными [19]. В ряде случаев почвенных беспозвоночных исследовали возле давно закрытых заводов, но вне связи с восстановительной динамикой [8, 20, 21]. Более подробно изучены изменения при естественном зарастании или рекультивации промышленных отвалов и заброшенных шахт [22–25]. Однако эти материалы характеризуют закономерности протекания первичных сукцессий и поэтому имеют лишь косвенное отношение к обсуждаемой теме, причем только для крайних стадий деградации экосистем – техногенных пустошей. Скудность информации о закономерностях восстановления почвенной фауны при сокращении промышленных выбросов определяет актуальность работ в этом направлении.

Рассматриваемый нами район, подверженный воздействию атмосферных выбросов медеплавильного завода, удобен для изучения восстановления сообществ педобионтов по нескольким причинам. Во-первых, многолетнее (более 75 лет) загрязнение сформировало здесь мощную геохимическую аномалию, в центре которой концентрации металлов превышают фоновые уровни на несколько порядков [26]. Это привело к катастрофическим последствиям для биоты [27], а контрастность реакций на загрязнение упрощает их изучение. Во-вторых, в течение последних десятилетий поступление поллютантов постепенно уменьшалось и к настоящему времени почти прекратилось [26], что должно инициировать восстановление экосистем. В-третьих, 25 лет назад было зафиксировано состояние почвенной мезофауны до начала сокращения промышленных выбросов [27–29], которое можно принять за “точку отсчета”.

Кроме того, для интерпретации результатов немаловажно наличие для рассматриваемого района информации о закономерностях реакции на загрязнение многих компонентов экосистем: растительности [30], почвы [12, 13, 31], почвенного микробоценоза [32–34], почвенных микроартропод [35], герпето- [36, 37], хорто- [38], некро- [39] и дендробионтов [40]. Еще более важны результаты по динамике концентраций тяжелых металлов в почве [26] и растениях [41, 42], а также восстановлению ряда групп – растительности [30], европейского крота [14], филлофагов [42], эпифитных лишайников [43].

Заметим, что анализ почвенной фауны может быть выполнен с разной детализацией: можно рассматривать как интегральные параметры сообществ (общая численность, соотношение надвидовых таксонов), так и обилие и видовое разнообра-

зие отдельных групп. Эти подходы не исключают, а дополняют друг друга. В настоящей работе был реализован первый из них, рисующий картину динамики “крупными мазками”.

Цель нашей работы – анализ 25-летней динамики общего обилия и соотношения надвидовых таксонов (ранга семейства и выше) почвенной мезофауны в период сокращения выбросов медеплавильного завода. Нам не известна работа, в которых для условий промышленного загрязнения напрямую сопоставляли бы параметры сообществ крупных почвенных беспозвоночных до и после сокращения выбросов. Мы тестируем гипотезу об отсутствии положительных сдвигов в сообществах на наиболее загрязненных участках за 25-летний период. Гипотеза основана на следующих фактах: 1) низкой скорости выноса тяжелых металлов из верхних почвенных горизонтов [44], что документировано и для рассматриваемого района [26]; 2) продолжении угнетенного состояния растительности вблизи завода [30], а следовательно, отсутствию положительных сдвигов в почвенном окружении; 3) низкого обилия почвенной мезофауны возле давно закрытых предприятий [8, 19–21].

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Район исследований.** Среднеуральский медеплавильный завод (СУМЗ), расположенный на окраине г. Ревды (в 50 км к западу от г. Екатеринбурга), функционирует с 1940 г. и до недавнего времени был крупнейшим источником промышленного загрязнения в России. Основные ингредиенты его выбросов – газообразные соединения серы, фтора и азота, а также пылевые частицы с сорбированными тяжелыми металлами (Cu, Pb, Zn, Cd, Fe, Hg и др.) и металлоидами (As). В 1980 г. выбросы завода составляли 225 тыс. т поллютантов в год, в 1990 г. – 148 тыс. т, в 1991 г. – 106 тыс. т. После 1991 г. выбросы снижались еще сильнее: в 1994 г. они составили 96 тыс. т, в 2000 г. – 63 тыс. т, в 2004 г. – 28 тыс. т, а после кардинальной реконструкции предприятия в 2010 г. – всего около 3–5 тыс. т/год [30]. Выбросы основного компонента – сернистого ангидрида – к 2012 г. упали в 116 раз по сравнению с 1980 г., пыли – в 44 раза. Из металлов наиболее сильно сократились выбросы меди – более чем в 3000 раз к 2012 г. по сравнению с 1989 г. [26]. Современное содержание кислоторастворимых форм металлов в лесной подстилке вблизи завода очень высокое (мкг/г): Cu – 3500–5500, Pb – 1400–2500, Cd – 17–20, Zn – 600–900, что превышает фоновые значения в 100, 40, 7 и 3 раза соответственно [13, 45].

Район расположен в южной тайге. Работы проведены в елово-пихтовых разновозрастных лесах с элементами неморального флористического комплекса, произрастающих на пологих

склонах увалов. В фоновой зоне в напочвенном покрове доминируют *Oxalis acetosella*, *Aegopodium podagraria*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Dryopteris carthusiana*, *Asarum europaeum*, *Maianthemum bifolium*, *Cerastium pauciflorum*, *Stellaria holostea*, в буферной — *Oxalis acetosella*, *Cerastium pauciflorum*, *Maianthemum bifolium*, *Carex montana*, *Calamagrostis obtusata*, *Rubus saxatilis*, *Linnaea borealis*. Загрязнение вызвало угнетение древостоя (уменьшение высоты, диаметра и запаса деревьев, увеличение доли сухостоя) и живого напочвенного покрова (снижение видового разнообразия и продуктивности). Вблизи завода сохранились фрагменты елово-пихтового леса с маловидовыми сообществами (*Equisetum sylvaticum*, *Deschampsia caespitosa*, *Tussilago farfara*, *Agrostis capillaris* и др.) и моховым покровом из *Pohlia nutans*. Несмотря на снижение выбросов в последние годы, на наиболее загрязненных участках растительность пока не восстанавливается, но в буферной зоне заметны позитивные изменения [30].

Почвенный покров представлен в разной степени преобразованными горно-лесными бурыми, дерново-подзолистыми и серыми лесными почвами. Трансформация почв, помимо накопления тяжелых металлов и увеличения кислотности, проявилась в усилении элювиально-глеевого процесса, разрушении агрегатов, уменьшении содержания обменных кальция и магния, формировании мощной оторфованной подстилки [12, 13, 31, 45].

**Учеты почвенной мезофауны** выполнены в июле—августе 2014—2016 гг. Пробные площади размером 10 × 10 м были заложены в четырех выделенных ранее по уровню загрязнения и состоянию растительности зонах нагрузки: фоновой (20—30 км к западу от завода, 5 площадей в 2014 г., по 2 — в 2015 и 2016 гг.), буферной-1 (7 км, 5 площадей в 2014 г., по 2 — в 2015 и 2016 гг.), буферной-2 (3—6 км, 6 площадей в 2014 г., по 3 — в 2015 и 2016 гг.) и импактной (0—2 км, 7 площадей в 2014 г., по 2 — в 2015 и 2016 гг.), всего 41 учет.

Беспозвоночных (размером более 2 мм) учитывали ручной выборкой из почвенных монолитов 20 × 20 см и глубиной 20—30 см (в зависимости от встречаемости животных). На каждой пробной площади было отобрано по 10 монолитов, размещенных случайно, исключая места видимых педотурбаций и участки радиусом 0.5 м от ствола крупных деревьев. Для повышения точности при отборе проб и выборке беспозвоночных монолиты делили на два слоя — лесную подстилку и минеральные горизонты; в дальнейшем анализе данные по слоям были объединены. Разбор проб осуществляли в лабораторных условиях, куда почвенные монолиты доставляли в пластиковых пакетах сразу после отбора. До выборки беспозвоночных пробы хранили при температуре 12°C,

как правило, 1—2 дня (не более 5 сут). Беспозвоночных фиксировали в 70%-ном спирте. Не учитывали муравьев, пустые коконы дождевых червей, а также относительно крупных микроартропод (коллемболы, оribатидаы и др.).

Для сравнения с другими годами использовали наши ранее опубликованные материалы, собранные в июне—июле 1990—1991 гг. [27—29] и июле—августе 2004 г. [11]. Пробные площади в 2014—2016 и 2004 гг. строго совпадали, а между этими периодами и 1990—1991 гг. совпадали только участки размещения площадей в пределах 300—500 м. В 2004 г. число и распределение пробных площадей по зонам совпадало с 2014 г. (за исключением не 5, а 2 площадей в 7 км и 3 дополнительных площадей в импактной зоне в 2014 г.). В 1990—1991 гг. в фоновой и буферной-1 зонах было по 3 площади, в буферной-2 — 9, в импактной — 3. За все годы в анализ включено 76 учетов.

Методика отбора и разбора проб во все годы была одинаковой, за исключением того, что в 1991 г. размер пробы составлял 25 × 25 см, а в 1990 г. было по 20—40 проб на пробную площадь. Общий объем материала в 2016 г. составил 90 проб (4.8 тыс. экз. беспозвоночных), в 2015 г. — 92 (9.2 тыс.), в 2014 г. — 230 (15.8 тыс.), в 2004 г. — 169 (6.3 тыс.), в 1990—1991 гг. — 306 (5.6 тыс.); за все годы — 887 проб (41.7 тыс. экз.).

**Анализ данных.** Для характеристики погодных условий использовали данные ближайшей метеостанции (г. Ревда). Помимо средней температуры воздуха, суммы осадков и числа дней с осадками, рассчитали гидротермический коэффициент Селянинова (умноженное на 10 отношение суммы осадков в дни, когда температура воздуха была выше 10°C, к сумме разниц между среднесуточной температурой и 10°C за этот период).

Во всех случаях учетной единицей считали пробную площадь. Различия между зонами загрязнения и периодами оценили двухфакторным дисперсионным анализом (отдельно для первого—второго и второго—третьего периодов) с поправкой на неоднородность дисперсии по методу Хьюбера—Уайта (алгоритм hc3, пакет car v.3.0-0); обилие предварительно логарифмировали ( $y = \ln(x + 1)$ ). Контроль над ожидаемой частотой ложных отклонений (false discovery rate, *FDR*) при множественных проверках статистических гипотез осуществляли с помощью поправки Беньямини—Йекутили (везде приведены *FDR*-скорректированные значения уровня значимости *P*). Для множественных сравнений использовали критерий Тьюки. Величину эффекта относительно фоновой территории рассчитали как отношение откликов (Response Ratio, натуральный логарифм); использовали несмещенную оценку, предложенную для малых выборок и близких к нулю значений в опыте ( $RR^{\Delta}$ ) [46]. Ординацию выполнили методом главных

**Таблица 1.** Характеристика погодных условий за период с мая по сентябрь в годы проведения исследований

Показатель	Год						Среднее (1981–2015 гг.)
	1990	1991	2004	2014	2015	2016	
Средняя температура, °С	13.0	14.7	14.8	13.4	13.7	15.8	13.7
Сумма осадков, мм	445.1	376.3	341.6	299.3	528.0	152.2	343.0
Число дней с осадками	94	74	68	65	90	50	75
Гидротермический коэффициент	5.1	3.8	3.1	3.7	5.3	1.1	3.6

координат по относительному обилию таксономических групп с использованием коэффициента Жаккара (пакет *vegan v.2.4-5*). Все расчеты проведены в среде *R v.3.4.3*.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Погода сильно различалась между годами учетов: 2016 г. был существенно суше и теплее по сравнению с многолетними средними условиями, 1990 и 2015 гг. — влажнее и холоднее, а 1991, 2004 и 2014 гг. — близки к средним многолетним (табл. 1).

Общее обилие и обилие практически всех таксонов (за исключением личинок пилильщиков и шелконов) значимо различалось между зонами загрязнения либо для обоих вариантов сравнения (первый—второй, второй—третий периоды), либо в какой-то один из них (табл. 2, 3). Различия между периодами не столь однозначны: между первым и вторым значимо различается обилие пауков, литобиид, пилильщиков, длинноусых двукрылых, шелконов, стафилинид, между вторым и третьим — большего числа групп (энхитреиды, геофилиды, червецы, чешуекрылые, пилильщики, шелконы, двукрылые, стафилиниды, моллюски). Общее обилие педобионтов значимо различается между периодами в обоих случаях. Почти всегда взаимодействие “зона загрязнения × период” незначимо, что свидетельствует, по крайней мере, об отсутствии сильно выраженной разнонаправленности изменений в разных зонах.

В период высоких выбросов (1990–1991 гг.) реакция почвенной мезофауны на загрязнение была очень контрастной (см. табл. 2). По мере приближения к заводу обилие дождевых червей, энхитреид, моллюсков, полужесткокрылых снижалось вплоть до исчезновения; обилие многоножек, паукообразных, большинства жесткокрылых, личинок двукрылых и чешуекрылых также уменьшалось (в 5–100 раз), но они не исчезали полностью. Обилие некоторых групп увеличивалось при переходе от промежуточного к максимальному уровню загрязнения: личинки шелконов — в 2.2–2.5 раза, мягкотелок — в 7–8 раз. Поскольку на загрязнение негативно реагировали наиболее многочисленные на фоновой территории группы (прежде

всего сапрофаги), общее обилие педобионтов вблизи завода сильно снизилось (в 14 раз), а доминирование сапрофагов (дождевые черви, энхитреиды, диплоподы, личинки большинства длинноусых двукрылых) и сапрофитофагов (моллюски) сменилось преобладанием зоофагов (пауки, литобииды, геофилиды, сенокосцы, личинки и имаго жуличиц, мягкотелок, стафилинид, личинки части короткоусых двукрылых), фитофагов (личинки долгоносиков, пилильщики, чешуекрылых, червецы) и миксофагов (личинки шелконов).

В период сниженных выбросов (2004 г.) на качественном уровне картина трансформации сообществ под действием загрязнения не изменилась, но обилие ряда групп в буферной (энхитреиды, пауки, личинки чешуекрылых, стафилиниды, моллюски) и импактной (пауки, литобииды, стафилиниды) зонах стало выше (в 1.5–19 раз) по сравнению с предыдущим периодом (см. табл. 2).

В период почти полного прекращения выбросов (2014–2016 гг.) на качественном уровне картина также не изменилась. В то же время в этот период по сравнению с 2004 г. на буферных участках не только увеличилось обилие дождевых червей (в 3 раза), их коконов (в 12 раз), энхитреид (в 13 раз) и моллюсков (в 10 раз), но эти группы появились на импактных территориях, хотя ранее там отсутствовали. Обилие дождевых червей, лишь единично встречавшихся в 2004 г. на удалении 4 км от завода, в 2014 и 2015 гг. увеличилось на этом участке, а в 2015 г. они были обнаружены уже в 2 км; в 2014 и 2015 гг. энхитреиды были встречены на удалении 1 км, а моллюски — 2 км, тогда как в 2004 г. ближайшие места их находок были расположены в 4 км (табл. 4).

Разницу в реакции разных групп и восстановительные тренды красноречиво характеризует динамика величин эффекта  $RR^{\Delta}$ : в импактной зоне он стабилен во времени для общего обилия педобионтов и обилия большинства групп, тогда как в буферной-1 и буферной-2 зонах при переходе от первого периода к третьему сдвигается к нулю (рис. 1). Для ряда групп (дождевые черви, энхитреиды, жуличицы, стафилиниды, мягкотелки) ко второму—третьему периодам на буферных участках обилие перестает значимо отличаться от фо-

**Таблица 2.** Обилие ( $\pm$ стандартная ошибка, экз/м<sup>2</sup>) таксономических групп почвенной мезофауны в разных зонах загрязнения в разные периоды

Группа	Зона загрязнения (удаление от источника выбросов, км), период					
	Фоновая (20–30)			буферная-1 (7)		
	I, n = 3	II, n = 5	III, n = 9	I, n = 3	II, n = 2	III, n = 9
Lumbricidae, черви	285.8 $\pm$ 114.8a	261.5 $\pm$ 50.1a	238.0 $\pm$ 25.5a	153.5 $\pm$ 60.2a	212.5 $\pm$ 19.4a	330.8 $\pm$ 28.2a
Lumbricidae, коконы	178.6 $\pm$ 84.3a	47.0 $\pm$ 7.1a	139.6 $\pm$ 20.2a	32.1 $\pm$ 15.0a	27.5 $\pm$ 5.3a	165.6 $\pm$ 27.8a
Enchytraeidae	299.5 $\pm$ 112.9ab	168.0 $\pm$ 25.8a	1005.3 $\pm$ 137.7b	34.5 $\pm$ 22.6a	125.0 $\pm$ 40.7ab	884.4 $\pm$ 207.6b
Aranei	12.8 $\pm$ 4.0a	232.0 $\pm$ 30.3b	280.7 $\pm$ 31.6b	9.2 $\pm$ 3.6a	190 $\pm$ 102.5b	172.8 $\pm$ 13.1b
Opiliones	4.8 $\pm$ 2.3a	7.0 $\pm$ 2.2a	9.7 $\pm$ 1.7a	1.3 $\pm$ 0.8a	7.5 $\pm$ 3.5a	11.1 $\pm$ 3.6a
Lithobiidae	80.9 $\pm$ 27.4a	180.5 $\pm$ 19.9a	250.1 $\pm$ 33.4a	41.7 $\pm$ 15.1a	75.0 $\pm$ 7.1a	111.9 $\pm$ 4.2a
Geophilidae	35.8 $\pm$ 12.2ab	37.5 $\pm$ 4.9a	123.9 $\pm$ 15.7b	14.8 $\pm$ 5.6a	47.5 $\pm$ 10.6a	81.9 $\pm$ 4.4a
Diplopoda	5.9 $\pm$ 4.2a	23.5 $\pm$ 5.5a	11.3 $\pm$ 5.3a	2.8 $\pm$ 0.3a	5.0 $\pm$ 3.5a	35.3 $\pm$ 26.6a
Нетероптера (im + l)	32.7 $\pm$ 13.8a	22 $\pm$ 6.3a	6.9 $\pm$ 1.5a	17.1 $\pm$ 9.1a	18.8 $\pm$ 8.0a	17.8 $\pm$ 3.5a
Coccodea (im + l)	3.2 $\pm$ 2.6a	6.5 $\pm$ 2.2a	42.2 $\pm$ 9.3b	1.0 $\pm$ 0.4a	3.8 $\pm$ 0.9a	28.9 $\pm$ 6.2b
Lepidoptera (l + p)	15.4 $\pm$ 5.8a	10.5 $\pm$ 2.8a	9.1 $\pm$ 1.9a	2.9 $\pm$ 1.3a	23.8 $\pm$ 0.9b	4.2 $\pm$ 1.1a
Нүменоптера, Symphyta (l + p)	2.8 $\pm$ 0.8a	22.0 $\pm$ 6.3a	12.4 $\pm$ 2.9a	3.4 $\pm$ 2.5a	23.8 $\pm$ 8.0a	6.9 $\pm$ 1.0a
Diptera, Nematocera (l + p)	19.1 $\pm$ 12.5a	100.5 $\pm$ 61.8a	103.8 $\pm$ 26.9a	4.8 $\pm$ 2.7a	5.0 $\pm$ 0.0a	50.0 $\pm$ 9.8b
Diptera, Brachycera (l + p)	111.2 $\pm$ 43.4a	53.0 $\pm$ 13.5a	188.4 $\pm$ 16.3a	31.1 $\pm$ 15.8a	56.3 $\pm$ 18.6a	101.9 $\pm$ 15.0a
Carabidae (im + l)	42.1 $\pm$ 15.4a	10.0 $\pm$ 2.8a	22.7 $\pm$ 7.4a	25.2 $\pm$ 16.6a	13.8 $\pm$ 0.9a	17.8 $\pm$ 5.0a
Staphylinidae (im + l)	108.6 $\pm$ 38.4a	144.0 $\pm$ 21.7a	185.3 $\pm$ 16.5a	54.3 $\pm$ 22.8a	136.3 $\pm$ 30.9ab	209.7 $\pm$ 22. b
Cantharidae (l)	13.9 $\pm$ 5.5a	37.5 $\pm$ 10.5a	35.4 $\pm$ 7.5a	2.2 $\pm$ 1.2a	8.8 $\pm$ 2.7ab	26.7 $\pm$ 3.4b
Elateridae (im + l + p)	24.3 $\pm$ 3.2a	46.0 $\pm$ 9.7a	58.3 $\pm$ 7.9a	12.9 $\pm$ 4.7a	85.0 $\pm$ 10.6b	75.3 $\pm$ 17.7b
Curculionidae (im+l+p)	19.0 $\pm$ 10.1a	8.5 $\pm$ 3.6a	6.4 $\pm$ 1.7a	8.9 $\pm$ 5.6a	16.3 $\pm$ 0.9a	9.4 $\pm$ 3.2a
Прочие Coleoptera (im + l + p)	4.2 $\pm$ 1.2a	19.0 $\pm$ 2.8ab	65.4 $\pm$ 10.4b	7.5 $\pm$ 5.9a	12.5 $\pm$ 5.3a	76.4 $\pm$ 7.6b
Mollusca, Gastropoda	73.6 $\pm$ 27.5a	293.5 $\pm$ 97.4a	337.4 $\pm$ 18.7a	44.7 $\pm$ 19a	172.5 $\pm$ 91.9ab	348.9 $\pm$ 55.3b
Прочие беспозвоночные	1.3 $\pm$ 0.3a	13.0 $\pm$ 5.3ab	23.4 $\pm$ 4.4b	0.4 $\pm$ 0.2a	2.5 $\pm$ 1.8ab	16.1 $\pm$ 3.5b
Всего	1375.1 $\pm$ 497.7 ab	1743.0 $\pm$ 224.3a	3155.6 $\pm$ 214.0b	506.2 $\pm$ 209.2a	1268.8 $\pm$ 335.0ab	2783.9 $\pm$ 298.2b

Таблица 2. Продолжение

Группа	Зона загрязнения (удаление от источника выбросов, км), период					
	буферная-2 (3–6)					
	I, n = 9	II, n = 6	III, n = 12	I, n = 3	II, n = 4	III, n = 11
Lumbricidae, черви	8.2 ± 3.4a	32.9 ± 21.3ab	93.3 ± 32.4b	0.0a	0.0a	1.0 ± 1.0a
Lumbricidae, коконы	7.9 ± 3.5ab	4.2 ± 3.4a	50.8 ± 23.9b	0.0a	0.0a	0.0a
Enchytraeidae	19.1 ± 9.4a	25.0 ± 15.3a	300.6 ± 124.4a	0.5 ± 0.4a	0.0a	4.1 ± 2.3a
Aranei	6.6 ± 2.9a	165.8 ± 40.8b	179.8 ± 18.9b	3.7 ± 1.2a	24.6 ± 5.9ab	51.1 ± 10.3b
Opiliones	0.7 ± 0.4a	1.7 ± 0.8ab	4.0 ± 0.7b	0.5 ± 0.4a	0.6 ± 0.5a	1.1 ± 0.7a
Lithobiidae	17.2 ± 5.3a	32.5 ± 10.6a	40.8 ± 10.1a	1.1 ± 0.4a	16.6 ± 1.9b	41.1 ± 14.1b
Geophilidae	8.3 ± 1.9a	16.7 ± 5.5a	43.3 ± 9.1a	1.1 ± 0.4a	0.6 ± 0.5a	3.6 ± 1.1a
Diplopoda	3.6 ± 1.1a	13.3 ± 8.1a	8.5 ± 6.7a	1.6 ± 0.8a	3.8 ± 3.2a	3.4 ± 1.9a
Heteroptera (im + l)	5.7 ± 2.3a	6.7 ± 1.5a	6.5 ± 1.9a	0.0a	1.9 ± 0.6ab	3.6 ± 0.9b
Coccoidea (im + l)	0.5 ± 0.4a	7.5 ± 4.3ab	20.0 ± 6.3b	1.1 ± 0.9a	1.3 ± 1.1a	14.0 ± 7.2a
Lepidoptera (l + p)	3.6 ± 1.7a	9.6 ± 5.2a	7.1 ± 2.1a	1.1 ± 0.4a	3.8 ± 1.9a	3.4 ± 1.2a
Нүменоптера, Symphyta (l + p)	1.3 ± 0.5a	13.8 ± 4.5ab	6.5 ± 1.2b	1.6 ± 1.3a	23.2 ± 8.8a	7.0 ± 2.9a
Diptera, Nematocera (l + p)	1.9 ± 1.3a	4.6 ± 1.6a	98.8 ± 26.6b	1.1 ± 0.4a	5.2 ± 1.6ab	34.2 ± 9.8b
Diptera, Brachycera (l + p)	28.6 ± 13.2a	50.4 ± 21.4a	129.6 ± 56.1a	19.7 ± 7.9ab	1.9 ± 0.5b	53.7 ± 26.3a
Carabidae (im + l)	6.4 ± 2.0a	8.8 ± 1.8a	9.6 ± 1.7a	2.7 ± 1.6a	4.5 ± 1.1a	5.4 ± 1.3a
Staphylinidae (im + l)	17.9 ± 4.2a	74.2 ± 9.2b	137.9 ± 16.8b	11.2 ± 5.4a	61.4 ± 5.7b	53.8 ± 9.4b
Cantharidae (l)	12.0 ± 3.8a	28.3 ± 9.3a	22.3 ± 4.0a	6.9 ± 1.6a	9.7 ± 3.4a	9.3 ± 3.0a
Elaeteridae (im + l + p)	26.3 ± 7.7a	48.8 ± 5.3ab	71.3 ± 6.0b	24.5 ± 12.4ab	17.8 ± 5.0a	71.7 ± 14.9b
Curculionidae (im + l + p)	4.5 ± 1.3a	8.3 ± 2.0a	3.8 ± 1.0a	2.7 ± 1.2a	0.0a	2.0 ± 0.7a
Прочие Coleoptera (im + l + p)	0.7 ± 0.5a	41.7 ± 6.4b	61.5 ± 8.4b	0.5 ± 0.4a	13.3 ± 4.3b	24.7 ± 4.6b
Mollusca, Gastropoda	3.4 ± 2.2a	7.5 ± 4.5a	74.8 ± 27.4b	0.0a	0.0a	0.4 ± 0.3a
Прочие беспозвоночные	0.7 ± 0.5a	11.3 ± 4.4b	4.4 ± 1.3ab	0.0a	0.0a	3.4 ± 1.8a
Всего	185.0 ± 49.9a	613.3 ± 63.3b	1375.0 ± 256.6b	81.6 ± 12.1	190.2 ± 15.9a	392.1 ± 43.2b

Примечание. Здесь, в табл. 3 и на рис. 1, 2 периоды: I – 1990–1991 гг., II – 2004 г., III – 2014–2016 гг.; стадии развития: im – имаго, l – личинка, p – куколка или пуларий; учетная единица – пробная площадь (среднее из 10 проб), n – число учетов. Одинаковые буквы обозначают отсутствие значимых различий по критерию Тьюки между периодами в пределах зоны нагрузки для каждой группы.

Таблица 3. Результаты дисперсионного анализа различий обилия почвенной мезофауны между зонами загрязнения и периодами

Группа	Источник изменчивости					
	I и II периоды			II и III периоды		
	Зона, $df = 3$	Период, $df = 1$	Зона $\times$ период, $df = 3$	Зона, $df = 3$	Период, $df = 1$	Зона $\times$ период, $df = 3$
Lumbricidae, черви	522.2 (<0.001)	0.0 (1.000)	0.6 (0.761)	619.4 (<0.001)	4.5 (0.079)	0.7 (0.718)
Lumbricidae, коконы	224.7 (<0.001)	2.0 (0.276)	0.4 (0.84)	728.4 (<0.001)	0.0 (1.000)	11.4 (<0.001)
Enchytraeidae	256.5 (<0.001)	0.1 (0.843)	0.9 (0.624)	306.6 (<0.001)	48.8 (<0.001)	0.5 (0.792)
Aranei	8.6 (0.001)	66.5 (<0.001)	1.9 (0.263)	20.6 (<0.001)	1.7 (0.311)	0.1 (0.992)
Opiliones	2.1 (0.212)	1.1 (0.448)	0.4 (0.843)	13.8 (<0.001)	2.8 (0.185)	0.4 (0.843)
Lithobiidae	51.2 (<0.001)	17.4 (0.001)	1.7 (0.311)	60.1 (<0.001)	4.7 (0.073)	0.8 (0.654)
Geophilidae	21.9 (<0.001)	0.7 (0.542)	0.9 (0.576)	48.3 (<0.001)	30.1 (<0.001)	0.4 (0.840)
Diplopoda	1.1 (0.501)	0.1 (0.840)	0.4 (0.855)	3.5 (0.048)	0.4 (0.654)	0.4 (0.855)
Heteroptera	12.5 (<0.001)	5.5 (0.056)	0.7 (0.718)	7.4 (0.001)	1.1 (0.448)	0.8 (0.654)
Coccoidea	1.2 (0.468)	4.5 (0.086)	0.4 (0.843)	6.4 (0.003)	22.4 (<0.001)	0.3 (0.906)
Lepidoptera	6.9 (0.004)	4.7 (0.079)	1.1 (0.503)	4.8 (0.013)	24.8 (<0.001)	3.9 (0.036)
Нymenoptera, Symphyta	1.2 (0.464)	13.8 (0.003)	0.5 (0.837)	1.2 (0.468)	6.2 (0.038)	1.3 (0.42)
Diptera, Nematocera	3.7 (0.05)	5.9 (0.048)	0.1 (1.000)	4.2 (0.025)	125.5 (<0.001)	2.1 (0.198)
Diptera, Brachycera	6.4 (0.006)	0.0 (0.926)	2.0 (0.246)	19.2 (<0.001)	21.3 (<0.001)	2.0 (0.222)
Carabidae	5.8 (0.009)	1.1 (0.448)	1.2 (0.468)	7.8 (0.001)	0.0 (1.000)	0.3 (0.86)
Staphylinidae	5.8 (0.009)	34.1 (<0.001)	0.5 (0.792)	11.7 (<0.001)	5.8 (0.044)	2.3 (0.161)
Cantharidae	2.7 (0.124)	4.4 (0.09)	0.6 (0.761)	5.3 (0.008)	0.1 (0.840)	1.2 (0.459)
Elaeidae	3.3 (0.074)	11.2 (0.007)	1.2 (0.464)	1.9 (0.248)	6.1 (0.040)	2.8 (0.093)
Curculionidae	411.7 (<0.001)	1.0 (0.464)	2.2 (0.194)	408.9 (<0.001)	0.2 (0.792)	7.3 (0.001)
Прочие Coleoptera	1.7 (0.311)	125.6 (<0.001)	5.0 (0.018)	11.6 (<0.001)	21.4 (<0.001)	2.1 (0.194)
Mollusca, Gastropoda	65.7 (<0.001)	0.0 (1.000)	0.9 (0.624)	301.0 (<0.001)	5.9 (0.044)	2.9 (0.090)
Все группы	47.1 (<0.001)	30.5 (<0.001)	0.8 (0.654)	109.6 (<0.001)	34.6 (<0.001)	0.0 (1.000)

Примечание. Приведен F-критерий Фишера, в скобках – FDR-скорректированный уровень значимости,  $df$  – число степеней свободы для фактора;  $df_{Error}$  при сравнении I и II периодов равно 27, II и III – 50.

**Таблица 4.** Встречаемость в почвенных пробах (%) индикаторных групп мезофауны в разные годы на разном удалении от завода

Год	Удаление от завода, км							
	20–30	7	5–6	4	3	2	1	0–0.5
Lumbricidae (черви и коконы)								
1990–1991	80	66	41	25	0	0	–	0
2004	98	100	70	27	0	0	0	–
2014	100	100	75	77	0	0	0	0
2015	100	100	100	100	60	45	0	–
2016	100	95	100	10	20	0	0	0
Enchytraeidae								
1990–1991	55	22	34.8	15	40	10	–	0
2004	90	70	40	16.7	0	0	0	–
2014	100	92	60	83.3	0	10	10	0
2015	100	100	100	100	40	45	0	–
2016	100	90	80	60	0	20	0	0
Mollusca								
1990–1991	48	45	21	2	0	0	–	0
2004	92	75	20	17	0	0	0	–
2014	100	98	50	60	30	3	0	0
2015	100	100	100	90	70	9	0	–
2016	100	100	100	60	40	0	0	0
Число проб								
1990–1991	60	100	66	40	10	10	0	20
2004	50	20	20	30	10	29	10	0
2014	50	50	20	30	10	30	10	30
2015	21	20	10	10	10	11	10	0
2016	20	20	10	10	10	10	10	10*

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных; \* – дополнительные пробы, отобранные рядом с постоянными пробными площадями для сравнения с крупными древесными остатками [66].

нового уровня, тогда как в первый период такие отличия были значимы. Другими словами, сила влияния загрязнения на педобионтов на импактных участках не меняется, а на буферных – уменьшается.

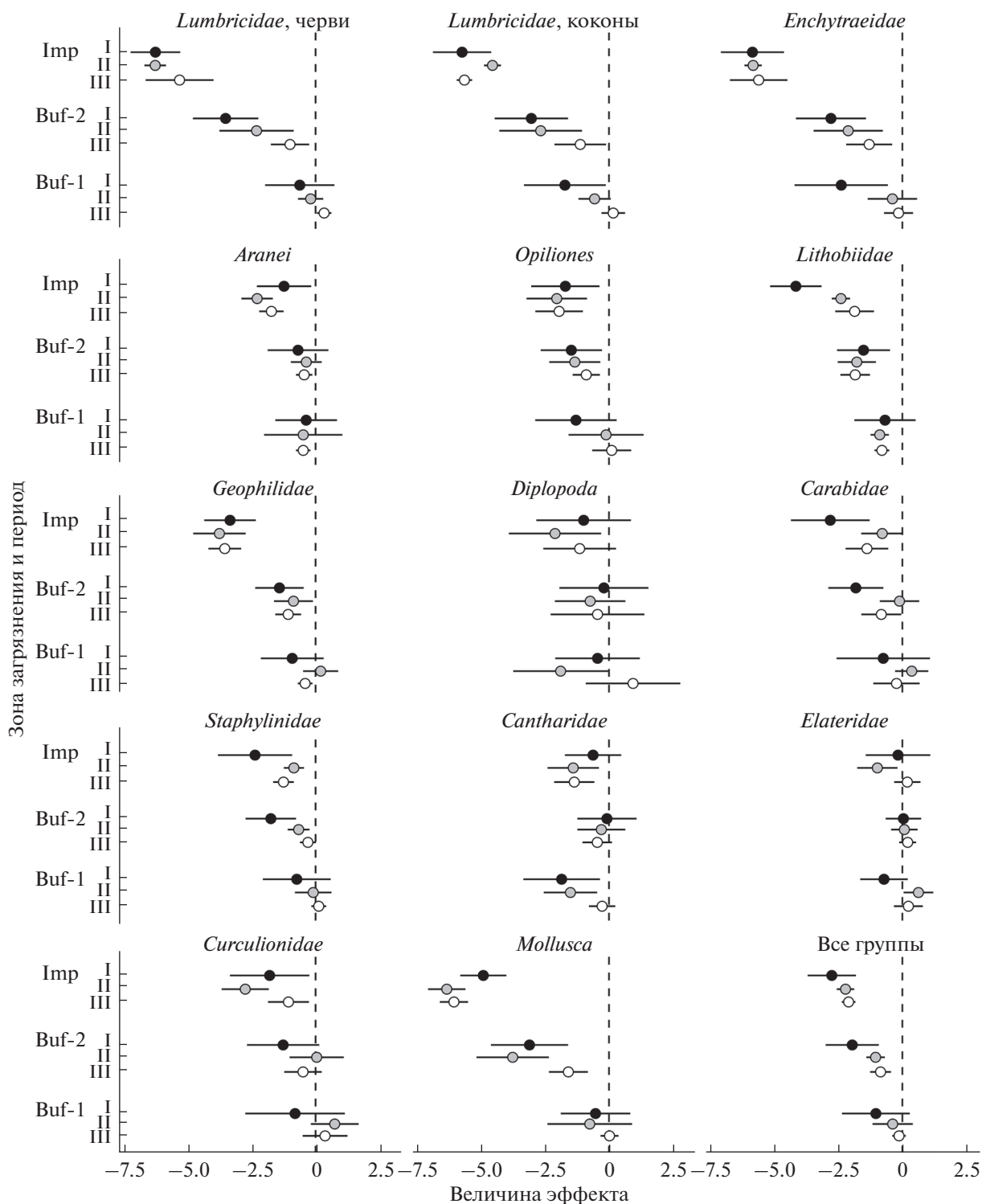
Ординация показывает, что в каждый из периодов сообщества импактных участков сильно дистанцированы от сообществ фоновой зоны, а буферных занимают промежуточное положение (рис. 2). Основной вклад в различия структуры сообществ разных зон вносят дождевые черви, энхитреиды, моллюски, пауки, стафилиниды, личинки короткоусых двукрылых и шелконов. Различия между периодами менее выражены для сообществ фоновой зоны по сравнению с импактными и буферными участками. Показательно приближение в третий период части площадок зоны буферная-2 (но не импактной) к фоновой.

## ОБСУЖДЕНИЕ

**Реакция на загрязнение.** Подробное рассмотрение характера, причин и последствий вызванных загрязнением изменений сообществ почвенной мезофауны не входит в наши задачи; частично это было сделано ранее [11, 28, 29]. В целом закономерности реакции мезофауны на загрязнение в исследованном импактном регионе совпадают с описанными для районов воздействия выбросов других меде(никеле)плавильных заводов, в частности на Южном Урале [7], Кольском полуострове [6, 10], Дальнем Востоке [47], в Финляндии [48] и Франции [8]. По степени выраженности изменений (уменьшение численности на один–два порядка) почвенная мезофауна отличается от беспозвоночных других ярусов, обилие которых возле СУМЗа снижено лишь в 2–3 раза – герпетозоофауны [36, 37], некрофауны [39], дендробионтов [40].

Анализ изменений на уровне крупных таксонов позволяет объяснять разнообразие реакций

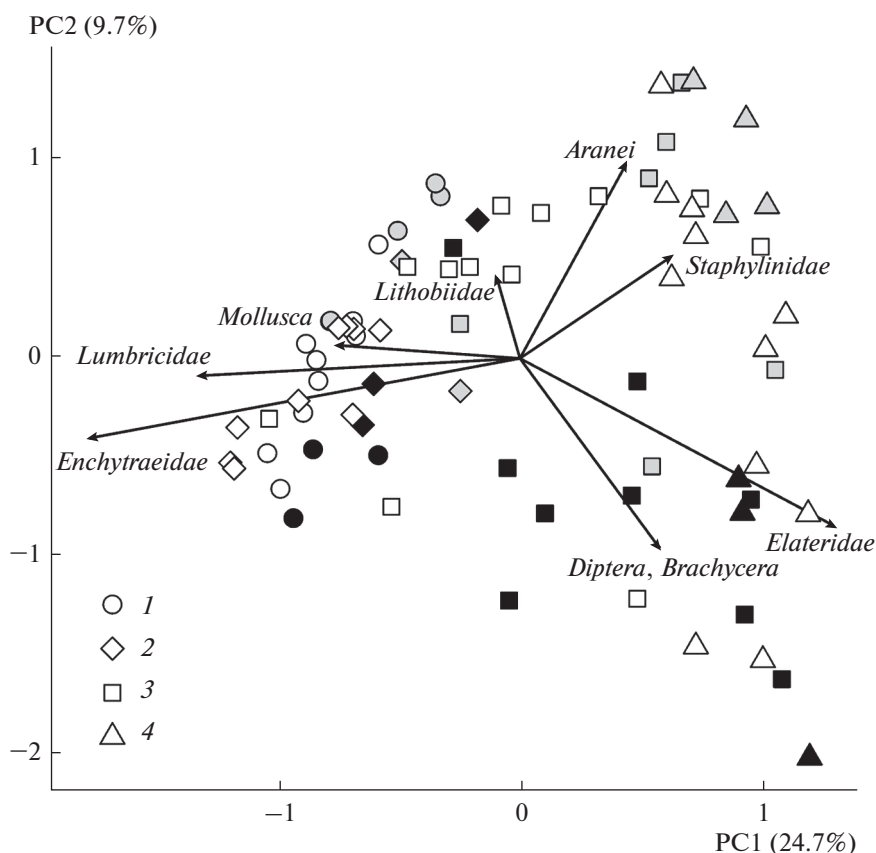




**Рис. 1.** Величины эффекта (и 95%-ный доверительный интервал) в импактной (Imp), буферной-1 (Buf-1) и буферной-2 (Buf-2) зонах загрязнения по отношению к фоновой территории. Периоды: I – черный маркер, II – серый, III – белый. Стадии развития беспозвоночных указаны в табл. 2.

на загрязнение разных групп различиями в образе жизни. Для ряда таксонов (дождевые черви, энхитреиды, диплоподы, моллюски, сенокосцы) основной причиной снижения численности и по-

следующей элиминации можно считать прямое токсическое действие тяжелых металлов из-за большого поступления с пищей и/или прямого контакта покровов с почвенным раствором. В



**Рис. 2.** Ординация пробных площадей в пространстве первой (PC1) и второй (PC2) главных координат (в скобках приведена доля объясняемой дисперсии, %). Зоны загрязнения: 1 – фоновая, 2 – буферная-1, 3 – буферная-2, 4 – импактная. Периоды: I – черный маркер, II – серый, III – белый. Стадии развития беспозвоночных указаны в табл. 2. Для Lumbricidae суммировано обилие червей и коконов. Векторы показаны для тех групп, у которых модуль значений главных координат превышает 0.4 ед.

районе СУМЗа содержание металлов в почве намного превосходит безопасные уровни для почвенных животных [5, 49], тем более в сочетании с подкислением естественно кислых почв. Для других таксонов (литобииды, геофилиды, пауки, клопы, жуличицы, стафилиниды), вероятно, большую роль играют опосредованные эффекты загрязнения – пессимизация микроклимата и/или снижение обеспеченности трофическими ресурсами из-за деградации растительности. Индифферентные к загрязнению группы или положительно на него реагирующие (личинки шелконов), скорее всего, обладают механизмами, которые либо успешно препятствуют поступлению токсикантов в организм, либо эффективно их выводят. Разными для этих групп будут и драйверы восстановления.

**Динамика сообществ.** Анализ многолетней динамики затруднен мешающим влиянием нескольких факторов, особенно важных в случае почвенной мезофауны, – разномасштабной пространственной изменчивости, межгодовых флуктуаций и различий в точности учетов. Использо-

вание постоянных пробных площадей, как это сделано в нашей работе, позволяет снизить риск подмены изучения временной динамики анализом пространственной мозаичности в масштабе сотен метров. Но, к сожалению, и при таком подходе нельзя полностью устранить мешающее влияние микромасштабной вариабельности (в масштабе единиц метров).

Сложнее нивелировать влияние межгодовой изменчивости. Возможным решением было бы в каждый из временных срезов оценивать параметры в течение нескольких контрастных по погодным условиям лет. Этот путь реализован в нашей работе лишь частично. Тем не менее использование в каждый из трех периодов нескольких зон загрязнения позволило использовать обилие в фоновой зоне в качестве “внутреннего стандарта” и для загрязненных участков анализировать динамику не только абсолютных, но и нормированных относительно него значений. Тем самым величины эффекта  $RR^{\Delta}$  (см. рис.1) нивелируют влияние не только межгодовой изменчивости, но и

возможных методических погрешностей, сказывающихся на полноте учета беспозвоночных.

Сравнение материалов, характеризующих период высоких (1990–1991 г.), сниженных (2004 г.) и почти прекратившихся (2014–2016 г.) выбросов показывает стабильность характера реакции почвенной мезофауны на загрязнение, которая за прошедшие 25 лет на качественном уровне не претерпела каких-либо принципиальных изменений. В каждый из трех периодов при приближении к заводу воспроизводилось резкое снижение общего обилия, исчезновение ряда таксонов, в том числе ключевых для функционирования лесных экосистем (дождевые черви), смещение соотношения трофических групп от доминирования сапро- и сапрофитофагов к преобладанию фито-, зоо- и миксофагов. В этом отношении проверяемая нами гипотеза о медленном восстановлении сообществ подтвердилась.

На Кольском полуострове также было отмечено отсутствие сколько-нибудь выраженной восстановительной динамики почвенной мезофауны через 14 лет после сокращения выбросов никеле-плавильного комбината [10]. Косвенно о стабильности угнетенного состояния сообществ гео- и герпетобионтов вблизи предприятий свидетельствует сохраняющаяся значительная разница в обилии и разнообразии между импактными и фоновыми участками через много лет после закрытия плавильных заводов: через 40 лет – в Канаде [18, 19], 50 лет – во Франции [8, 20], 15 лет – в Бразилии [21].

В то же время некоторые наблюдаемые нами изменения можно интерпретировать как признаки восстановления сообществ, что противоречит нашей гипотезе. Происходит развертывание во времени двух взаимосвязанных процессов: во-первых, увеличивается обилие беспозвоночных в буферной и импактной зонах (см. табл. 2), во-вторых, ближе к заводу сдвигаются границы распространения тех групп, которые ранее отсутствовали на наиболее загрязненных участках (дождевые черви, энхитреиды и моллюски) (см. табл. 4). Первый из них менее надежен для выводов о восстановлении, поскольку может отражать межгодовые флуктуации численности, второй более показателен для характеристики восстановления, так как свидетельствует о начале качественных сдвигов, хотя частично также может быть связан с удачным “стечением обстоятельств” в виде благоприятных погодных условий. В результате несколько нивелируется разница между загрязненными и фоновыми участками как по структуре сообществ (см. рис. 2), так и по обилию ряда групп (см. рис.1).

В отношении динамики тех групп, для которых более важно опосредованное действие загрязнения, следует отметить, что на наиболее загрязнен-

ных участках пока не произошло восстановления лесной растительности [30] и соответствующего ей микроклимата. Впрочем, для обсуждения этого аспекта необходим более подробный уровень таксономического разрешения.

**Возможные драйверы динамики.** Хорошо известно, что обилие педобионтов зависит от температуры и влажности местообитаний. Поэтому теоретически наблюдаемые временные тренды могут быть следствием исключительно различий в тепло- и влагообеспеченности между периодами. Однако в нашем случае динамику сообществ нельзя объяснить этим: одни из годов периода высоких (1990 г.) и низких (2015 г.) выбросов были очень сходны по температуре и сумме осадков (см. табл. 1), хотя сильно различались по обилию и структуре сообществ. Аналогичный вывод можно сделать и при сравнении 1991, 2004 и 2014 гг. Признаки восстановления сообществ очевидны даже в наиболее засушливый 2016 г., хотя они менее выражены, чем в 2014 и 2015 гг. (см. табл. 4). Все это дает основание связывать обсуждаемые тренды изменений сообществ с сокращением выбросов, а не с динамикой погодных условий.

Анализ возможных причин восстановительной динамики в первую очередь логично основывать на изменении во времени токсической нагрузки на педобионтов. Сокращение выбросов СУМЗа пока не привело к значительному уменьшению концентраций металлов в почве [26]. Так, содержание Cd, Pb и Zn в лесной подстилке и гумусовом горизонте было постоянным в 1989–2012 гг. или даже увеличилось к 2012 г. (из-за pH-зависимого снижения их миграционной подвижности и ряда других механизмов). В то же время за прошедшие 25 лет во всех зонах загрязнения в 1.5–3.0 раза снизилось содержание Cu в подстилке, а непосредственно вблизи завода – также и в гумусовом горизонте (в 1.5 раза) [26]. Однако уменьшение содержания лишь одного из компонентов “токсического коктейля”, при неизменно высоких концентрациях других, вряд ли может играть большую роль, поскольку губительное действие на почвенных животных оказывают все рассмотренные металлы [50]. Сохранение высокого уровня загрязнения территории подтверждает отсутствие снижения за эти же 25 лет содержания металлов в рационе грызунов (в основном травянистые растения) [41]. Снижение концентраций металлов в последние годы отмечено в листьях березы [42], но это связано с прекращением осаждения пыли на листовых пластинках, что документировано и для других районов [15].

В контексте нашего обсуждения особое значение имеет то обстоятельство, что сокращение выбросов (прежде всего сернистого ангидрида), а также связанное с этим развитие дернового процесса и лесовозобновления листовыми видами

на загрязненных участках привели к нормализации кислотности лесной подстилки и гумусового горизонта [26]. Хорошо известно, что кислотность – это основной фактор, влияющий на подвижность и соответственно токсичность металлов в почве [51, 52], причем подвижность резко снижается при  $pH > 5$ . Именно к этому диапазону приблизился pH подстилки в буферной и импактной зонах: увеличился с 3.5–3.8 ед. в 1989 г. до 4.8–5.0 ед. в 2012 г. [26]. Следствием этого может быть уменьшение токсичности при сохранении высокого валового содержания металлов; в частности, это было продемонстрировано для фитотоксичности подстилки в районе СУМЗа [53].

Подчеркнем, что причиной элиминации дождевых червей (возможно, и других сапрофагов) под действием выбросов следует считать именно сочетанное действие металлов и кислотности, а не каждого из агентов по отдельности [29]. Дождевые черви могут выживать при высоких концентрациях металлов в почве, но только если реакция среды исходно близка к нейтральной и не происходит ее смещения в кислую сторону [54]; это же касается и энхитреид [55]. Поэтому ожидаемое снижение токсичности из-за нормализации кислотности теоретически может привести к восстановлению обилия сапрофагов.

**Реколонизация загрязненной территории.** Отдельно обсудим феномен быстрого продвижения к заводу дождевых червей и моллюсков. Сравнение материалов первого и второго периодов (черви и моллюски отсутствовали ближе 4 км от завода) с третьим (встречены уже в 2 км) позволяет оценить скорость их продвижения в 2 км за 10 лет, что неправдоподобно много. Близкие оценки дал анализ смещения границ распространения в рассматриваемом районе европейского крота, который почти облигатно связан с дождевыми червями [14].

Такая скорость не вызывала бы удивления, например, для активно летающих жесткокрылых [56]. Объяснима быстрая реколонизация эпифитными лишайниками территории “лишайниковой пустыни” [43], происходящая за счет ветрового переноса пропагул с менее загрязненных участков. Однако хорошо известно, что обсуждаемые группы – одни из наименее подвижных [57]. В большинстве случаев скорость колонизации дождевыми червями ранее незаселенной территории (например, при инвазии европейских видов в лесах Северной Америки) составляет 4–6 м/год [58, 59], а максимальные величины не превышают 14 [58] – 28 [60] м/год. Аналогичные величины для наземных моллюсков равны 2–5 м/год [61], максимально (для крупных форм) – 20 м/год [62]. Другими словами, исходя из таких скоростей, наблюдаемое в нашем случае продвижение на 2 км

ближе к заводу можно было бы ожидать за 100 лет, а не за 10 лет.

Безусловно, нельзя полностью исключить альтернативное объяснение: эти группы и ранее обитали на загрязненной территории, но не были обнаружены из-за очень низкой численности и недостаточных объемов выборки. В этом случае находки в 2015 г. свидетельствуют не собственно о реколонизации, а об увеличении численности выше порога обнаружения. Впрочем, такую ситуацию мы считаем маловероятной, поскольку отсутствие червей и моллюсков на сильно загрязненных участках не только было зарегистрировано за четыре учета (1990, 1991, 2004 и 2014 гг., суммарно 170 проб), но и неоднократно подтверждалось дополнительными обследованиями.

Более правдоподобно другое объяснение: черви и моллюски не только продвигались к заводу “сплошным фронтом” с более чистых территорий, помимо этого, имело место их “сетевое распространение” из определенных микросайтов, которые обычно не включают в стандартные почвенно-зоологические учеты. В качестве таких микросайтов можно рассматривать, в частности, увлажненные места возле малых водотоков, валежные стволы и пни на поздних стадиях разложения. В них следует ожидать не только более благоприятные условия увлажнения по сравнению с окружающими пространствами, но и меньшую токсичность металлов из-за высокого содержания органического вещества. Известно, что для червей переносимые концентрации металлов намного выше в богатых органикой субстратах, чем в бедных [49]. Исходя из этого можно предположить длительное обитание в таких микросайтах червей и моллюсков далеко за границами их распространения, проведенных по наличию их в стандартных почвенных пробах.

Немаловажно, что на загрязненных территориях обычно высока пятнистость валового содержания тяжелых металлов в почве [45], а пространственное варьирование кислотности усиливает неравномерность распределения их токсичности [53]. Такая пятнистость токсичности может формировать пространственные паттерны почвенной микрофлоры [32, 33] и фауны [63, 64]. Последнее частично связано с активным избеганием беспозвоночными пятен с высоким содержанием поллютантов [65]. Поэтому обсуждаемые микросайты правомерно рассматривать в качестве “островков безопасности” не только из-за повышенной смертности педобионтов на окружающих пространствах, но и в силу их аттрактивности для беспозвоночных.

Если справедливо наше предположение о существовании микросайтов, то снижение токсичности почвы на окружающих их пространствах (особенно в сочетании с благоприятной погодой)

может приводить к быстрой реколонизации загрязненной территории. Нельзя полностью исключить и другие механизмы, ускоряющие расселение: форезию птицами и пассивное перемещение (например, при переносе растительного материала ветром или водными потоками).

Предпринятое в 2016 г. специальное обследование крупных древесных остатков подтвердило наше предположение: дождевые черви и моллюски были обнаружены внутри разлагающихся стволов на тех участках, которые ранее всегда относили к территории “люмбрицидной пустыни” [66]. Это можно считать прямым доказательством существования обсуждаемых микросайтов.

Помимо этого, в пользу предложенного объяснения свидетельствуют и другие наблюдения. В гнездовом материале мухоловки-пеструшки в 1 км от СУМЗа были найдены моллюски [16], хотя в стандартных почвенных пробах здесь они отсутствовали [11, 27]. Вряд ли птицы были более “удачливыми охотниками” за почвенной мезофауной, чем разборщики проб. Скорее всего, птицы собирали моллюсков из мест с высокой численностью, например в переувлажненных местообитаниях. Поскольку для сбора корма мухоловка использует ближайшие окрестности гнезда, редко удаляясь от него более чем на 50 м [67], это также косвенно подтверждает существование микросайтов вблизи завода.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Насколько нам известно, данная работа — это первое прямое сравнение состояния сообществ крупных почвенных беспозвоночных до и после сокращения промышленных выбросов. Учитывая очень медленное очищение почвы от тяжелых металлов, мы не ожидали, что сокращение (а в последние годы почти полное прекращение) поступления поллютантов сразу же приведет к восстановлению сообществ педобионтов. Действительно, за прошедшие 25 лет на качественном уровне характер реакции рассматриваемой группы на загрязнение не претерпел каких-либо принципиальных изменений: как и в период высокой эмиссии (1990–1991 гг.), при сниженных (2004 г.) и почти прекратившихся (2014–2016 гг.) выбросах общее обилие мезофауны катастрофически (на два порядка) уменьшалось по мере приближения к заводу (за счет большинства таксонов), кардинально менялось соотношение трофических групп (преобладание сапрофагов сменялось доминированием зоо- и фитофагов). В то же время можно констатировать и определенные признаки восстановления: увеличилось обилие педобионтов на загрязненных участках, ближе к заводу продвинулись те группы, которые ранее отсутствовали на сильно загрязненной территории (дождевые черви, энхитреиды, моллюски).

Наблюдаемые начальные этапы восстановления сообществ, скорее всего, связаны с нормализацией кислотности и обусловленного этим снижения подвижности (соответственно токсичности) металлов в почве. Не исключено, что важную роль в динамике играет констелляция снижения токсичности и благоприятных погодных условий.

Обнаруженный феномен очень быстрого (2 км за 10 лет) продвижения к заводу дождевых червей и моллюсков может быть связан с пространственной неоднородностью сильно загрязненной территории. В ее пределах вероятно существование микросайтов с менее пессимальными условиями по сравнению с окружающими пространствами, которые позволяют малоподвижным формам выживать за границами основной области их распространения, а затем, при снижении токсичности и благоприятных погодных условиях, быстро реколонизировать загрязненные участки. Для проверки этой гипотезы необходимо продолжение мониторинга, а также специальный анализ микростационального распределения педобионтов.

Мы рассмотрели только начальные этапы восстановления сообществ педобионтов, которое явно будет длиться еще очень долго. Продолжение прямых наблюдений за динамикой в сочетании с изучением восстановления других компонентов экосистем позволит понять механизмы, лежащие в основе восстановительных сукцессий, что важно для развития теории устойчивости. Раскрытие механизмов будет способствовать анализ сообществ на видовом уровне, который мы предполагаем выполнить в дальнейшем.

Авторы признательны М.П. Золотареву за участие в полевых работах, В.С. Микрюкову — за помощь в анализе данных, Е.А. Бельской и О.В. Дуле — за комментарии к тексту рукописи. Сбор материала в 2014–2016 гг. выполнен при поддержке РФФИ (проект № 14-05-00686). Анализ данных и подготовка рукописи выполнены в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН и при поддержке РФФИ (проект № 18-04-00160). Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Brussaard L., Pulleman M.M., Ouédraogo E. et al.* Soil fauna and soil function in the fabric of the food web // *Pedobiologia*. 2007. V. 50. № 6. P. 447–462.
2. *Paoletti M.G., Bressan M.* Soil invertebrates as bioindicators of human disturbance // *Crit. Rev. Plant Sci*. 1996. V. 15. № 1. P. 21–62.
3. *Cortet J., Gomot-De Vaufleury A., Poinso-Balaguer N. et al.* The use of invertebrate soil fauna in monitoring pollutant effects // *Eur. J. Soil Biol*. 1999. V. 35. № 3. P. 115–134.
4. *Rusek J., Marshall V.G.* Impacts of airborne pollutants on soil fauna // *Annu. Rev. Ecol. Syst*. 2000. V. 31. № 1. P. 395–423.

5. *Bengtsson G., Tranvik L.* Critical metal concentrations for forest soil invertebrates. A review of the limitations // *Water, Air, Soil Pollut.* 1989. V. 47. № 3–4. P. 381–417.
6. *Степанов А.М., Черненкова Т.М., Верещагина Т.Н., Безукладова Ю.О.* Оценка влияния техногенных выбросов на почвенных беспозвоночных и растительный покров // *Журн. общ. биол.* 1991. V. 52. № 5. С. 699–707.
7. *Некрасова Л.С.* Влияние медеплавильного производства на почвенную мезофауну // *Экология.* 1993. № 5. С. 83–85.
8. *Nahmani J., Lavelle P.* Effects of heavy metal pollution on soil macrofauna in a grassland of Northern France // *Eur. J. Soil Biol.* 2002. V. 38. № 3–4. P. 297–300.
9. *Гонгальский К.Б., Филимонова Ж.В., Покаржевский А.Д., Бутковский Р.О.* Различия реакции герпетобионтов и геобионтов на воздействие Косогорского металлургического комбината (Тульская область) // *Экология.* 2007. № 1. С. 55–60. [*Gongalsky K.B., Filimonova Z.V., Pokarzhenskii A.D., Butovskii R.O.* 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.]
10. *Танасевич А.В., Рыбалов Л.Б., Камаев И.О.* Динамика почвенной мезофауны в зоне техногенного воздействия // *Лесоведение.* 2009. № 6. С. 63–72.
11. *Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Золотарев М.П., Тунева Т.К.* Изменение разнообразия почвенной мезофауны в градиенте промышленного загрязнения // *Rus. Entomol. J.* 2012. V. 21. № 2. С. 203–218.
12. *Коркина И.Н., Воробейчик Е.Л.* Индекс форм гумуса – перспективный инструмент для экологического мониторинга // *Экология.* 2016. № 6. С. 434–440. [*Korkina I.N., Vorobeichik E.L.* The humus index: A promising tool for environmental monitoring // *Rus. J. Ecol.* 2016. V. 47. № 6. P. 526–531.]
13. *Korkina I.N., Vorobeichik E.L.* Humus Index as an indicator of the topsoil response to the impacts of industrial pollution // *Appl. Soil Ecol.* 2018. V. 123. P. 455–463.
14. *Воробейчик Е.Л., Нестеркова Д.В.* Техногенная граница распространения крота в районе воздействия медеплавильного завода: смещение в период сокращения выбросов // *Экология.* 2015. № 4. С. 308–312. [*Vorobeichik E.L., Nesterkova D.V.* Technogenic boundary of the mole distribution in the region of copper smelter impacts: Shift after reduction of emissions // *Rus. J. Ecol.* 2015. V. 46. № 4. P. 377–380.]
15. *Сухарева Т.А., Лукина Н.В.* Минеральный состав ассимилирующих органов хвойных деревьев после снижения уровня атмосферного загрязнения на Кольском полуострове // *Экология.* 2014. № 2. С. 97–104. [*Sukhareva T.A., Lukina N.V.* Mineral composition of assimilative organs of conifers after reduction of atmospheric pollution in the Kola Peninsula // *Rus. J. Ecol.* 2014. V. 45. № 2. P. 95–102.]
16. *Belskii E., Grebennikov M.* Snail consumption and breeding performance of pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) along a pollution gradient in the Middle Urals, Russia // *Sci. Total Environ.* 2014. V. 490. P. 114–120.
17. *Расуна Я.М., Расуна Е.Г., Аас В.* Changes of emissions and atmospheric deposition of mercury, lead, and cadmium // *Atmos. Environ.* 2009. V. 43. № 1. P. 117–127.
18. *Babin-Fenske J., Anand M.* Terrestrial insect communities and the restoration of an industrially perturbed landscape: assessing success and surrogacy // *Restor. Ecol.* 2010. V. 18. № 5. P. 73–84.
19. *Babin-Fenske J., Anand M.* Patterns of insect communities along a stress gradient following decommissioning of a Cu-Ni smelter // *Environ. Pollut.* 2011. V. 159. № 10. P. 3036–3043.
20. *Nahmani J., Rossi J.-P.* Soil macroinvertebrates as indicators of pollution by heavy metals // *Comptes Rendus - Biologies.* 2003. V. 326. № 3. P. 295–303.
21. *Niemeyer J.C., Nogueira M.A., Carvalho G.M.* et al. Functional and structural parameters to assess the ecological status of a metal contaminated area in the tropics // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2012. V. 86. P. 188–197.
22. *Ma W.-C., Eijsackers H.* The influence of substrate toxicity on soil macrofauna return in reclaimed land // *Animals in primary succession. The role of fauna in land reclamation.* Cambridge, 1989. P. 223–244.
23. *Curry J.P., Good J.A.* Soil faunal degradation and restoration // *Soil Restoration / Eds. Lal R., Stewart B.A.* N.Y., 1992. P. 171–215.
24. *Dunger W., Wanner M., Hauser H.* et al. Development of soil fauna at mine sites during 46 years after afforestation // *Pedobiologia.* 2001. V. 45. № 3. P. 243–271.
25. *Cristescu R.H., Frere C., Banks P.B.* A review of fauna in mine rehabilitation in Australia: Current state and future directions // *Biol. Conserv.* 2012. V. 149. № 1. P. 60–72.
26. *Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю.* Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период снижения его выбросов // *Почвоведение.* 2017. № 8. С. 1009–1024. [*Vorobeichik E.L., Kaigorodova S.Y.* Long-term dynamics of heavy metals in the upper horizons of soils in the region of a copper smelter impacts during the period of reduced emission // *Eurasian Soil Science.* 2017. V. 50. № 8. P. 977–990.]
27. *Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г.* Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
28. *Воробейчик Е.Л.* Реакция почвенной биоты лесных экосистем Среднего Урала на выбросы медеплавильных комбинатов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1995. 24 с.
29. *Воробейчик Е.Л.* Население дождевых червей (Lumbricidae) лесов Среднего Урала в условиях загрязнения выбросами медеплавильных комбинатов // *Экология.* 1998. № 2. С. 102–108. [*Vorobeichik E.L.* Populations of earthworms (Lumbricidae) in forests of the Middle Urals in conditions of pollution by discharge from copper works // *Rus. J. Ecol.* 1998. V. 29. № 2. P. 85–91.]
30. *Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е.* Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // *Экология.* 2014. № 6. С. 448–458. [*Vorobeichik E.L., Trubina M.R., Khantemirova E.V., Bergman I.E.* Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions // *Rus. J. Ecol.* 2014. V. 45. № 6. P. 498–507.]

31. *Кайгородова С.Ю., Воробейчик Е.Л.* Трансформация некоторых свойств серых лесных почв под действием выбросов медеплавильного комбината // Экология. 1996. № 3. С. 187–193. [*Kaigorodova S.Y., Vorobeichik E.L.* Changes in certain properties of grey forest soil polluted with emissions from a copper-smelting plant // *Rus. J. Ecol.* 1996. V. 27. № 3. P. 177–183.]
32. *Воробейчик Е.Л.* Сезонная динамика пространственного распределения целлюлозолитической активности почвенной микрофлоры в условиях атмосферного загрязнения // Экология. 2007. № 6. С. 427–437. [*Vorobeichik E.L.* Seasonal changes in the spatial distribution of cellulolytic activity of soil microflora under conditions of atmospheric pollution // *Rus. J. Ecol.* 2007. V. 38. № 6. P. 398–407.]
33. *Mikryukov V.S., Dulya O.V., Vorobeichik E.L.* Diversity and spatial structure of soil fungi and arbuscular mycorrhizal fungi in forest litter contaminated with copper smelter emissions // *Water, Air, Soil Pollut.* 2015. V. 226. № 4. Article 114. P. 1–14.
34. *Сморкалов И.А., Воробейчик Е.Л.* Механизм стабильности эмиссии CO<sub>2</sub> из лесной подстилки в условиях промышленного загрязнения // Лесоведение. 2016. № 1. С. 34–43.
35. *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.]
36. *Ермаков А.И.* Изменение структуры населения жуужелиц 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.]
37. *Бельская Е.А., Зиновьев Е.В.* Структура комплексов жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в природных и техногенно-нарушенных лесных экосистемах на юго-западе Свердловской области // Сибирский эколог. журн. 2007. № 4. С. 533–543.
38. *Золотарев М.П., Нестерков А.В.* Паукообразные (Aranei, Opiliones) лугов: реакция на загрязнение выбросами Среднеуральского медеплавильного завода // Экология. 2015. № 1. С. 48–56. [*Zolotarev M.P., Nesterkov A.V.* Arachnids (Aranei, Opiliones) in meadows: Response to pollution with emissions from the Middle Ural Copper Smelter // *Rus. J. Ecol.* 2015. V. 46. № 1. P. 81–88.]
39. *Ермаков А.И.* Изменение комплекса некрофильных беспозвоночных под действием загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного завода // Экология. 2013. № 6. С. 463–470. [*Ermakov A.I.* Changes in the assemblage of necrophilous invertebrates under the effect of pollution with emissions from the Middle Ural Copper Smelter // *Rus. J. Ecol.* 2013. V. 44. № 6. P. 515–522.]
40. *Бельская Е.А., Воробейчик Е.Л.* Реакция филофагов осины на выбросы Среднеуральского медеплавильного завода // Экология. 2013. № 2. С. 99–109. [*Belskaya E.A., Vorobeichik E.L.* Responses of leaf-eating insects feeding on aspen to emissions from the Middle Ural copper smelter // *Rus. J. Ecol.* 2013. V. 44. № 2. P. 108–117.]
41. *Мухачева С.В.* Многолетняя динамика концентрации тяжелых металлов в корме и организме рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в период снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2017. № 6. С. 461–471. [*Mukhacheva S.V.* Long-term dynamics of heavy metal concentrations in the food and liver of bank voles (*Myodes glareolus*) in the period of reduction of emissions from a copper smelter // *Rus. J. Ecol.* 2017. V. 48. № 6. P. 559–568.]
42. *Бельская Е.А.* Динамика трофической активности филофагов березы в период снижения атмосферных выбросов медеплавильного завода // Экология. 2018. № 1. С. 74–80. [*Belskaya E.A.* Dynamics of trophic activity of leaf-eating insects on birch during reduction of emissions from the Middle Ural Copper Smelter // *Rus. J. Ecol.* 2018. V. 49. № 1. P. 87–92.]
43. *Михайлова И.Н.* Начальные этапы восстановления сообществ эпифитных лишайников после снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2017. № 4. С. 277–281. [*Mikhailova I.N.* Initial stages of recovery of epiphytic lichen communities after reduction of emissions from a copper smelter // *Rus. J. Ecol.* 2017. V. 48. № 4. P. 335–339.]
44. *Tyler G.* Leaching rates of heavy metal ions in forest soil // *Water, Air, Soil Pollut.* 1978. V. 9. № 2. P. 137–148.
45. *Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г.* Промышленное загрязнение снижает роль деревьев в формировании структуры полей концентраций тяжелых металлов в лесной подстилке // Экология. 2016. № 5. С. 323–334. [*Vorobeichik E.L., Pishchulin P.G.* Industrial pollution reduces the effect of trees on forming the patterns of heavy metal concentration fields in forest litter // *Rus. J. Ecol.* 2016. V. 47. № 5. P. 431–441.]
46. *Lajeunesse M.J.* Bias and correction for the log response ratio in ecological meta-analysis // *Ecology.* 2015. V. 96. № 8. P. 2056–2063.
47. *Елтышевский П.В., Филатова Л.Д.* Почвенная мезофауна в аномальных эколого-геохимических условиях // География и природные ресурсы. 1988. № 1. С. 92–97.
48. *Haimi J., Mätäsniemi L.* Soil decomposer animal community in heavy-metal contaminated coniferous forest with and without liming // *Eur. J. Soil Biol.* 2002. V. 38. № 2. P. 131–136.
49. *De Vries W., Römkens P.F.A.M., Schütze G.* Critical soil concentrations of cadmium, lead, and mercury in view of health effects on humans and animals // *Rev. Environ. Contam. Toxicol.* 2007. V. 191. P. 91–130.
50. *Sivakumar S.* Effects of metals on earthworm life cycles: a review // *Environ. Monit. Assess.* 2015. V. 187. № 8. Article 530. P. 1–16.
51. *McBride M., Sauvé S., Hendershot W.* Solubility control of Cu, Zn, Cd and Pb in contaminated soils // *Eur. J. Soil Sci.* 1997. V. 48. № 2. P. 337–346.
52. *Dube A., Zbytyniewski R., Kowalkowski T.* et al. Adsorption and migration of heavy metals in soil // *Pol. J. Environ. Stud.* 2001. V. 10. № 1. P. 1–10.
53. *Воробейчик Е.Л., Позолотина В.Н.* Микромасштабное пространственное варьирование фитотоксичности лесной подстилки // Экология. 2003. № 6.

- C. 420–427. [Vorobeichik E.L., Pozolotina V.N. Microscale spatial variation in forest litter phytotoxicity // Rus. J. Ecol. 2003. V. 34. № 6. P. 381–388.]
54. Grumiaux F., Demuynck S., Pernin C., Leprêtre A. Earthworm populations of highly metal-contaminated soils restored by fly ash-aided phytostabilisation // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2015. V. 113. P. 183–190.
  55. Kapusta P., Sobczyk L. Effects of heavy metal pollution from mining and smelting on enchytraeid communities under different land management and soil conditions // Sci. Total Environ. 2015. V. 536. P. 517–526.
  56. Schellhorn N.A., Bianchi F., Hsu C.L. Movement of entomophagous arthropods in agricultural landscapes: Links to pest suppression // Annu. Rev. Entomol. 2014. V. 59. P. 559–581.
  57. Wellings P.W. How variable are rates of colonization? // Eur. J. Entomol. 1994. V. 91 №1. P. 121–125.
  58. Eijsackers H. Earthworms as colonisers: Primary colonisation of contaminated land, and sediment and soil waste deposits // Sci. Total Environ. 2010. V. 408. № 8. P. 1759–1769.
  59. Eijsackers H. Earthworms as colonizers of natural and cultivated soil environments // Appl. Soil Ecol. 2011. V. 50. № 1. P. 1–13.
  60. Cameron E.K., Bayne E.M. Spatial patterns and spread of exotic earthworms at local scales // Can. J. Zool. 2015. V. 93. № 9. P. 721–726.
  61. Крамаренко С.С. Активная и пассивная миграция наземных моллюсков: обзор // Ruthenica. 2014. V. 24. № 1. P. 1–14.
  62. Ozgo M., Bogucki Z. Colonization, stability, and adaptation in a transplant experiment of the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* (Gastropoda: Pulmonata) at the edge of its geographical range // Biol. J. Linn. Soc. 2011. V. 104. № 2. P. 462–470.
  63. Gongalsky K.B., Belorustseva S.A., Kuznetsova D.M., et al. Spatial avoidance of patches of polluted chernozem soils by soil invertebrates // Insect Sci. 2009. V. 16. № 1. P. 99–105.
  64. Гонгальский К.Б., Филимонова Ж.Б., Зайцев А.С. Связь пространственного распределения численности почвенных беспозвоночных и содержания тяжелых металлов в почве в окрестностях Косогорского металлургического комбината (Тульская обл.) // Экология. 2010. № 1. С. 70–73. [Gongalsky K.B., Filimonova Z.V., Zaitsev A.S. Relationship between soil invertebrate abundance and soil heavy metal contents in the environs of the Kosogorsky Metallurgical Plant, Tula oblast // Rus. J. Ecol. 2010. V. 41. № 1. P. 67–70.]
  65. Lukkari T., Haimi J. Avoidance of Cu- and Zn-contaminated soil by three ecologically different earthworm species // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2005. V. 62. № 1. P. 35–41.
  66. Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Нестеркова Д.В., Гребенников М.Е. Крупные древесные остатки как микростации обитания почвенной мезофауны на загрязненных территориях // Изв. РАН. Сер. биол. 2019. В печати.
  67. Артемьев А.В. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала. М.: Наука, 2008. 267 с.