

УДК 595.762.12-113.4:[504.5:669.2/.8]

ИЗМЕНЕНИЕ РАЗМЕРНОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ЖУЖЕЛИЦ ПРИ ТЕХНОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

© 2017 г. Е. А. Бельская, М. П. Золотарев

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия, 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
e-mail: belskaya@ipae.uran.ru; zmp@ipae.uran.ru*

Поступила в редакцию 23.12.2015 г.

По данным учетов 2009 и 2013 гг. проанализировали размерную структуру сообществ жуужелиц елово-пихтового леса на 10 участках вдоль градиента загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного завода (учеты почвенными ловушками). Показано уменьшение среднего невзвешенного размера особи и разнородности размеров в сообществе (коэффициент Джини) на сильно загрязненной территории. Средний взвешенный размер особи и коэффициент асимметрии Лоренца не зависели от уровня загрязнения. Различия между сообществами жуужелиц фоновой и загрязненной территорий связаны с сокращением количества крупных видов, а сходство объясняется преобладанием на всех участках видов средних и мелких размеров. Отмечена высокая межгодовая вариабельность соотношения размерных групп в сообществах при фоновом и среднем уровнях загрязнения.

Ключевые слова: Carabidae, сообщество, размерная структура, лесные экосистемы, промышленное загрязнение, медеплавильный завод.

DOI: 10.7868/S0367059717010048

Размер тела – важная функциональная характеристика организма, определяющая интенсивность его метаболизма, способность жить в определенных условиях, особенности передвижения и миграций (Шмидт-Ниельсен, 1987). У насекомых размер тела определяет плодовитость самок и зависит от условий развития личинок (Нонёк, 1993; Chown, Gaston, 2010). Размерная структура сообщества в первую очередь отражает распределение ресурсов между видами и связана с потоком вещества и энергии (Peters, 1983). Согласно принципу конкурентного исключения, соотношение размеров близкородственных видов, использующих один и тот же ресурс, служит мерой сходства, позволяющего сосуществовать таким видам в сообществе (Джиллер, 1988). Соотношение размеров в сообществе жуужелиц зависит от условий среды обитания (Šustek, 1987). Показано, что при воздействии нарушающих факторов (урбанизация, выкашивание травы, выпас скота, обработка почвы, внесение удобрений и пестицидов) размер особи в сообществе жуужелиц уменьшается (Blake et al., 1994; Ribera et al., 2001; Magura et al., 2004).

Техногенное загрязнение можно рассматривать как мощный экологический фактор, влияющий на все компоненты экосистем. На территории вокруг промышленных предприятий можно обнаружить экосистемы с разной степенью трансформации в зависимости от уровня загрязнения. Такие импактные регионы принято считать удобным по-

лигоном для изучения реакций биологических систем разного уровня на сильное внешнее воздействие (Воробейчик, Козлов, 2012). Однако влияние загрязнения на размерную структуру сообществ жуужелиц слабо изучено (Read et al., 1987, 1998). Территория вокруг Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ) – один из наиболее изученных импактных регионов в мире (Kozlov et al., 2009). Ранее было установлено (Ермаков, 2004; Бельская, Зиновьев, 2007) снижение динамической плотности жуужелиц, перестройка видовой и экологической структуры сообщества в градиенте загрязнения, но изменение размерной структуры сообщества еще не рассматривали.

Цель настоящей работы – выявить закономерности изменения распределения размеров особей в сообществе жуужелиц елово-пихтового леса в градиенте техногенного загрязнения выбросами СУМЗа. Мы тестируем гипотезу об отрицательной связи размера особи в сообществе с уровнем нагрузки на экосистему (Szyszko, 1983; Blake et al., 1994), предполагая, что увеличение загрязнения приводит к снижению обилия крупных видов жуужелиц и, как следствие, среднего размера особи.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Работы выполнены в 2009 и 2013 гг. в окрестностях СУМЗа (г. Ревда Свердловской обл.). Это предприятие, действующее с 1940 г., – одно из

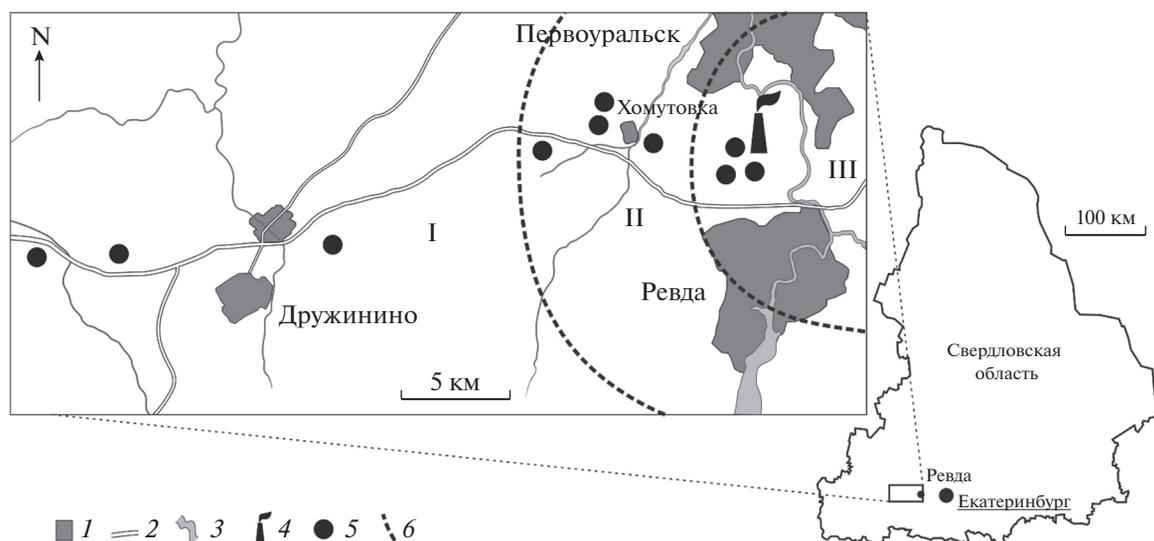


Рис. 1. Расположение исследуемых участков в градиенте загрязнения выбросами СУМЗа: 1 – населенные пункты; 2 – автодороги; 3 – водоемы; 4 – источник загрязнения; 5 – исследуемые участки; 6 – границы между зонами загрязнения (I – фоновая, II – буферная, III – импактная).

крупнейших в России. Выбросы в атмосферу содержат оксиды серы, азота, соединения фтора и полиметаллическую пыль (Cu, Pb, Cd, Zn, Fe и др.).

Сбор материала проводили в массивах елово-пихтового леса на 10 стационарных участках к западу от СУМЗа (рис. 1): с загрязнением на уровне регионального фона в 33, 30 и 20 км (фоновая зона); со средним уровнем загрязнения в 10, 7, 6 и 4 км (буферная зона); с высоким уровнем загрязнения в 3, 2 и 1 км (импактная зона). На каждом участке заложены по 3 пробные площади (ПП) размером 10 × 10 м, удаленные на 50–100 м друг от друга. В исследуемых елово-пихтовых лесах величина токсической нагрузки возрастает по мере приближения к источнику загрязнения: увеличение концентраций в градиенте загрязнения наиболее выражено для меди (с 30.3 до 5530.4 мкг/г подстилки), концентрации Pb и Cd повышаются соответственно с 71.3 до 3069.0 мкг/г и с 2.5 до 38.7 мкг/г. Параллельно растет кислотность почвы, увеличивается мощность подстилки, происходит смена растительных ассоциаций от неморально-кисличных через разнотравно-злаковые до мохово-хвощовых и мертвopoкpовных (Сморкалов, Воробейчик, 2011). На участке в 1 км от СУМЗа древесной разрежен, преобладают сухие или сильно угнетенные хвойные деревья с примесью березы.

Жужелиц отлавливали почвенными ловушками (пластиковые стаканы с диаметром горловины 9 см, фиксатор – 3%-ная уксусная кислота). На каждой ПП было установлено по 5 ловушек в линию с интервалом 3 м. В целях наиболее полного выявления видового состава учеты проводили в периоды повышенной активности весенне-лет-

них и летне-осенних видов: в 2009 г. – 10–15 июня и 3–9 сентября; в 2013 г. – 14–19 июня и 28 августа–2 сентября. В лаборатории подсчитывали количество отловленных особей, определяя их видовую принадлежность. Названия таксонов приведены по К.В. Макарову с соавт. (2013).

В качестве характеристики размера особи использовали сумму длины переднеспинки и усредненной длины обоих надкрылий (Ribera et al., 2001). Средние размеры для каждого вида, как правило, определяли по 5 самкам и 5 самцам (для 10 редких и единичных видов – по меньшему количеству особей, см. табл. 1). Особей для измерений отбирали из собственных сборов по таблице случайных чисел, пронумеровав в пределах вида всех самцов и самок, отловленных за два года на всех участках. Возможным внутривидовым варьированием размера особи под воздействием загрязнения пренебрегали, поскольку оно заведомо значительно меньше различий в размерах между видами. При расчете размеров редких видов (менее 10 жуков в сборах) использовали коллекции музея Института экологии растений и животных УрО РАН, отдавая предпочтение сборам со Среднего Урала. Такой способ отбора особей позволяет свести к минимуму возможное смещение оценок размера из-за полового диморфизма и географической изменчивости. Измерения проводили с использованием микрометра стереомикроскопа Leica EZ4, а также Leica S6D (в случае очень крупных особей). Длину переднеспинки определяли по центральной линии, надкрылий – по шву от основного канта в месте его соединения со щитком до вершины надкрылий (у видов с невыра-

женным кантом – от плечевого угла). Кратность увеличения составила от 6.3× до 30×, точность измерения 0.08 – 0.02 мм. В дальнейшем анализе рассчитанный таким способом размер вида приравнивали всем особям данного вида.

При анализе размерной структуры жуэлици оценивали следующие параметры: 1) средний невзвешенный размер особи в сообществе (без учета численности каждого вида); 2) средний взвешенный размер особи в сообществе (с учетом численности каждого вида). Для анализа частотных распределений размеров использовали коэффициенты Джини (G) и Лоренца (S).

Коэффициент Джини – показатель, позволяющий оценить, насколько разнородно сообщество, в нашем случае по размерам:

$$G = \frac{\sum_{i=1}^N (2i - N - 1)x'_{[i]}}{N^2 \bar{x}} N(N - 1),$$

где N – количество особей; $x'_{[i]}$ – упорядоченный размер i -й особи; \bar{x} – средний размер особи в сообществе. Этот коэффициент принимает значение от 0 до 1, возрастая при увеличении различий в размерах особей. Его широко применяют в экономических и экологических работах, в том числе при сравнении изменений в распределении размеров жуэлици в сообществах под воздействием антропогенных факторов (Magura et al., 2006).

Распределение размеров жуэлици в сообществе можно представить в виде графика, где по оси абсцисс отложен кумулятивный процент ранжированных в порядке увеличения размера особей, по оси ординат – кумулятивный процент размера тела (график Лоренца). В случае равенства размеров всех особей график представляет биссектрису первого координатного угла, именуемую линией равенства. В противном случае кривая Лоренца расположена ниже линии равенства. Коэффициент Лоренца характеризует асимметрию графика Лоренца (Damgaard, Weiner, 2000):

$$S = \frac{m + \delta}{N} + \frac{L_m + \delta x'_{m+1}}{L_N},$$

где $\delta = \frac{\bar{x} - x'_m}{x'_{m+1} - x'_m}$; x' – размер особи в ранжированном ряду $x'_1 \leq x'_2 \leq \dots \leq x'_N$; \bar{x} – средний размер особи в сообществе; m – количество особей с размером тела менее \bar{x} ; L_m – кумулятивный размер тела особей с размером меньше \bar{x} ; L_N – кумулятивный размер тела всех особей. При $S = 1$ график Лоренца симметричен; чем сильнее отклонение от 1, тем более выражена асимметрия.

При описании размерной структуры локальных сообществ выделяли 4 группы, базируясь на классификации размеров жуэлици И.Х. Шаровой и Т.А. Булоховой (1995): I – $2 \leq x_i < 4$ мм (очень мелкие особи); II – $4 \leq x_i < 8$ мм (мелкие); III – $8 \leq x_i < 10$ мм (особи среднего размера); IV – $x_i \geq 10$ (крупные и очень крупные особи). Далее определяли долю особей каждого размерного интервала от общего количества особей.

Для сравнения средних значений и параметров распределений размеров в разные годы и разных зонах загрязнения применяли дисперсионный анализ. При расчетах использовали нетрансформированные значения размеров и индексов, так как их распределение было близко к нормальному, в случае неоднородности дисперсий применяли поправку Уайта–Хьюбера, алгоритм HС3 (Long, Ervin, 2000). Множественные сравнения выполнили по Тьюки (критерий HSD). Учетная единица – участок (объединенные данные по трем ПП и двум турам учетов). Статистическая обработка выполнена в ПО R v.3.1.2 (R Core Team, 2014).

Весь использованный в работе материал хранится в коллекции лаборатории экотоксикологии популяций и сообществ ИЭРиЖ УрО РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

За два года было отловлено 3570 особей 54 видов жуэлици (табл. 1). Размеры видов варьировали от 2.06 до 24.18 мм. По численности преобладали *Trechus secalis*, *Pterostichus oblongopunctatus* и *P. urengaicus*, которые во многом определяли соотношение разных размерных групп в сообществе. Например, увеличение обилия *P. urengaicus* и снижение *T. secalis* в 2013 г. объясняет резкое увеличение доли средней размерной группы в сообществах фоновых участков и сокращение доли очень мелких видов (рис. 2). Обилие крупных жуэлици на фоновой территории составляло 5.6% (2009 г.) – 12.9% (2013 г.) от общего количества особей. За два года встречено 10 видов крупных жуэлици, наиболее многочисленными среди них были *Carabus aeruginosus*, *C. glabratus*, *Cychrus caraboides* и *Pterostichus niger*.

По мере приближения к источнику загрязнения уменьшалось количество видов крупных жуэлици и их обилие (см. табл. 1, рис. 2). В буферной зоне встречено 6 видов (3.4 – 10.6% от общего обилия), на импактной территории за весь период наблюдений – только одна особь *Carabus cancellatus*.

Форма распределений особей по размерам довольно близка во всех трех зонах загрязнения (рис. 3). Наиболее равномерное распределение отмечено в 2009 и 2013 гг. в импактной зоне. Фоновая и буферная зоны имели более высокое разнообразие размеров особей. Форма графиков Лоренца и соотношение размерных групп в сообществе

Таблица 1. Средний размер (среднее $\pm SE$, n – количество) особи и суммарное за два года обилие видов в разных зонах загрязнения

Вид	n		Размер вида, мм	Суммарное обилие по зонам загрязнения		
	♂	♀		фоновая	буферная	импактная
Крупные и очень крупные виды						
<i>Carabus aeruginosus</i> Fisch.	5	5	22.71 \pm 0.32	36	67	0
<i>C. arcensis</i> Hbst.	5	5	16.14 \pm 0.44	1	0	0
<i>C. cancellatus</i> Ill	5	5	19.41 \pm 0.25	1	0	1
<i>C. glabratus</i> Payk.	5	5	22.27 \pm 0.27	13	6	0
<i>C. granulatus</i> L.	5	5	15.63 \pm 0.42	5	0	0
<i>C. henningi</i> Fisch.	5	5	17.91 \pm 0.19	2	1	0
<i>C. schoenherri</i> Fisch.	5	5	24.18 \pm 0.54	6	0	0
<i>Curtonotus gebleri</i> Dej.	5	5	10.14 \pm 0.14	0	1	0
<i>Cychrus caraboides</i> (L.)	5	5	13.21 \pm 0.16	15	4	0
<i>Pterostichus melanarius</i> (Ill.)	5	5	11.11 \pm 0.24	9	0	0
<i>P. niger</i> (Schall.)	5	5	14.00 \pm 0.29	64	14	0
Виды средних размеров						
<i>Platynus assimilis</i> (Payk.)	5	5	8.33 \pm 0.09	1	0	0
<i>Poecilus cupreus</i> (L.)	5	5	9.75 \pm 0.18	0	0	1
<i>P. versicolor</i> (Sturm)	5	5	8.80 \pm 0.20	0	0	28
<i>Pterostichus aethiops</i> (Panz.)	5	5	9.42 \pm 0.14	93	5	0
<i>P. oblongopunctatus</i> (F.)	5	5	8.11 \pm 0.09	533	617	214
<i>P. quadrifoveolatus</i> (Letz.)	5	5	8.15 \pm 0.10	0	0	4
<i>P. uralensis</i>	5	5	8.86 \pm 0.20	0	1	0
<i>P. urengaicus</i> Jurec.	5	5	9.98 \pm 0.14	254	11	0
Мелкие виды						
<i>Agonum fuliginosum</i> (Panz.)	5	5	5.32 \pm 0.09	43	44	3
<i>A. gracilipes</i> (Duft.)	5	5	6.74 \pm 0.11	0	1	0
<i>A. sexpunctatum</i> (L.)	5	5	7.00 \pm 0.09	0	0	1
<i>Amara brunnea</i> (Gyll.)	5	5	5.17 \pm 0.07	0	10	26
<i>A. communis</i> (Panz.)	5	5	5.76 \pm 0.11	0	3	6
<i>A. lunicollis</i> Schioedte	5	5	6.73 \pm 0.06	0	0	5
<i>A. tibialis</i> (Payk.)	3	1	4.24 \pm 0.09	0	0	1
<i>Badister bullatus</i> (Schrank)	5	5	4.29 \pm 0.10	1	0	0
<i>B. dilatatus</i> (Chaud.)	0	1	4.50	0	0	1
<i>B. lacertosus</i> Sturm	5	5	4.93 \pm 0.07	7	5	1
<i>Calathus micropterus</i> (Duft.)	5	5	6.40 \pm 0.11	62	101	45
<i>Dicheirotichus discicollis</i> (Dej.)	1	1	4.72 \pm 0.18	0	0	1
<i>Harpalus laevipes</i> Zett.	5	5	7.91 \pm 0.13	0	3	1
<i>H. latus</i> (L.)	5	5	7.51 \pm 0.19	0	1	1
<i>Leistus ferrugineus</i> (L.)	4	4	5.80 \pm 0.04	0	0	1
<i>L. terminatus</i> (Hellw. in Panz.)	5	5	5.60 \pm 0.14	4	3	0
<i>Loricera pilicornis</i> (F.)	5	5	6.28 \pm 0.07	18	0	0
<i>Notiophilus aquaticus</i> (L.)	2	5	4.22 \pm 0.05	0	0	1
<i>N. palustris</i> (Duft.)	5	5	4.09 \pm 0.08	0	7	8
<i>N. reitteri</i> Spaeth	5	5	4.59 \pm 0.06	23	9	0

Таблица 1. Окончание

Вид	n		Размер вида, мм	Суммарное обилие по зонам загрязнения		
	♂	♀		фоновая	буферная	импактная
<i>Pterostichus diligens</i> (Sturm)	5	5	4.66 ± 0.05	7	30	78
<i>P. strenuus</i> (Panz.)	5	5	4.93 ± 0.09	1	0	16
<i>P. nigrita</i> (Payk.)	5	5	7.60 ± 0.04	1	0	0
<i>P. vernalis</i> (Panz.)	0	3	5.52 ± 0.18	0	0	3
<i>Synuchus vivalis</i> (Ill.)	5	5	5.59 ± 0.18	2	0	0
Очень мелкие виды						
<i>Bembidion guttula</i> (F.)	2	2	2.65 ± 0.14	0	0	1
<i>B. humerale</i> Sturm	2	3	2.35 ± 0.04	0	0	7
<i>B. lampros</i> (Hbst.)	5	5	2.94 ± 0.06	0	0	2
<i>B. mannerheimii</i> C. Sahlb	5	5	2.45 ± 0.06	0	0	19
<i>B. properans</i> (Steph.)	1	2	3.41 ± 0.03	0	1	0
<i>Bradycellus caucasicus</i> (Chaud.)	5	5	3.13 ± 0.05	0	0	16
<i>Microlestes minutulus</i> (Gz.)	0	3	2.06 ± 0.13	1	0	3
<i>Notiophilus biguttatus</i> (F.)	5	5	3.91 ± 0.05	43	123	5
<i>Trechus rivularis</i> (Gyll.)	5	5	3.72 ± 0.05	1	0	0
<i>T. secalis</i> (Payk.)	5	5	2.86 ± 0.04	402	323	30
Всего видов				29	25	31
Всего особей				1649	1391	530

стве варьируют между годами, оставаясь наиболее стабильными в импактной зоне (см. рис. 2, 3).

Средний невзвешенный размер особи в сообществе зависел только от зоны (табл. 2), уменьшаясь с ростом загрязнения (рис. 4а); влияние года и взаимодействие зона × год незначимы, так же как

и различия в среднем взвешенном размере особи между зонами загрязнения (табл. 2, рис. 4б). На величину индекса Джини влияли зона загрязнения и год (табл. 2): с ростом загрязнения индекс снижался (рис. 4в). Влияние года заметно по существу ($p < 0.001$) более низкому значению

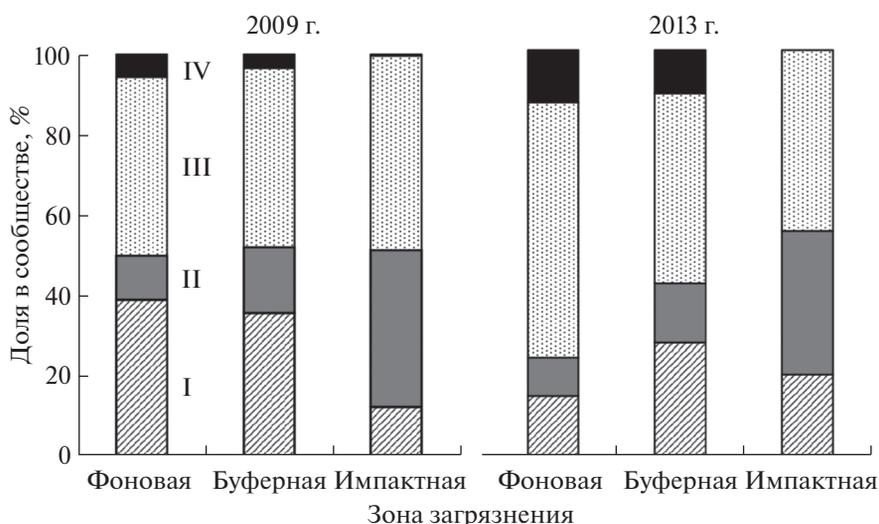


Рис. 2. Размерная структура сообщества жуков в разных зонах загрязнения. Для каждой зоны данные по участкам объединены. Интервал размеров, мм: I – 2–3.99; II – 4–7.99; III – 8–9.99; IV – ≥10.

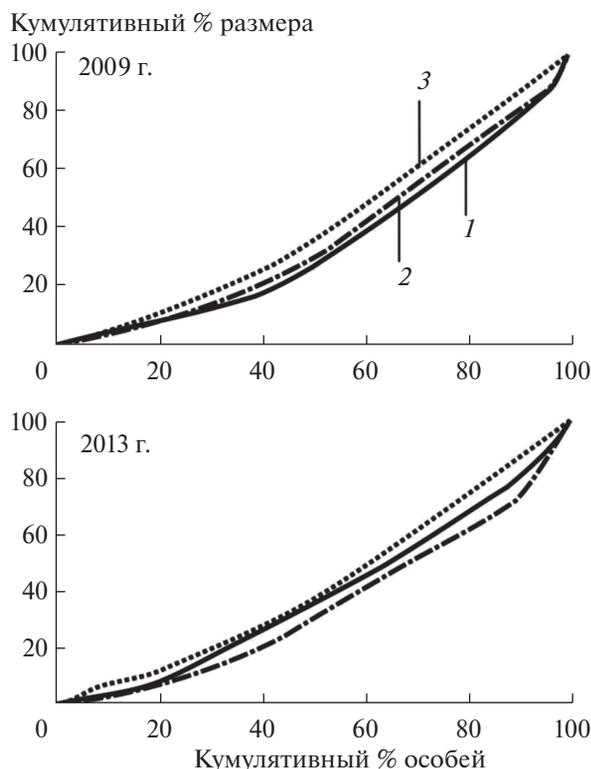


Рис. 3. Кривые Лоренца распределения размеров в сообществе в разных зонах загрязнения: 1 – фоновая, 2 – буферная, 3 – импактная.

индекса в фоновой зоне в 2013 г. по сравнению 2009 г. Асимметрия графика Лоренца не зависела ни от участка, ни от года (табл. 2, рис. 4г), незначимо и взаимодействие этих факторов.

Результаты исследования показали, что размер жужелиц лесных сообществ на фоновой территории варьирует в широком диапазоне. С увеличением токсической нагрузки разнообразность сообщества по размерам уменьшается: снижаются количество видов крупных размеров и их обилие. Этот вывод базируется на снижении среднего невзвешенного размера особи и величины индекса

Джини с приближением к источнику загрязнения. Отсутствие значимых различий между зонами по среднему взвешенному размеру особей и коэффициенту асимметрии Лоренца объясняется высоким обилием во всех сообществах двух размерных групп – средних и мелких жужелиц, при этом обилие особей крупных видов на фоновых участках, по-видимому, не настолько велико, чтобы существенно повлиять на данные показатели распределения размеров.

Многолетнее загрязнение выбросами металлургического производства привело к значительным изменениям характеристикам среды обитания жужелиц в окрестностях СУМЗа: кислотности и мощности подстилки, биомассы и проективного покрытия мохового покрова, сомкнутости крон, растительных ассоциаций (Воробейчик и др., 1994). Практически все эти параметры влияют на обилие и видовое богатство жужелиц (Guillemain et al., 1997; Poole et al., 2003; Magura et al., 2004; Vanbergen et al., 2005; Taboada et al., 2006). В районе исследования обилие большинства крупных видов положительно коррелирует с проективным покрытием травяно-кустарничкового яруса и рН, но отрицательно – с влажностью лесной подстилки (Золотарев, Бельская, 2012). Однако из-за тесной корреляции параметров среды с уровнем загрязнения выделить ключевой фактор, определяющий уменьшение количества и обилия крупных видов, не представляется возможным.

Предпочтение крупными видами жужелиц ненарушенных местообитаний и их исчезновение при антропогенных воздействиях – распространенное явление (Ribera et al., 2001; Kotze, O'Hara, 2003). Причинами высокой чувствительности крупных видов к условиям среды обитания могут быть низкая численность популяций, малое количество продуцируемых яиц и большая продолжительность развития личинок, что делает их уязвимыми к нарушениям почвенного покрова (Kotze, O'Hara, 2003). Немаловажную роль могут также сыграть высокие требования к условиям обитания (специализированные виды хуже переносят

Таблица 2. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа различий между годами и зонами загрязнения по характеристикам размеров жужелиц елово-пихтового леса

Показатель	Источник изменчивости		
	год (<i>df</i> = 1)	зона загрязнения (<i>df</i> = 2)	год × зона загрязнения (<i>df</i> = 2)
Средний невзвешенный размер	0.5 (0.475)	20.5 (<0.001)	0.5 (0.613)
Средний взвешенный размер	3.9 (0.068)	1.9 (0.190)	1.3 (0.304)
Индекс Джини	49.7 (<0.001)	6.3 (0.011)	1.5 (0.254)
Коэффициент асимметрии Лоренца	0.01 (0.933)	0.22 (0.808)	0.02 (0.977)

Примечание. Приведен критерий Фишера, в скобках – достигнутый уровень значимости. Учетная единица – участок (фоновая и импактная зоны – *n* = 3; буферная – *n* = 4).

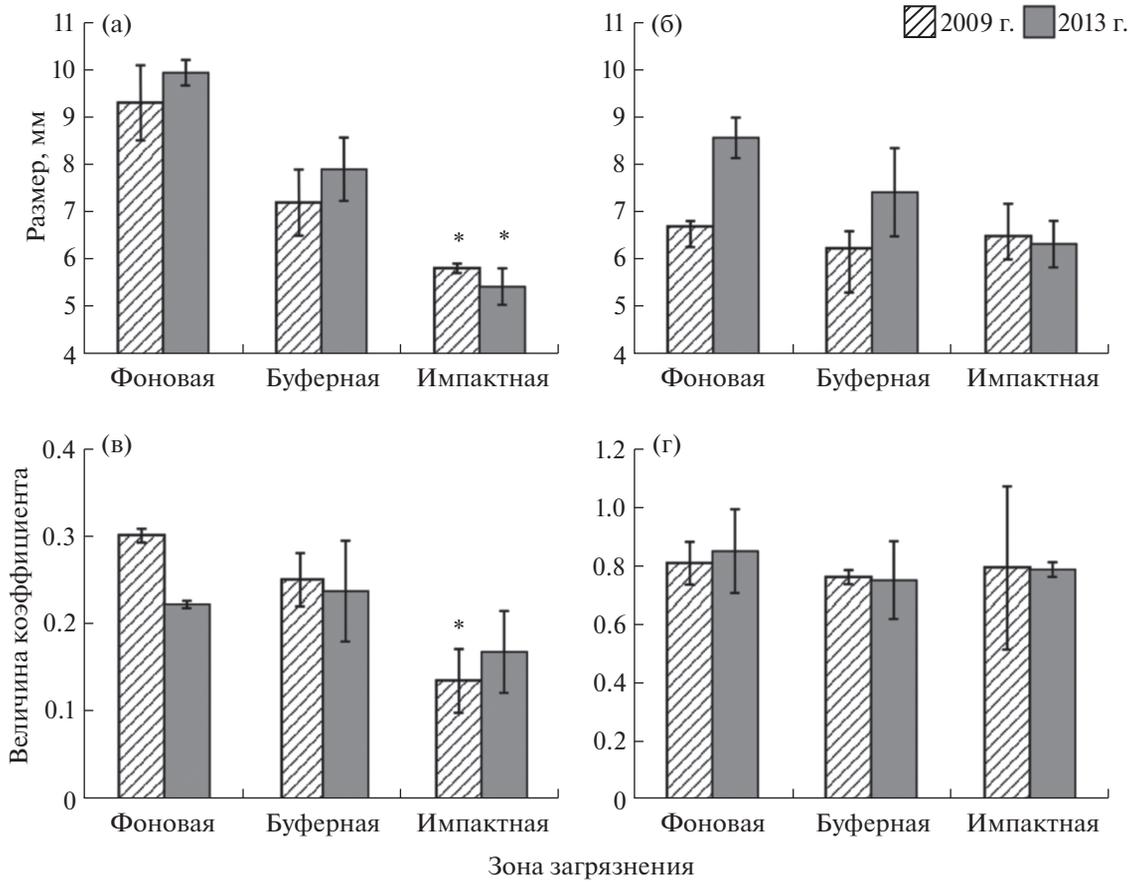


Рис. 4. Характеристики размерной структуры сообщества жужелиц в разных зонах загрязнения: а – средний невзвешенный размер особи, мм; б – средний взвешенный размер особи, мм; в – коэффициент Джини; г – коэффициент Лоренца. Планки погрешностей – ошибка среднего, единица учета – участок (фоновая и импактная зоны – $n = 3$, буферная – $n = 4$); * – значимые ($0.01 < p < 0.05$) отличия от фоновой зоны по Тьюки (критерий *HSD*).

изменения среды их обитания, чем неспециализированные) и ограниченная способность к расселению, что препятствует поддержанию численности популяции при неблагоприятных условиях посредством миграций. Однако эти особенности не могут в полной мере объяснить снижение численности крупных видов на загрязненных территориях в окрестностях СУМЗа, так как наряду со специализированными обитателями лесов (*C. aeruginosus*, *C. glabratus*, *C. schoenherri*, *C. caraboides*) исчезают и неспециализированные лесо-луговые виды (*C. granulatus*, *P. melanarius*, *P. niger*). Основной способ локомоции всех перечисленных видов – передвижение по поверхности почвы (Шарова, 1981). Тем не менее часть особей в популяциях *P. niger*, *P. melanarius* и *C. granulatus* могут иметь развитые крылья и функционирующую крыловую мускулатуру и способны летать (Matalin, 2003).

На наш взгляд, наиболее вероятно предположение о ведущей роли сокращения кормовой базы жужелиц на импактной территории. Большой

размер особи требует повышенных затрат энергии для обеспечения ее жизнедеятельности (Grüm, 1980), вследствие чего крупные жуки должны либо потреблять значительно больше жертв, чем представители видов мелких и средних размеров, либо жертвы должны быть достаточно крупными. Пищевой спектр крупных жужелиц достаточно широк (Dennison, Hodkinson, 1983). Большую долю в рационе, особенно у самок, составляют дождевые черви и слизи (Сергеева, Грюнталь, 1990). В градиенте загрязнения выбросами СУМЗа существенно снижается численность большинства беспозвоночных, обитающих в подстилке и почве (многоножки, пауки, сеннокосцы, нематоды, энхитреиды, личинки двукрылых и шелкунов), а наиболее крупные потенциальные жертвы жужелиц (дождевые черви и моллюски) не обнаружены на сильно загрязненной территории (Воробейчик и др., 2012; Нестерков, 2013). При недостатке питания активность жуков повышается (Lenski, 1984), что должно приводить к увеличению затрат энергии на поиск пищи. При снижении количества жертв снижает-

ся плодовитость самок и повышается смертность личинок из-за голодания и каннибализма (Heessen, 1980; Heessen, Brunsting, 1981). В этой ситуации крупным видам сложнее обеспечить себя достаточным количеством пищи для поддержания активности и размножения, чем видам с меньшими размерами. Спектр питания доминирующего во всех зонах вида со средними размерами *P. oblongopunctatus* совпадает со спектром крупных видов рода *Pterostichus*, однако потребность в пищевых ресурсах для *P. oblongopunctatus* должна быть значительно ниже из-за наличия летней диапаузы и меньшей, чем у *P. niger* и *P. melanarius*, доли питающихся жуков (Сергеева, Грюнталь, 1990). Эти особенности могут способствовать сохранению высокого обилия *P. oblongopunctatus* в импактной зоне.

Отмеченные нами межгодовые различия в размерной структуре сообщества жужелиц, наиболее выраженные на фоновой территории, связаны с динамикой численности некоторых наиболее обильных видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Каждый из рассмотренных нами показателей характеризует лишь отдельный аспект размерной структуры сообщества. Использование разных показателей приводит к противоположным выводам о влиянии промышленного загрязнения на размерную структуру сообществ жужелиц. Так, уменьшение среднего невзвешенного размера особи на сильно загрязненной территории по сравнению с фоновой свидетельствует в пользу гипотезы о сокращении среднего размера особи в сообществе жужелиц при увеличении загрязнения. В то же время средний взвешенный размер особи не зависит от загрязнения, опровергая данную гипотезу. Уменьшение коэффициента Джини в градиенте загрязнения указывает на снижение разнородности сообщества по размерам, а отсутствие значимых различий в коэффициенте Лоренца — на малые различия в форме распределений размеров. Только одновременный анализ нескольких индексов позволяет понять, какие изменения происходят в сообществе жужелиц под воздействием загрязнения, и оценить их значимость.

В нашем случае различия между сообществами жужелиц фоновых и загрязненных участков связаны с сокращением количества крупных видов, а сходство объясняется преобладанием на всех участках видов средних и мелких размеров. На наш взгляд, исчезновение крупных видов при высоком уровне загрязнения связано с резким снижением обилия их потенциальных жертв. Высокая межгодовая вариабельность соотношения размерных групп в сообществах на участках с фоновым и средним уровнем загрязнения может быть результатом временной динамики популяций отдельных видов.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 13-04-01229) и Программы фундаментальных исследований УрО РАН (проект № 15-12-4-26). Авторы благодарят Е.В. Зиновьеву за помощь при определении видов жужелиц, В.С. Микрюкова — за консультацию при анализе данных, Е.Л. Воробейчика — за ценные советы и замечания в процессе написания статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бельская Е.А., Зиновьев Е.В. Структура комплексов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в природных и техногенно нарушенных лесных экосистемах на юго-западе Свердловской области // Сибирский экологич. журн. 2007. № 4. С. 533–543.
- Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Золотарев М.П., Тунева Т.К. Изменение разнообразия почвенной мезофауны в градиенте промышленного загрязнения // Rus. Entomol. J. 2012. Т. 21. № 2. С. 203–218.
- Воробейчик Е.Л., Козлов М.В. Воздействие точечных источников эмиссии поллютантов на наземные экосистемы: методология исследований, экспериментальные схемы, распространенные ошибки // Экология. 2012. № 2. С. 83–91. [Vorobeichik E. L., Kozlov M. V. Impact of point polluters on terrestrial ecosystems: Methodology of research, experimental design, and typical errors // Rus. J. Ecol. 2012. V. 43. № 2. P. 89–96.]
- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
- Ермаков А.И. Изменение структуры населения жужелиц лесных экосистем под действием токсической нагрузки // Экология. 2004. № 6. С. 450–455. [Ermakov A.I. Structural changes in the carabid fauna of forest ecosystems under a toxic impact // Rus. J. Ecol. 2004. V. 35. № 6. P. 403–408.]
- Золотарев М.П., Бельская Е.А. Влияние техногенных и природных факторов на обилие беспозвоночных герпетобионтов // Евразийский энтомолог. журн. 2012. № 1. С. 19–28.
- Макаров К.В., Крыжановский О.Л., Белоусов И.А. и др. Систематический список жужелиц (Carabidae) России / ЗИН РАН. 2013. URL: http://www.zin.ru/ANIMALIA/coleoptera/rus/car_rus.htm (02.11.2015).
- Нестерков А.В. Реакция моллюсков луговых сообществ на выбросы Среднеуральского медеплавильного завода // Сибирский экологич. журн. 2013. № 6. С. 891–899.
- Сергеева Е.К., Грюнталь С.Ю. Связи жужелиц рода *Pterostichus* с кормовыми ресурсами // Зоол. журн. 1990. Т. 69. № 3. С. 32–41.
- Сморкалов И.А., Воробейчик Е.Л. Почвенное дыхание лесных экосистем в градиентах загрязнения среды выбросами медеплавильных заводов // Экология. 2011. № 6. С. 429–435. [Smorkalov I.A., Vorobeichik E. L. Soil respiration of forest ecosystems in gradients of environmental pollution by emissions from copper smelters // Rus. J. Ecol. 2011. V. 42. № 6. P. 464–470.]

- Шарова И.Х. Жизненные формы жулици (Coleoptera, Carabidae). М.: Наука, 1981. 360 с.
- Шарова И.Х., Булохова Н.А. Динамика экологической структуры населения жулици (Coleoptera, Carabidae) в луговых сообществах под влиянием антропогенных факторов // Фауна и экология жулици лугов на Юго-Западе России. Брянск, 1995. С. 38–45.
- Шмидт-Нюельсен К. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. 259 с.
- Blake S., Foster G.N., Eyre M.D., Luff M.L. Effects of habitat type and grassland management practices on the body size distribution of carabid beetles // *Pedobiologia*. 1994. V. 38. № 6. P. 502–512.
- Chown S.L., Gaston K.J. Body size variation in insects: a macroecological perspective // *Biol. Rev.* 2010. V. 85. P. 139–169.
- Damgaard C., Weiner J. Describing inequality in plant size or fecundity // *Ecology*. 2000. V. 81. № 4. P. 1139–1142.
- Dennison D.F., Hodkinson I.D. Structure of the predatory beetle community in a wood-land soil ecosystem. 1. Prey selection // *Pedobiologia*. 1983. V. 25. № 2. P. 109–115.
- Grüm L. Methods of approximate estimation of energy flow through Carabid populations // *Ekol. Pol.* 1980. V. 28. № 1. P. 129–149.
- Guillemain M., Loreau M., Daufresne T. Relationships between the regional distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) and the abundance of their potential prey // *Acta Oecologica*. 1997. V. 18. № 4. P. 465–483.
- Heessen H.J.L. Egg production of *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius) (Col., Carabidae) and *Philonthus decorus* (Gravenhorst) (Col., Staphylinidae) // *Neth. J. Zool.* 1980. V. 30. № 1. P. 35–53.
- Heessen H.J.L., Brunsting A.M.H. Mortality of larvae of *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius) Col., Carabidae and *Philonthus decorus* (Gravenhorst) (Col., Staphylinidae) // *Neth. J. Zool.* 1981. V. 31. № 4. P. 729–745.
- Honěk A. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship // *Oikos*. 1993. V. 66. № 3. P. 483–492.
- Kotze D.J., O'Hara R.B. Species decline – but why? Explanations of carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) declines in Europe // *Oecologia*. 2003. V. 135. № 1. P. 138–148.
- Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E. Impacts of point polluters on terrestrial biota. Berlin ect.: Springer, 2009. 466 p.
- Lenski R.E. Food limitation and competition: A field experiment with two *Carabus* species // *J. Animal Ecol.* 1984. V. 53. № 1. P. 203–216.
- Long J.S., Ervin L.H. Using heteroscedasticity consistent standard errors in the linear regression model // *Amer. Statistician*. 2000. V. 54. P. 217–224.
- Magura T., Tóthmérész B., Molnár T. Changes in carabid beetle assemblages along an urbanisation gradient in the city of Debrecen, Hungary // *Landscape Ecology*. 2004. V.19. № 7. P. 747–759.
- Magura T., Tóthmérész B., Lövei G.L. Body size inequality of carabids along an urbanisation gradient // *Basic and Applied Ecology*. 2006. V. 7. № 5. P. 472–482.
- Matalin A.V. Variations in flight ability with sex and age in ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of south-western Moldova // *Pedobiologia*. 2003. V.47. № 4. P. 311–319.
- Peters R.H. The ecological implications of body size. New York: Cambridge University Press, 1983. 324 p.
- Poole A., Gormally M., Skeffington M.S. The flora and carabid beetle fauna of a mature and regenerating semi-natural oak woodland in south-east Ireland // *Forest Ecol. Manag.* 2003. V. 177. № 1–3. P. 207–220.
- R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- Read H.J., Wheeler C.P., Martin M.H. Aspects of the ecology of Carabidae (Coleoptera) from woodlands polluted by heavy metals // *Envir. Pol.* 1987. V. 48. № 1. P. 61–76.
- Read H.J., Martin M.H., Rayner J.M.V. Invertebrates in woodlands polluted by heavy metals – an evaluation using canonical correspondence analysis // *Water Air Soil Pollut.* 1998. V. 106. № 1. P. 17–42.
- Ribera I., Dolédec S., Downie I. S., Foster G.N. Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages // *Ecology*. 2001. V. 82. № 4. P. 1112–1129.
- Šustek Z. Changes in body size structure of Carabidae communities (Coleoptera, Carabidae) along an urbanization gradient // *Biologia*. 1987. V. 42. № 2. P. 145–456.
- Szyszkó J. Methods of macrofauna investigations // The process of forest soil macrofauna formation after afforestation of farmland. Warsaw: Agricultural University Press, 1983. P. 10–16.
- Taboada A., Kotze D.J., Tárrega R., Salgado J.M. Traditional forest management: Do carabid beetles respond to human-created vegetation structures in an oak mosaic landscape? // *Forest Ecol. Manag.* 2006. V. 237. № 1–3. P. 436–449.
- Vanbergen A.J., Woodcock B.A., Watt A.D., Niemela J. Effect of land-use heterogeneity on carabid communities at the landscape scale // *Ecography*. 2005. V. 28. № 1. P. 3–16.