

ДЕГРАДАЦИЯ, ВОССТАНОВЛЕНИЕ И ОХРАНА ПОЧВ

УДК 631.468+502.2:911.375

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ МЕГАПОЛИСА НА ТРОФИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ ПОЧВЕННЫХ САПРОФАГОВ В ГОРОДСКИХ ЛЕСАХ

© 2017 г. И. Е. Бергман*, Е. Л. Воробейчик, А. И. Ермаков

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия, 620144

Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

**e-mail: 5554505@mail.ru*

Поступила в редакцию 01.04.2015 г.

В 2011–2013 гг. в сосновых лесах естественного происхождения в черте Екатеринбурга и в его окрестностях методом приманочных пластин оценивали трофическую активность почвенных сапрофагов. Сравнивали участки, контрастно различающиеся выраженностью двух основных факторов – урбанизации и рекреации. Влияние урбанизации на трофическую активность было как положительным, так и отрицательным. Рекреационная нагрузка, как правило, отрицательно влияла на трофическую активность. Обсуждаются возможные механизмы влияния условий крупного города на трофическую активность почвенных сапрофагов.

Ключевые слова: урбанизация, рекреация, почвенные сапрофаги, трофическая активность, лесная подстилка, городские леса

DOI: 10.7868/S0032180X17010026

ВВЕДЕНИЕ

Животное население городских почв – традиционный объект почвенно-зоологических исследований [10, 13, 14, 40]. Однако разнообразие условий в разных городах и дефицит информации по реакции многих групп почвенных беспозвоночных определяют необходимость дальнейшего накопления данных о почвенной биоте в условиях урбанизации. В большинстве случаев исследователи не разделяют последствия действия различных стрессовых факторов для почвенных организмов на территории городов. Работы, затрагивающие этот аспект, единичны [7, 8, 17].

Обычно влияние урбанизации рассматривают как достаточно однородный фактор, чаще всего негативно влияющий на почвенную биоту. Однако в промышленных мегаполисах одновременно действует целый комплекс факторов, различающихся не только генезисом, но и направленностью, а также результирующим эффектом. В первом приближении этот комплекс можно разделить на две составляющих – собственно урбанизацию (химическое, тепловое, шумовое и световое загрязнение, изменение гидротермических условий, фрагментацию биотопов, вселение видов-интродуцентов и др.) и рекреацию (механические нарушения почвенного и растительного покрова, эвтрофикацию). Их строгое разделение достаточно сложно, если вообще возможно, поскольку рекреацию можно рассматривать как одну из составляющих урбанизации. Тем не менее, в заго-

родных лесах, используемых населением для отдыха, антропогенное воздействие представлено преимущественно только рекреацией. Соответственно, при сравнении загородных и городских участков с контрастно различающимися уровнями рекреационной нагрузки можно попытаться разделить влияние рассматриваемых факторов. Решение этой задачи фактически сводится к схеме двухфакторного дисперсионного анализа; такой подход ранее был реализован для почвенной мезофауны [7], микоризы [3], герпетобионтов [8], почвенного дыхания [17].

Трофическая активность (ТА) почвенных сапрофагов – параметр, интегрально характеризующий их функционирование. Этот показатель зависит не только от обилия беспозвоночных [27, 33, 34], но и от их физиологического состояния [19, 28]. ТА определяют качество пищевого субстрата [31, 35, 42], морфология верхней части почвенного профиля [29, 39, 41], температура и влажность почвы [28], ее химизм [16, 23, 26]. Учитывая информативность обсуждаемого показателя, интересно оценить влияние на него урбанизации и рекреации.

Для оценки ТА почвенных сапрофагов в начале 1990-х годов был предложен метод приманочных пластин (bait-lamina test) [41], суть которого заключается в оценке степени утилизации беспозвоночными небольших фрагментов искусственной пищевой приманки в течение относительно непродолжительного периода экспозиции. В по-

следние десятилетия этот метод активно применяется в почвенной экологии [25, 30], агрономии [38], экотоксикологии [4, 5, 22–24, 37].

Цель работы – оценить влияние условий крупного промышленного города на ТА почвенных сапрофагов, в том числе определить относительный вклад в его изменчивость урбанизации и рекреации, а также выявить возможные детерминанты ТА. В качестве гипотез, проверяемых в работе, мы рассматриваем следующие: 1) урбанизация и рекреация однонаправленно влияют на ТА почвенных сапрофагов; 2) влияние урбанизации и рекреации отрицательно; 3) влияние урбанизации и рекреации одинаково в разных горизонтах (лесная подстилка и гумусово-аккумулятивный), а также в разные года и сезоны.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в г. Екатеринбурге – крупнейшем промышленном центре Среднего Урала (площадь – 50 тыс. га, население – около 1.4 млн жителей). Екатеринбург относят к числу сильно загрязненных городов России [20]. В 2010 г. атмосферные выбросы составили около 190 тыс. т поллютантов (соединений серы, углерода и азота, минеральной пыли, тяжелых металлов); наибольший вклад в загрязнение атмосферы (до 85%) вносит городской автотранспорт [20]. Считается, что почвы Екатеринбурга загрязнены тяжелыми металлами. По официальным данным в 2010 г. максимальное содержание меди в почвах центра города превышало фоновые значения в 58 раз, никеля – 20, свинца – 18, хрома – 8, цинка – 6, кадмия и марганца – 3 раза [6].

В городе и его окрестностях были выбраны 4 участка с наличием (+) или отсутствием (–) выраженного действия двух рассматриваемых факторов – урбанизации (У) и рекреации (Р): 1) участок леса в черте города, расположен на территории дендрария Ботанического сада УрО РАН и более 50 лет закрыт для посещения населением (У+Р–); 2) лесопарк Юго-Западный, рекреированный лесной массив Екатеринбурга, расположен в непосредственной близости от дендрария, но в отличие от него активно используется горожанами для отдыха (У+Р+); 3) малопосещаемый лесной массив около озера Глухое, в 10 км к западу от границы города (У–Р–); 4) часто посещаемый горожанами лесной массив на берегу озера Чусовское в 10 км к западу от границы города (У–Р+).

На всех участках представлены сосновые насаждения естественного происхождения со спелыми высокополнотными древостоями 120–140-летнего возраста II–III классов бонитета; средняя высота деревьев – 25–30 м, средний диаметр – 36–48 см [21]. По основным лесотаксационным характеристикам участки относительно однородны (табл. 1).

В условиях города в древостое и хорошо развитом подлеске значительно присутствие интродуцированных видов, используемых в озеленении (клен американский, яблоня ягодная, сирень обыкновенная, черемуха Маака, ирга колосистая, кизильник блестящий); в травяном покрове доминируют синантропные нитрофилы будра плющевидная и крапива двудомная [9], что косвенно свидетельствует о высоком содержании азота в почве. Прямые оценки концентраций азота легкогидролизуемых соединений подтверждают это.

Развитие подлеска приводит к большему затенению на городских участках: суммарная сомкнутость крон кустарников и деревьев достигает 75–85%, тогда как в загородных лесах – только 20%; следствием этого можно считать меньшее обилие травяно-кустарничкового яруса, а также большую влажность почвы. На подверженных рекреации участках сформирована дорожно-тропиночная сеть, достигающая местами 40% от общей площади.

Почвенный покров исследованных участков представлен буроземами типичными (Mollic Cambisols/Umbric Cambisols) и буроземами оподзоленными (Mollic Cambisols), средне- и слабокаменистыми, формирующимися в условиях хорошего дренажа. Плотность гумусовых горизонтов вне дорожно-тропиночной сети на всех пробных площадях одинакова (0.77–0.85 г/см³), а под влиянием вытаптывания увеличивается в 1.2–1.5 раза (до 0.95–1.10 г/см³), причем подстилка и гумусовый горизонт часто выбиты, а на склонах – эродированы. В городских лесах даже вне дорожно-тропиночной сети мощность подстилки уменьшается в 1.5–1.8 раза по сравнению с загородными [3].

ТА оценивали в 2011–2013 гг. несколько раз в сезон (табл. 2): в 2011 г. выполнили 3 тура измерений, 2012 г. – 2, 2013 г. – 4. На каждом из четырех участков было заложено по 3 пробные площадки размером 25 × 25 м, в пределах которых размещали по 5 линий пластин, которые устанавливали через 1 м (по 5 шт. на линию). Линии располагали вне дорожно-тропиночной сети, по схеме “конверта”. Соответственно на каждой пробной площадке было установлено по 25 приманочных пластин; всего за 3 года на 12-ти пробных площадях было установлено 2700 пластин.

Приманочная пластина – это полоска из пластика длиной 12 см с 16 отверстиями диаметром 1.5 мм (расположены через каждые 5 мм), которые предварительно заполняли приманкой – влажной пастой из смеси порошка листьев крапивы и микрорекристаллической целлюлозы (в соотношении 3 : 7). Известно, что такую приманку потребляют преимущественно дождевые черви и энхитреиды, в меньшей степени – коллемболы и почвенные клещи [28, 36]. Заполненные приманкой пластины су-

Таблица 1. Характеристика исследуемых участков

Параметр	Участок			
	У–Р–	У–Р+	У+Р–	У+Р+
Относительная полнота древостоя ^a	0.9–1.1	0.7–0.9	0.9–1	0.8–0.9
Запас древесины, м ³ /га ^a	457–520	381–484	354–518	435–514
Площадь дорожно-тропиночной сети, % ^b	0–5	32–39	1–3	11–16
Сомкнутость крон, % ^c :				
кустарникового яруса	0	0.5–20	75–80	80–85
древесного яруса	55–75	50–55	35–50	35–45
Проективное покрытие, % ^c :				
мохового яруса	10–15	0.5–3	5–20	3–12.5
травяно-кустарничкового яруса	70–85	60–70	20–45	35–50
Гранулометрический состав почвы ^d	Супесчаная, лег- косуглинистая	Легко-, средне- суглинистая	Тяжелосугли- нистая	Легко-, средне- суглинистая
Мощность, см ^d :				
подстилки	1.2–1.8	1.2–1.7	0.8–0.9	0.8–1.1
гумусово-аккумулятивного горизонта	3.5–14.5	10.5–14.5	11.0	7.0–9.0
рН водный ^e :				
подстилки	5.2–5.4	5.0–5.5	5.5–5.9	5.5–5.9
гумусово-аккумулятивного горизонта	5.4–5.7	5.4–5.6	5.4–5.8	5.7–5.7
Содержание N _{легкогидролиз. соед.} мг/100 г ^e :				
в подстилке	19.9–24.8	11.9–13.3	29.1–32.2	31.9–55.3
в гумусово-аккумулятивном горизонте	5.3–6.9	3.3–4.4	5.2–6.0	5.8–8.1
Запас в слое 0–50 см, мг/м ² ^d :				
Cu	7.5	9.2	11.4	6.5
Pb	4.2	5.4	5.1	5.0
Cd	0.1	0.2	0.1	0.1
Zn	10.3	11.8	9.5	8.2
Общее обилие сапрофагов, экз./м ² ^f :	325–443	336–468	593–1298	598–1060
В том числе дождевых червей	190–278	120–265	178–248	178–275
энхитреид	0–50	5–98	85–563	160–483

Примечание. Приведены минимальные и максимальные значения параметров для участка по средним значениям на площадку. Источник информации: ^a – [21]; ^b – данные предоставлены О.В. Толкач; ^c – [9]; ^d – данные С.Ю. Кайгородовой, ^e – [3], ^f – [7].

шили при комнатной температуре в течение двух суток.

Пластины устанавливали строго вертикально в подстилку и гумусово-аккумулятивный горизонт (предварительно сделав надрез острым ножом) так, чтобы верхнее отверстие было на глубине 0.5 см от поверхности подстилки. Период экспозиции составлял 9–11 сут (только во второй тур 2012 г. – 14 сут). После извлечения пластины просматривали в лаборатории под бинокулярной лупой, оценивая степень перфорирования каждого отверстия (то есть степень потребления приманки беспозвоночными) по пятибалльной шкале: 0 – не тронута; 0.25 – съедено 25%; 0.5 – 50%; 0.75 – 75%; 1 – перфориро-

вано полностью. Общий объем работ составил 43.2 тыс. измерений.

Начиная с работы von Törne [44], степень перфорирования отверстий обычно оценивают по двухбалльной шкале (0 – приманка не тронута, 1 – приманка перфорирована). Использование пятибалльной шкалы существенно увеличивает точность оценки ТА и делает ее более устойчивой к погрешностям, связанными со случайным повреждением приманки. Кроме того, расширение диапазона шкалы позволяет оценить не столько долю перфорированных отверстий (как в оригинальной методике), в значительной степени характеризующую пространственное распределение беспозвоноч-

Таблица 2. Характеристика погодных условий во время проведения измерений. Приведены среднее \pm ошибка, учетная единица – сутки

Год	Тур	Даты проведения	Длительность экспозиции, сут	Среднесуточная температура воздуха, °С	Среднесуточная амплитуда температуры воздуха, °С	Сумма осадков, мм*
2011	1	01–10.08	10	16.1 \pm 0.9	8.6 \pm 0.7	61.3
	2	11–22.08	11	17.4 \pm 2.0	11.5 \pm 1.0	2.8
	3	26.08–05.09	10	16.2 \pm 1.3	10.1 \pm 0.9	39.2
2012	1	05–15.06	10	18.7 \pm 1.1	10.6 \pm 1.5	112.1
	2	27.09–12.10	14	7.8 \pm 0.9	7.2 \pm 1.0	8.7
2013	1	14–23.05	9	10.7 \pm 0.8	10.0 \pm 1.3	17.0
	2	10–20.06	10	17.6 \pm 1.3	11.8 \pm 1.0	31.1
	3	15–26.07	11	18.7 \pm 0.7	9.1 \pm 0.9	32.7
	4	14–23.08	9	19.5 \pm 0.6	11.8 \pm 0.9	17.3

* Сумма осадков за учетный тур и трое предыдущих суток.

ных, сколько собственно скорость утилизации приманки, поскольку балл пропорционален объему потребленного субстрата.

В дальнейшем ТА анализировали как суммарно по всей пластине (общая ТА), так и отдельно для двух горизонтов – подстилки и гумусово-аккумулятивного – на основе значений их мощности на конкретных пробных площадях. На загородных участках мощность подстилки составляла 1.2–1.8 см (то есть соответствовала трем–четырем верхним отверстиям), в городе – 0.8–1.1 см (двум отверстиям); нижележащие отверстия во всех случаях соответствовали гор. А1.

Для сопоставления ТА с численностью почвенных сапрофагов использовали данные учетов почвенной мезофауны, которые были выполнены нами на тех же площадях в июле 2011 г. (табл. 1) [7].

Температуру почвы измеряли в 2013 г. с использованием термохрон DS1921G F5 (Dallas Inc., США), помещенных внутрь подстилки (по одному на каждой пробной площади). Период экспонирования составил 135 сут (12.06–25.10), интервал измерений – каждые 2 ч, дискретность – 0.1°С. К сожалению, три датчика с участка У+Р+ были утрачены, что не позволило нам оценить влияние на температуру рекреации. На основе первичных данных по температуре рассчитаны: среднесуточная температура (12 отсчетов), средняя дневная температура с 08 до 22 ч (8 отсчетов), средняя ночная температура с 24 до 06 ч (4 отсчета), суточная амплитуда (разница между максимальным и минимальным значениями в течение суток), суточная изменчивость (среднеквадратическое отклонение в пределах суток, 12 отсчетов).

Влажность почвы измеряли в 2013 г. (в начале и в конце периода экспонирования приманочных пластин, строго в точках их размещения) с помо-

щью электронного полевого анализатора NH2 с датчиком ThetaProbe ML2 (Delta-T, Великобритания). Оценена объемная влажность слоя 0–5 см, в нашем случае включавшего и подстилку, и гор. А1.

Погодные условия (температура воздуха и сумма осадков) охарактеризованы по данным метеостанции Екатеринбург, размещенным на сайте www.rp5.ru (табл. 2).

Статистический анализ выполнен в пакетах Statistica 6.0 и R 2.11.0. Значимость влияния факторов и их взаимодействия оценены с помощью многофакторного дисперсионного анализа с коррекцией на неоднородность дисперсий по методу Хьюбера–Уайта (алгоритм hc3). Множественные сравнения выполнены по критерию Тьюки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Трофическая активность почвенных сапрофагов. В масштабе отдельной пластины выявлена очень высокая вариабельность ТА (рис. 1). Во все туры учета и на всех участках были отмечены пластины как с абсолютно нетронутыми приманками, так и полностью съеденными. Средние значения ТА на пробную площадь существенно различались между участками, турами и генетическими горизонтами (рис. 2).

Результаты трехфакторного дисперсионного анализа свидетельствуют о неодинаковом влиянии в разные годы на ТА урбанизации, рекреации и сезона. Так, в 2011 и 2013 гг. все 3 рассматриваемых фактора значимо влияли на общую ТА, но в 2012 г. влияние урбанизации было не значимым (табл. 3). Урбанизация отрицательно влияла на общую ТА в летний период, уменьшая ее в 1.5–1.8 раза (2011 г.), 1.9 раза (2012 г.) и 1.2–1.5 раза (2013 г.), но положительно – в осенний, увеличивая ее в 1.1 (2011 г.)

Таблица 3. Результаты трехфакторных дисперсионных анализов различий трофической активности между турами, грациями урбанизации и рекреации

Источник изменчивости	df	Общая ТА		ТА в гор. А1		ТА в подстилке	
		F	p	F	p	F	p
2011 г.							
Тур (Т)	2	100.7	<0.001	110.9	<0.001	40.2	<0.001
Рекреация (Р)	1	20.0	<0.001	21.2	<0.001	0.2	0.694
Урбанизация (У)	1	42.0	<0.001	40.2	<0.001	9.8	0.005
Т × Р	2	0.3	0.719	0.4	0.661	0.8	0.465
Т × У	2	25.1	<0.001	25.5	<0.001	21.6	<0.001
Р × У	1	21.7	<0.001	21.0	<0.001	5.0	0.034
Т × Р × У	2	0.1	0.942	0.1	0.880	2.9	0.076
2012 г.							
Тур (Т)	1	4.5	0.050	1.5	0.243	62.1	<0.001
Рекреация (Р)	1	21.0	<0.001	30.5	<0.001	1.5	0.245
Урбанизация (У)	1	2.1	0.165	2.2	0.155	52.8	<0.001
Т × Р	1	0.01	0.909	0.2	0.690	2.4	0.140
Т × У	1	20.0	<0.001	12.2	0.003	41.8	<0.001
Р × У	1	0.005	0.946	0.001	0.991	0.1	0.837
Т × Р × У	1	0.8	0.376	0.7	0.414	0.4	0.541
2013 г.							
Тур (Т)	3	4.4	0.011	3.3	0.033	0.2	0.888
Рекреация (Р)	1	58.3	<0.001	28.0	<0.001	47.6	<0.001
Урбанизация (У)	1	44.9	<0.001	25.0	<0.001	6.0	0.020
Т × Р	3	0.6	0.604	0.6	0.611	0.4	0.784
Т × У	3	1.5	0.244	1.4	0.262	0.8	0.483
Р × У	1	2.0	0.163	1.7	0.196	0.2	0.690
Т × Р × У	3	0.1	0.982	0.2	0.923	0.5	0.670

Примечание. *F* – критерий Фишера, *p* – достигнутый уровень значимости, *df* – число степеней свободы для фактора. Учетная единица – пробная площадь.

и в 1.5 раза (2012 г.) (рис. 2). Влияние рекреации на общую ТА во всех случаях было отрицательным: на участках с рекреацией ТА была меньше в 1.1–1.2 (2011 г.), 1.3–1.5 (2012 г.) и 1.2–1.5 раза (2013 г.) (рис. 2).

Поскольку городские и загородные участки различаются по мощности лесной подстилки (табл. 1), в дисперсионный анализ дополнительно включили фактор “генетический горизонт”. Оказалось, что взаимодействие факторов “урбанизация × генетический горизонт” во всех случаях значимо: $F(1; 48) = 12.8; p < 0.001$ (2011 г.); $F(1; 32) = 9.6; p < 0.001$ (2012 г.); $F(1; 64) = 26.8; p < 0.010$ (2013 г.). Это подтвердило необходимость раздельного рассмотрения ТА в разных горизонтах.

Влияние урбанизации на ТА в подстилке в зависимости от года и тура исследования было как положительным (ТА больше в 1.1–2.1 раза), так и отрицательным (ТА меньше до 1.4 раза). Влияние

урбанизации на ТА в гумусово-аккумулятивном горизонте в зависимости от тура и года также было либо положительным (в 1.1–1.4 раза), либо отрицательным (в 1.2–2.2 раза) (рис. 2). Необходимо отметить, что направленность действия урбанизации на ТА в один и тот же тур не всегда совпадала по генетическим горизонтам.

Рекреация, как правило, приводила к уменьшению ТА в 1.1–1.3 раза (подстилка) и в 1.2–1.7 раза (гор. А1), но в осенние периоды 2011 г. и 2012 г. ТА в подстилке как на рекреированных, так и на не рекреированных участках была одинаковой.

Относительный вклад рассматриваемых факторов в изменчивость ТА удобно представить с помощью разложения дисперсии на компоненты (рис. 3). Вклады факторов различаются как по годам, так и по генетическим горизонтам. Так, вклад сезонной составляющей в изменчивость ТА в лесной подстилке изменяется от 0.1% (2013 г.) до 54.4%

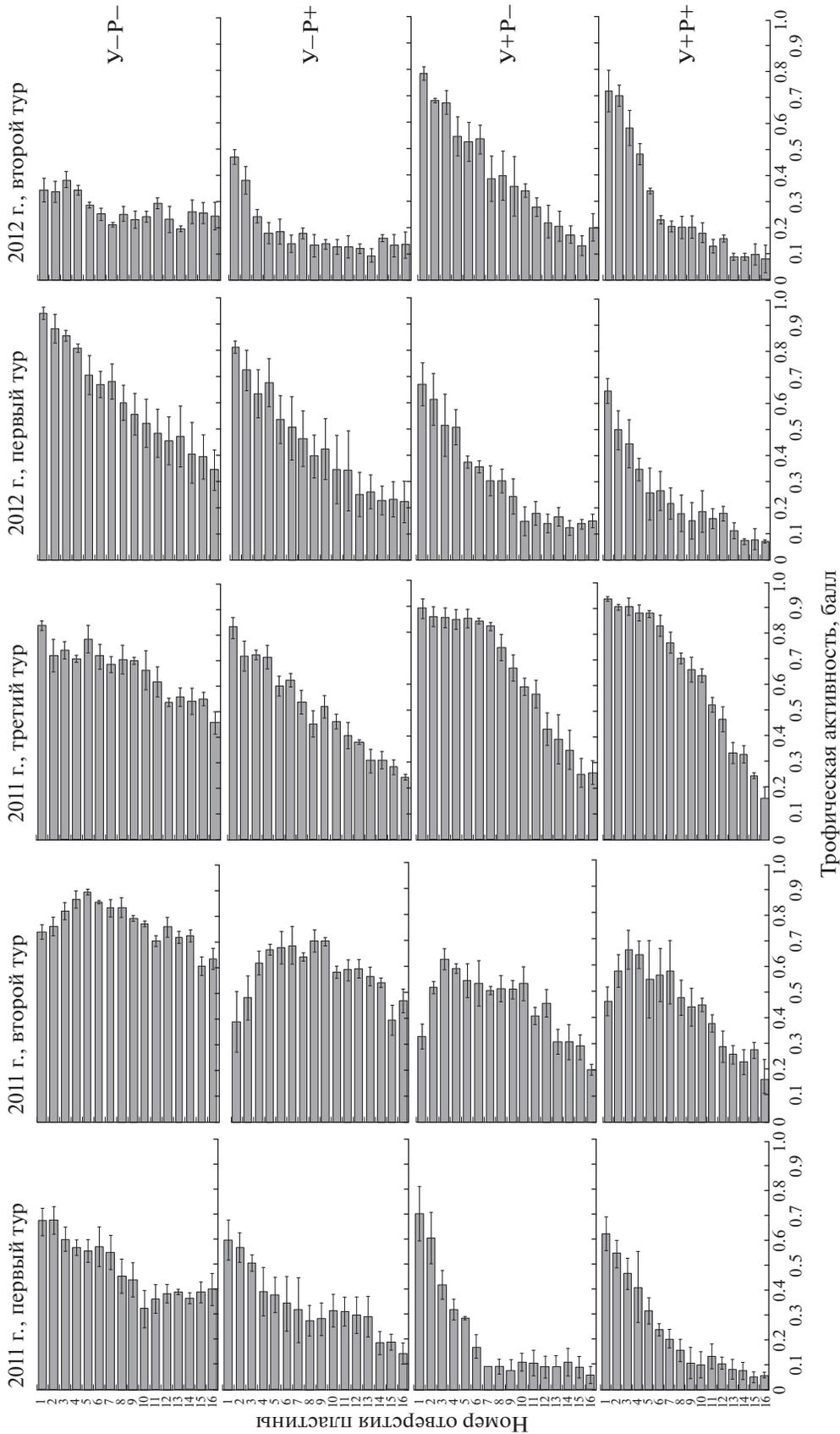


Рис. 1. Вертикальное распределение ТА почвенных сапрофитов по годам, участкам и турам учета. Горизонтальные линии – ошибка среднего ($n = 3$). Учетная единица – пробная площадь.

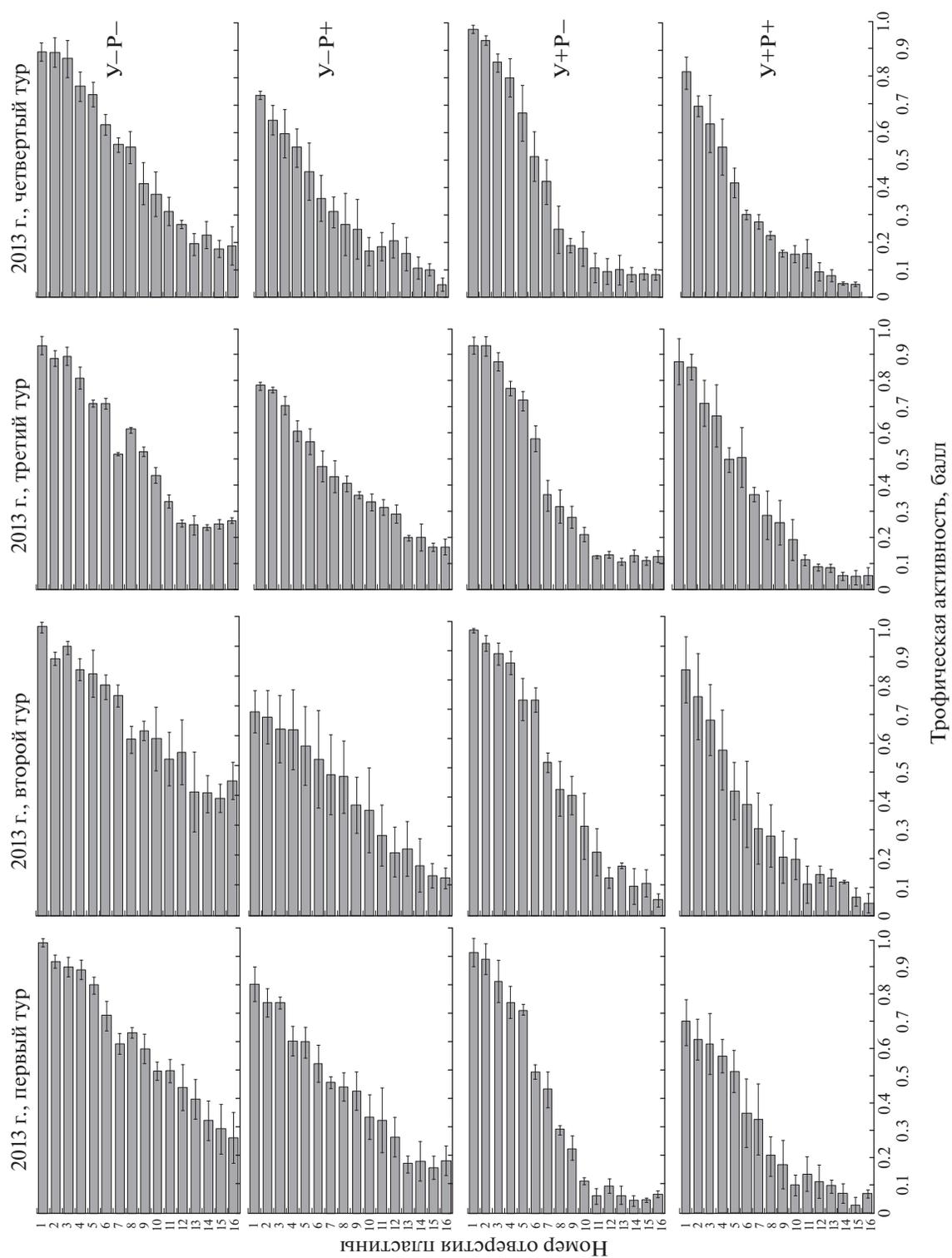


Рис. 1. (Окончание).

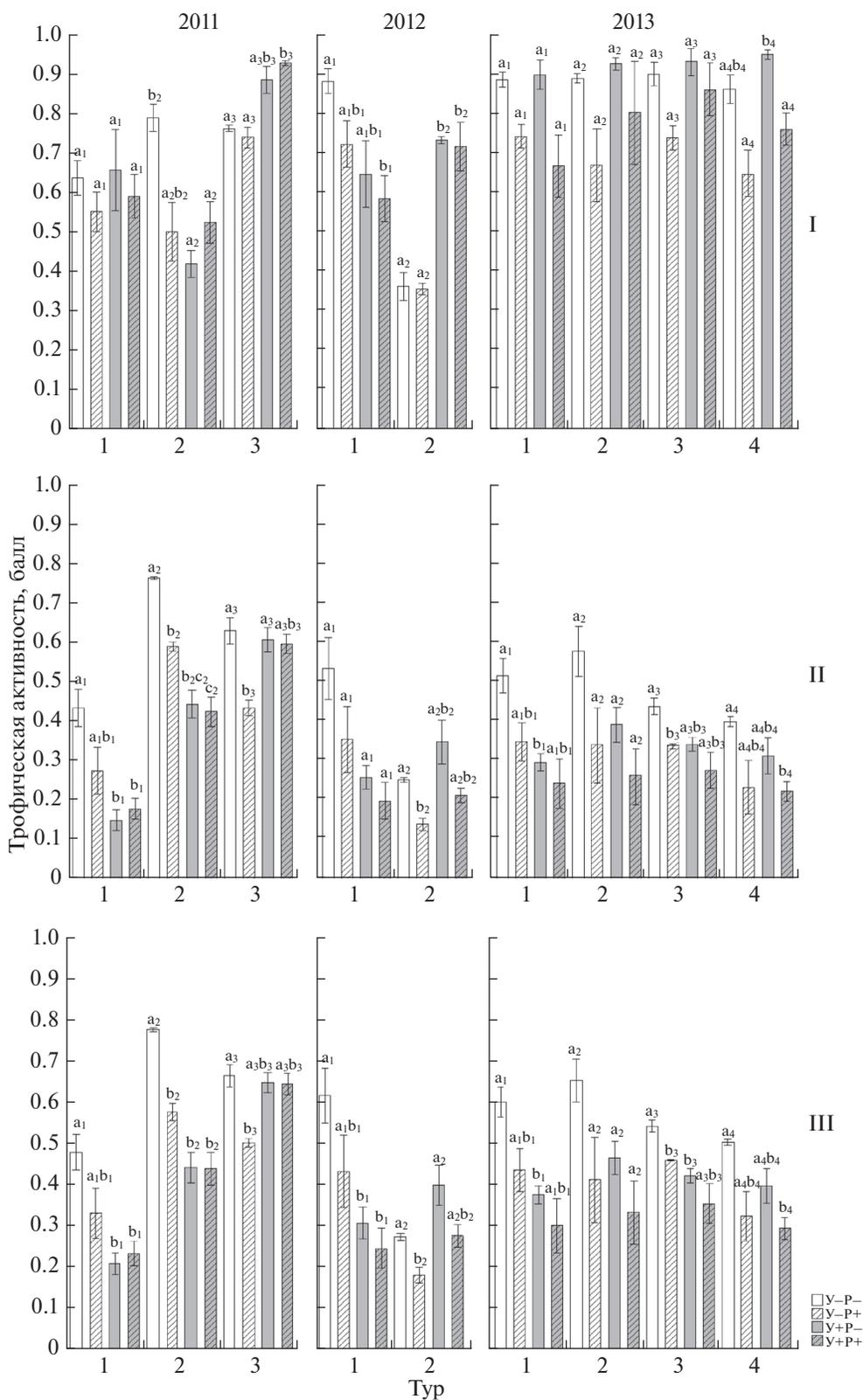


Рис. 2. ТА почвенных сапрофитов в подстилке (I), в гумусово-аккумулятивном горизонте (II) и общая (III) на участках, контрастно различающихся уровнем урбанизации и рекреации. Вертикальная планка – ошибка среднего ($n = 3$). Средние значения, значительно различающиеся между собой в пределах тура (тест Тьюки, $p < 0.05$), помечены разными буквами (нижний индекс – номер тура). Учетная единица – пробная площадь.

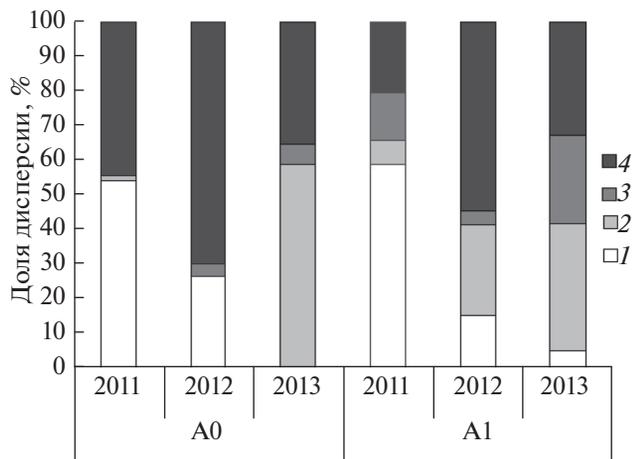


Рис. 3. Компоненты дисперсии ТА почвенных сапрофагов в разные годы в гор. А0 и А1, обусловленные различиями между: 1 – учетными турами, 2 – грациями рекреации, 3 – грациями урбанизации, 4 – остаточная дисперсия. Учетная единица – пробная площадь.

(2011 г.), в гумусово-аккумулятивном горизонте – от 5.2% (2013 г.) до 59.2% (2011 г.). Вклады рекреации и урбанизации также сильно варьируют между годами: в подстилке – 0–59.0 и 0–5.8% соответ-

ственно, в гумусово-аккумулятивном горизонте – 6.6–36.7 и 4.3–25.3% соответственно (рис. 4).

Обилие почвенных сапрофагов. По данным учетов [7] общее обилие беспозвоночных было в 1.1–2.7 раза больше в городе по сравнению с загородными участками, а сапрофагов (составляющих около 50% от общего обилия беспозвоночных) – в 1.3–4.0 раза. Во всех случаях это связано с большей численностью энхитреид, для которых благоприятны более влажные и богатые азотом почвы в городе (табл. 1). Обилие дождевых червей на исследуемых участках не различалось, но в городе наблюдалось их перераспределение из лесной подстилки в нижележащие горизонты, что связано с уменьшением мощности подстилки. Установлено значительно более сильное влияние на обилие почвенных сапрофагов урбанизации по сравнению с рекреацией [7]. Сходные результаты были получены и при проведении на этих же участках учетов герпетобионтных беспозвоночных [8].

Температура почвы. Влияние урбанизации на среднесуточную и среднюю дневную температуру статистически не значимо ($F(1;12) = 0.4–0.6, p = 0.45–0.52$). В то же время средняя ночная температура в городе была выше, чем за городом, тогда как суточная амплитуда температуры и

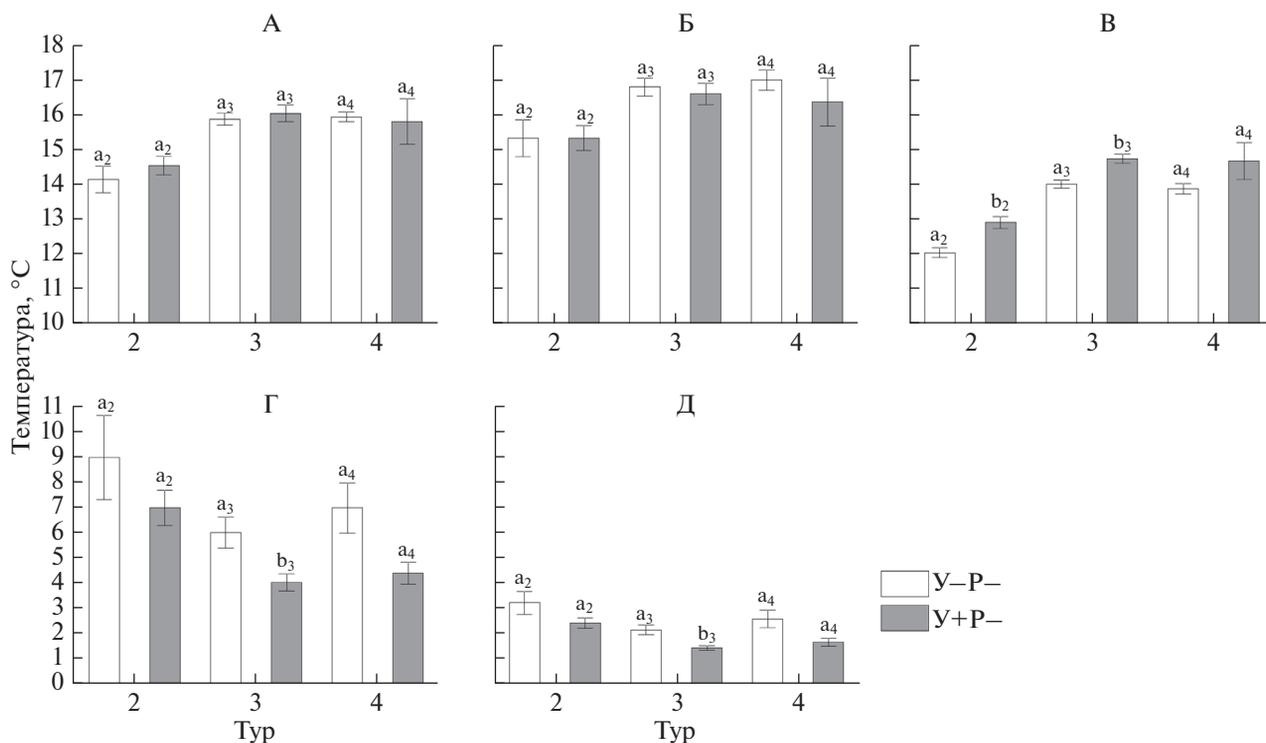


Рис. 4. Изменение среднесуточной температуры (А); средней дневной температуры (Б); средней ночной температуры (В); суточной температурной амплитуды (Г) и изменчивости суточного хода температуры (Д) на городских и загородных участках по учетным турам в 2013 г. Планки погрешности – ошибка среднего ($n = 3$). Значения, значительно различающиеся между собой в пределах тура (непараметрический критерий Манна–Уитни, $p < 0.05$), помечены разными буквами (нижний индекс - номер тура). Учетная единица – пробная площадь.

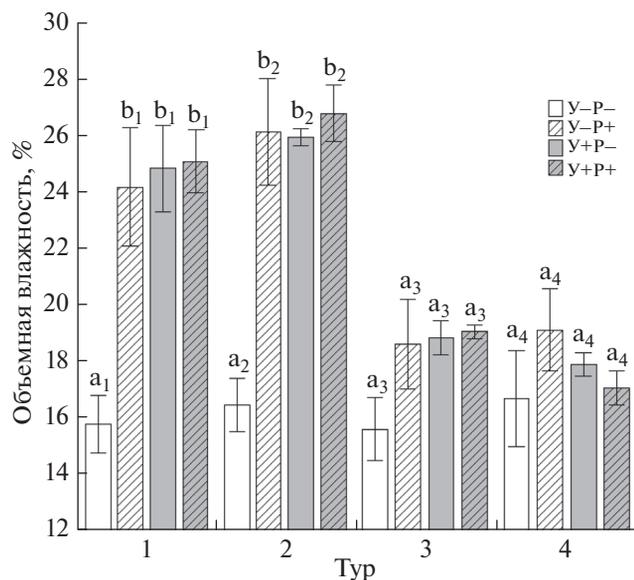


Рис. 5. Объемная влажность верхнего (0–5 см) слоя почвы на городских и загородных участках. Планки погрешности – ошибка среднего ($n = 3$). Значения, значимо различающиеся между собой в пределах тура (тест Тьюки, $p < 0.05$), помечены разными буквами (нижний индекс – номера тура). Учетная единица – пробная площадь.

изменчивость суточного хода температуры – ниже (рис. 4) (все различия статистически значимы, $F(1; 12) = 8.6–14.8$; $p < 0.01$). Влияние тура учета на каждый из рассмотренных параметров значимо ($p < 0.05$).

Влажность почвы. Различия между исследуемыми участками по объемной влажности фактически определяются только одним из них – наиболее сухим участком вблизи оз. Глухое (Y–P–) (рис. 5). Варьирование объемной влажности на данном участке между турами невелико (15.6–16.7%), тогда как в других местах влажность почвы в первой половине лета существенно больше (в 1.3–1.4 раза), чем во второй. Поскольку объемную влажность оценивали суммарно для подстилки и гумусово-аккумулятивного горизонта, то, возможно, поэтому участок вблизи оз. Глухое, с несколько более мощной подстилкой, оказался суше по сравнению с другими.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сравнение полученных значений ТА почвенных сапрофагов с данными других авторов затруднено различиями в методике (разная длительность экспозиции, состав приманки, шкала для оценки перфорирования и т.п.). Тем не менее, полученные значения ТА на загородном участке с отсутствием рекреации (0.26–0.78), несмотря на разные шкалы измерения, оказались

сходными с величинами, приводимыми другими авторами. Так, в грабово-ивовых лесах Тульской обл. ТА составляла 0.61 [5], в ельниках Калужской обл. – 0.65 [29], в сосновых культурах Сибири – 0.67 [2]. Выявленная тенденция уменьшения ТА с глубиной достаточно типична и неоднократно была отмечена ранее [4, 29, 39, 42].

Значения ТА на городских участках (0.18–0.69) оказались больше величин, отмеченных на урбанизированных территориях другими авторами. Так, в сильно трансформированных городских почвах северо-западной Англии ТА составляла всего 0.01–0.12 за 7 суток экспозиции [32]. Значения ТА на рекреационных участках (0.16–0.67) также больше по сравнению с данными, полученными при сильных антропогенных нарушениях почвенного покрова (0.10–0.32) [1].

На основании полученных результатов мы вынуждены отвергнуть все 3 проверяемые гипотезы. Оказалось, что влияние урбанизации и рекреации на ТА может быть, во-первых, разнонаправленным, во-вторых, далеко не всегда отрицательным и, в-третьих, варьирует между годами, сезонами и горизонтами. Такая картина свидетельствует об отсутствии какого-либо одного сильнодействующего фактора, что требует специального обсуждения.

Разные экологические факторы, входящие в комплексное воздействие урбанизации, могут разнонаправлено влиять на обилие почвенных сапрофагов и их ТА. К положительным эффектам урбанизации можно отнести следующие. Во-первых, большее содержание азота в городских почвах – основного элемента, лимитирующего развитие дождевых червей. Хорошо известно, что при содержании червей в богатом азотом субстрате темпы их индивидуального роста и плодовитость резко увеличиваются [19]. Во-вторых, тепловое загрязнение в условиях города приводит к удлинению периода, когда почва прогревается выше 10°C – температуры, при которой ТА сапрофагов значительно увеличивается [28]. Кроме того, в городе в конце вегетационного сезона пик поступления органического вещества в почву наступает позже [11], что, в свою очередь, отражается на динамике численности сапрофагов и, как следствие, на их ТА [12, 18]. В-третьих, сглаженные колебания температуры в пределах суток, отмеченные в городских условиях, также способствуют увеличению ТА [43].

В противоположность ожидаемому оказалось, что на городских и загородных участках содержание тяжелых металлов в почве было сходным (табл. 1), что противоречит официальным материалам о сильном загрязнении металлами почвенного покрова Екатеринбургa [6]. Скорее всего, это связано с тем, что официальные данные касаются центральных районов города и почв открытых участков (газоны), а наши – периферий-

ных городских лесов. Сходство содержания металлов между участками дает основание полагать, что отрицательное влияние урбанизации на ТА связано не столько с токсическим воздействием поллютантов на почвенную биоту, сколько с другими факторами. Прежде всего, лесная подстилка в городских лесах очень тонкая, из-за чего она не способна обеспечивать сохранение оптимальных для беспозвоночных микроклиматических условий [13, 42]. Почвы на городских участках, скорее всего в силу естественных причин, несколько более плотные (табл. 1), что может ограничивать вертикальные перемещения почвенных беспозвоночных и их трофическую деятельность [29, 42].

Влияние рекреации на почву сводится, в основном, к вытаптыванию и загрязнению верхнего слоя почвы большим количеством бытового мусора (пластик, стекло, металл), что ведет к ограничению пространства для жизнедеятельности почвенных беспозвоночных [29]. Кроме того, такая захламленность почвы повышает ее водопроницаемость и уменьшает водоудерживающую способность, что нарушает нормальный водный режим и, как следствие, угнетает жизнедеятельность почвенной биоты [15]. Действие рекреации неодинаково: оно более слабое в городе и более сильное — за городом, что отражает соотношение участков по уровню рекреационной нагрузки. В наибольшей степени отрицательному влиянию рекреации ТА подвержена в гумусово-аккумулятивном горизонте, вне зависимости от сезона, тогда как негативное действие в подстилке прослеживается только в летний период, когда активность рекреантов максимальна.

Роль сезонной составляющей в объяснении варьирования ТА различалась между годами (рис. 4). Более весомой она была в 2011 и 2012 гг., что связано с широким диапазоном количества осадков в пределах вегетационного сезона, а в 2012 г. — также и с широким диапазоном среднесуточной температуры (табл. 2). В 2013 г. диапазон изменчивости как температуры, так и суммы осадков (табл. 2; рис. 3, 5) был более узок, соответственно, сезонная изменчивость ТА была выражена очень слабо.

Исходя из результатов наших учетов почвенной мезофауны [7], на городских участках, отличающихся от загородных большей численностью сапрофагов (в первую очередь энхитреид), следовало бы ожидать и более высоких значений ТА. Прямая связь между ТА и обилием почвенных сапрофагов закономерна [27, 45], хотя далеко не всегда выявляется [29, 39], как и в нашем случае.

Отсутствие однонаправленного влияния урбанизации на обилие сапрофагов и на их ТА может быть обусловлено рядом причин. Во-первых, вертикальным перераспределением беспозвоночных городских участков из тонкой подстилки в нижележащие почвенные горизонты. Во-вторых, воз-

можными различиями пищевых предпочтений и рациона сапрофагов на разных участках. Используемая приманка (смесь крапивы и целлюлозы) может быть менее привлекательна для беспозвоночных городских участков, где в составе растительного покрова крапива встречается значительно чаще, чем за городом. Наконец, не исключено возможное активное участие в утилизации приманки на загородных участках, помимо червей, других педобионтов, в частности микроартропод, которых не учитывали при ручной разборке почвенных монолитов.

Необходимо отметить, что использованный в работе метод приманочных пластин имеет определенные ограничения. Основное из них заключается в том, что он не позволяет оценить скорость потребления приманки при приближении к верхнему пределу шкалы (ТА не может быть больше единицы). Выбранная нами продолжительность экспозиции чаще всего была адекватна скоростям потребления приманки, но в ряде случаев разница между высокими и низкими значениями ТА могла быть занижена.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проверяемые гипотезы о негативном и однонаправленном влиянии урбанизации и рекреации на ТА почвенных сапрофагов, а также об их одинаковом проявлении в разные годы и сезоны и в разных горизонтах не подтвердились. Влияние урбанизации на ТА может быть как отрицательным, так и положительным, тогда как рекреационная нагрузка в большинстве случаев уменьшает ТА. Действие рассматриваемых факторов различается между годами, сезонами и почвенными горизонтами.

Комплексный по своей природе фактор урбанизации включает элементы не только негативного воздействия на почвенную биоту, но и благоприятного — повышенное содержание азота в почве, сглаженные колебания температуры в пределах суток, удлинение периода биологической активности. Отрицательное действие урбанизации на ТА сапрофагов не связано непосредственно с токсическим загрязнением почвы, а обусловлено трансформацией верхних почвенных горизонтов. Малоэффективно поддерживать оптимальный микроклиматический режим, а более тяжелый гранулометрический состав ограничивает перемещения беспозвоночных.

Уменьшение ТА на участках с сильной рекреационной нагрузкой связано с уплотнением почвы и разрушением подстилки под влиянием вытаптывания, загрязнением участков слабо разлагающимися бытовыми отходами, что ограничивает жизненное пространство почвенных беспозво-

ночных и нарушает водный режим местообитаний.

Благодарность. Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований УрО РАН (проекты 12-И-4-2057 и 15-12-4-32). Авторы благодарны В.С. Микрюкову за помощь в статистической обработке данных, С.Ю. Кайгородовой и О.В. Толкач за предоставление данных для характеристики участков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антонов Г.И. Влияние несплошных рубок на биологическую активность почв в сосняках Красноярской лесостепи (на примере Погорельского бора). Автореф. дис. ... канд. биол. н. Красноярск, 2012. 18 с.
2. Безкорвайнова И.Н., Егунова М.Н. Оценка трофической активности микроартпод в лесных культурах с помощью Bait-lamina test // Вестник КрасГАУ. 2013. № 10. С. 46–50.
3. Веселкин Д.В., Кайгородова С.Ю. Связь между агрохимическими свойствами почв урбанизированных лесов и строением эктомикориз сосны обыкновенной // Агрохимия. 2013. № 11. С. 54–62.
4. Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Гребенников М.Е., Голованова Е.В., Кузнецов А.В., Пищулин П.Г. Реакция почвенной мезофауны на выбросы Среднеуральского медеплавильного комбината // Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель. Екатеринбург, 2007. С. 128–147.
5. Гонгальский К.Б., Филимонова Ж.В., Покаржевский А.Д., Бутовский Р.О. Различия реакций герпетобионтов и геобионтов на воздействие Косогорского металлургического комбината (Тулльская область) // Экология. 2007. № 1. С. 55–60.
6. Государственный доклад “О состоянии и об охране окружающей среды Свердловской области в 2012 г.”. Екатеринбург, 2013. 308 с.
7. Ермаков А.И., Воробейчик Е.Л. Почвенная мезофауна лесных экосистем в условиях крупного промышленного города // Евразият. энтомол. журн. 2013. Т. 12. № 6. С. 519–528.
8. Золотарев М.П., Бельская Е.А. Население беспозвоночных-герпетобионтов в крупном промышленном городе: разделение эффектов рекреации и урбанизации // Сиб. экол. журн. 2015. № 1. С. 102–111.
9. Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н., Шавнин С.А. Изменение структуры напочвенного покрова сосновых лесов в условиях крупного промышленного города // Изв. Оренбургского гос. аграрн. ун-та. 2012. Т. 5. № 37-1. С. 218–221.
10. Кузнецова Л.В., Криволицкий Д.А. Беспозвоночные животные как биоиндикатор состояния окружающей среды в Москве // Биоиндикация состояния окружающей среды Москвы и Подмосковья. М., 1982. С. 54–57.
11. Куклина Т.Э., Данченко А.М. Осеннее развитие *Betula pendula* Roth. и *Betula pubescens* Ehrh. в озеленении г. Томска и пригороде // Вестник ТГУ. 2009. № 322. С. 239–242.
12. Нагуманова Н.Г. Влияние гидротермических условий почвы на комплексы беспозвоночных Бузулукского бора // Вестник ОГУ. 2006. № 4. С. 79–80.
13. Почвенные беспозвоночные рекреационных ельников Подмосковья. М.: Наука, 1989. 233 с.
14. Рахлеева А.А. Почвенная мезофауна лесопарковых территорий города Москвы // Город. Лес. Отдых. Рекреационное использование лесов на урбанизированных территориях. М., 2009. С. 129–131.
15. Ручин А.Б., Мещеряков В.В., Спиридонов С.Н. Урбоэкология для биологов. М.: Колос, 2009. 195 с.
16. Савин Ф.А., Покаржевский А.Д., Гонгальский К.Б. Распределение крупных почвенных беспозвоночных и его связь с некоторыми почвенными параметрами // Почвоведение. 2007. № 1. С. 74–79.
17. Сморгалов И.А., Воробейчик Е.Л. Влияние условий крупного промышленного города на почвенное дыхание лесных экосистем // Почвоведение. 2015. № 1. С. 118–126. doi 10.7868/s0032180x15010141
18. Соколова Т.Л. Биоиндикационная роль люмбрицид при оценке почв города Костромы и Костромского Заволжья. Автореф. дис. ... канд. биол. н. Нижний Новгород, 2011. 19 с.
19. Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 242 с.
20. Стурман В.И. Природные и техногенные факторы загрязнения атмосферного воздуха российских городов // Вестник Удмуртского ун-та. Биология. Науки о земле. 2008. № 2. С. 15–29.
21. Шавнин С.А., Галако В.А., Менщиков С.Л., Власенко В.Э., Марущак В.Н. Лесоводственно-таксационная оценка экологического состояния лесов в условиях рекреации и техногенного загрязнения // Изв. Оренбургского гос. аграрн. ун-та. 2010. Т. 27. № 3. С. 37–41.
22. André A., Antunes S.C., Gonçalves F., Pereira R. Bait-lamina assay as a tool to assess the effects of metal contamination in the feeding activity of soil invertebrates within a uranium mine area // Environ. Pollut. 2009. V. 157. № 8–9. P. 2368–2377. doi 10.1016/j.envpol.2009.03.023
23. Filzek P.D.B., Spurgeon D.J., Broll G., Svendsen C., Harnkard P.K., Parekh N., Stubberud E.H., Weeks J.M. Metal effect on soil invertebrate feeding: measurements using the bait lamina method // Ecotoxicology. 2004. V. 13. № 8. P. 807–816. doi 10.1007/s10646-003-4478-0
24. Förster B., van Gestel C.A.M., Koolhaas J.E., Nentwig G., Rodrigues J.M.L., Sousa J.P., Jones S.E., Knacker T. Ring-testing and field-validation of a terrestrial model ecosystem (TME) – an instrument for testing potentially harmful substances: effects of carbendazim on organic matter breakdown and soil fauna feeding activity // Ecotoxicology. 2004. V. 13. № 1–2. P. 129–141. doi 10.1023/B:ECTX.0000012410.99020.97
25. Förster B., Garcia M., Höfer H., Morgan E., Römbke J. Tropical terrestrial model ecosystems for evaluation of soil fauna and leaf litter quality effects on litter consumption, soil microbial biomass and plant growth // Pesq. agropec. Bras. 2009. V. 44. № 8. P. 1063–1071. doi 10.1590/s0100-204x2009000800040
26. Geissen V., Brummer G.W. Decomposition rates and feeding activities of soil fauna in deciduous forest soils

- in relation to soil chemical parameters following liming and fertilization // *Biol. Fert. Soils*. 1999. V. 29. № 4. P. 335–342. doi 10.1007/s003740050562
27. *Gestel C.A.M., Kruidenier M., Berg M.P.* Suitability of wheat straw decomposition, cotton strip degradation and bait-lamina feeding tests to determine soil invertebrate activity // *Biol. Fert. Soils*. 2003. V. 37. P. 115–123. doi 10.1007/s00374-002-0575-0
28. *Gongalsky K.B., Persson T., Pokarzheuskii A.D.* Effects of soil temperature and moisture on the feeding activity of soil animals as determined by the bait-lamina-test // *Appl. Soil Ecol.* 2008. V. 39. № 1. P. 84–90. doi 10.1016/j.apsoil.2007.11.007
29. *Gongalsky K.B., Pokarzhevskii A.D., Filimonova Z.V., Savin F.A.* Stratification and dynamics of bait-lamina perforation in three forest soils along a north–south gradient in Russia // *Appl. Soil Ecol.* 2004. V. 25. № 2. P. 111–122. doi 10.1016/j.apsoil.2003.09.001
30. *Greenslade P., Bell L., Florentine S.* Auditing revegetated catchments by measuring decomposition rates in soil and development of collembolan species assemblages in southern Australia // *Soil Organisms*. 2011. V. 83. № 3. P. 433–450.
31. *Hamel C., Schellenberg M.P., Hanson K., Wang H.* Evaluation of the “bait-lamina test” to assess soil microfauna feeding activity in mixed grassland // *Appl. Soil Ecol.* 2007. V. 36. № 2–3. P. 199–204. doi 10.1016/j.apsoil.2007.02.004
32. *Hartley W., Uffindell L., Plumb A., Putwain P., Dickinson N.M.* Assessing biological indicators for remediated anthropogenic urban soils // *Total Environ.* 2008. V. 405. № 1–3. P. 358–369. doi 10.1016/j.scitotenv.2008.06.004
33. *Heisler C., Brunotte J.* Beurteilung der Bodenbearbeitung mit Pflug und der konservierenden Bodenbearbeitung hinsichtlich der biologische Aktivität mittels der köderstreifen-tests nach von Törne sowie der populationsdichten von Collembolen und Raubmilben // *Landbauforsch Völkenrode*. 1998. V. 2. P. 78–85.
34. *Helling B., Pfeiff G., Larink O.* A comparison of feeding activity of collembolan and enchytraeid in laboratory studies using the bait-lamina test // *Appl. Soil Ecol.* 1998. V. 7. № 3. P. 207–212. doi 10.1016/s0929-1393(97)00065-6
35. *Hendriksen N.B.* Leaf litter selection by detritivore and geophagous earthworms // *Biol. Fert. Soils*. 1990. V. 10. № 1. P. 17–21. doi 10.1007/BF00336119
36. *Kratz W.* The bait-lamina test // *Environ. Sci. Pollut. Res.* 1998. V. 5. № 2. P. 94–96. doi 10.1007/bf02986394
37. *Larink O.* Bait lamina as a tool for testing feeding activity of animals in contaminated soils // *Ecotoxicology of Soil Organisms* / Eds. Donker M.H., Eijsackers H., Heimbach F. Lewis Publishers, 1993. P. 339–345.
38. *La Rade S.E., Bork E., Willms W.* Assessment of soil biological activity in northern Aspen Parkland native and seeded Pasture using bait lamina // *Agricult. Sci.* 2012. V. 4. № 5. P. 83–90. doi 10.5539/jas.v4n5p83
39. *Römbke J., Höfer H., Garcia M., Martius C.* Feeding activities of soil organisms at four different forest sites in Central Amazonia using the bait lamina method // *Trop. Ecology*. 2006. V. 22. № 3. P. 313–320. doi 10.1017/s0266467406003166
40. *Santorufu L., Van Gestel C.A.M., Rocco A., Maisto G.* Soil invertebrates as bioindicators of urban soil quality // *Environ. Pollut.* 2012. V. 161. P. 57–63. doi 10.1016/j.envpol.2011.09.042
41. *Sayer E.J.* Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems // *Biol. Rev.* 2006. V. 81. № 1. P. 1–31. doi 10.1017/s1464793105006846
42. *Simpson J.E., Slade E., Riutta T., Taylor M.E.* Factors affecting soil fauna Feeding activity in a fragmented lowland temperate deciduous woodland // *PLoS One*. 2012. V. 7. № 1. P. e29616. doi 10.1371/journal.pone.0029616
43. *Uvarov A.V., Tiunov A.V., Scheu S.* Effects of seasonal and diurnal temperature fluctuations on population dynamics of two epigeic earthworm species in forest soil // *Soil Biol. Biochem.* 2011. V. 43. P. 559–570. doi 10.1016/j.soilbio.2010.11.023
44. *Von Törne E.* Assessing feeding activities of soil-living animals. I. Bait-lamina-tests // *Pedobiologia*. 1990. V. 34. № 2. P. 89–101.
45. *Widyastuti R.* Feeding rate of soil animals in different ecosystems in Pati, Indonesia // *HAYATI J. Biosciences*. 2006. V. 13. № 3. P. 119–123.