

УДК 631.468:[504.5:669.2/.8]

НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ ВОССТАНОВЛЕНИЯ СООБЩЕСТВ ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ ПОСЛЕ СОКРАЩЕНИЯ ВЫБРОСОВ МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА

© 2019 г. Е. Л. Воробейчик^{а, *}, А. И. Ермаков^а, М. Е. Гребенников^а

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*e-mail: 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. Екатеринбург), 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, оribатиды 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^{Δ}) [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^{Δ} : 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/м²) 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	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	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	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	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	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	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	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	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	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	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	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	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	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	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	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	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	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	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	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	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	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	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	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	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
Elatерidae (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 пулларий; 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

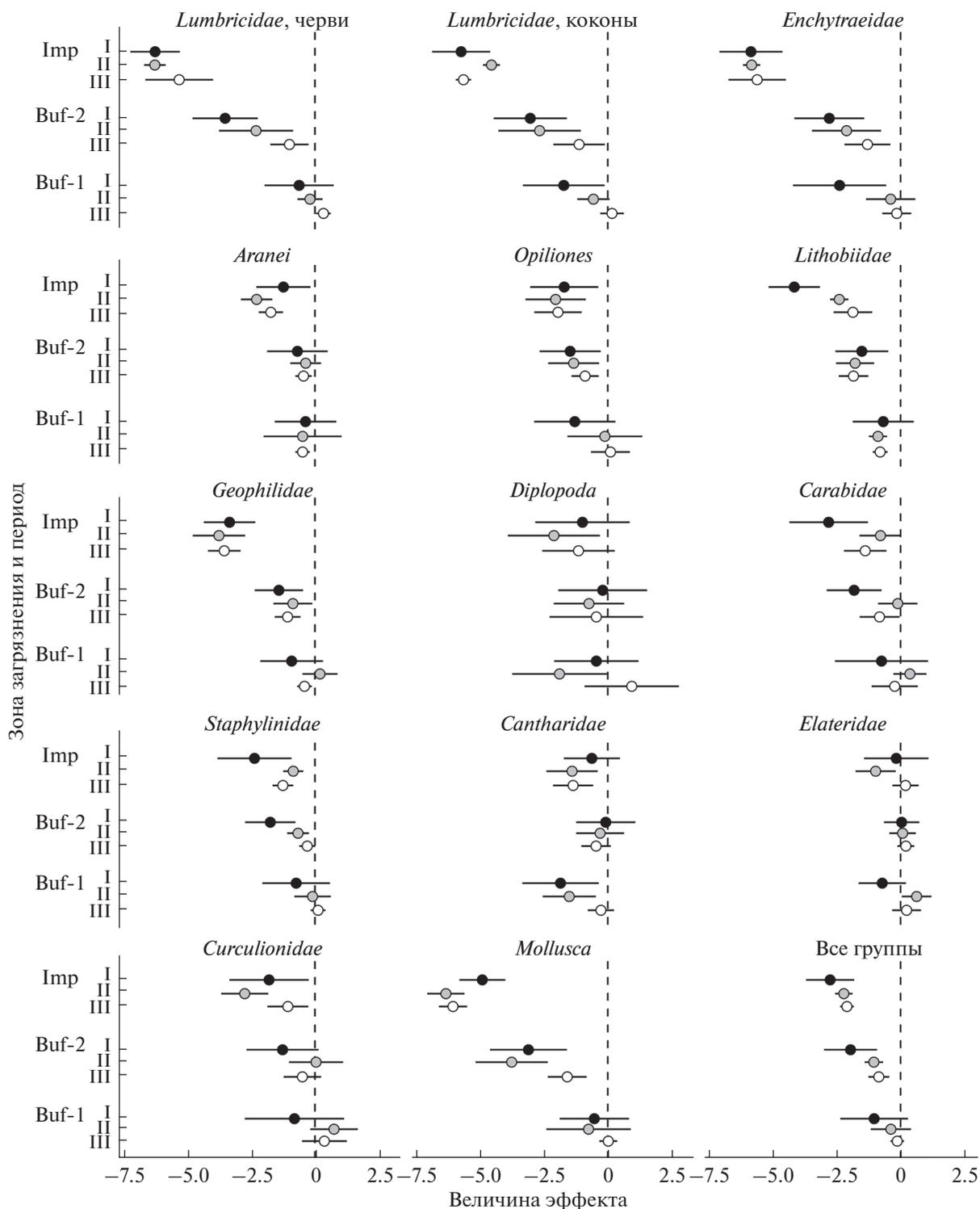


Рис. 1. Величины эффекта (и 95%-ный доверительный интервал) в импактной (Imp), буферной-1 (Buf-1) и буферной-2 (Buf-2) зонах загрязнения по отношению к фоновой территории. Периоды: I – черный маркер, II – серый, III – белый. Стадии развития беспозвоночных указаны в табл. 2.

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

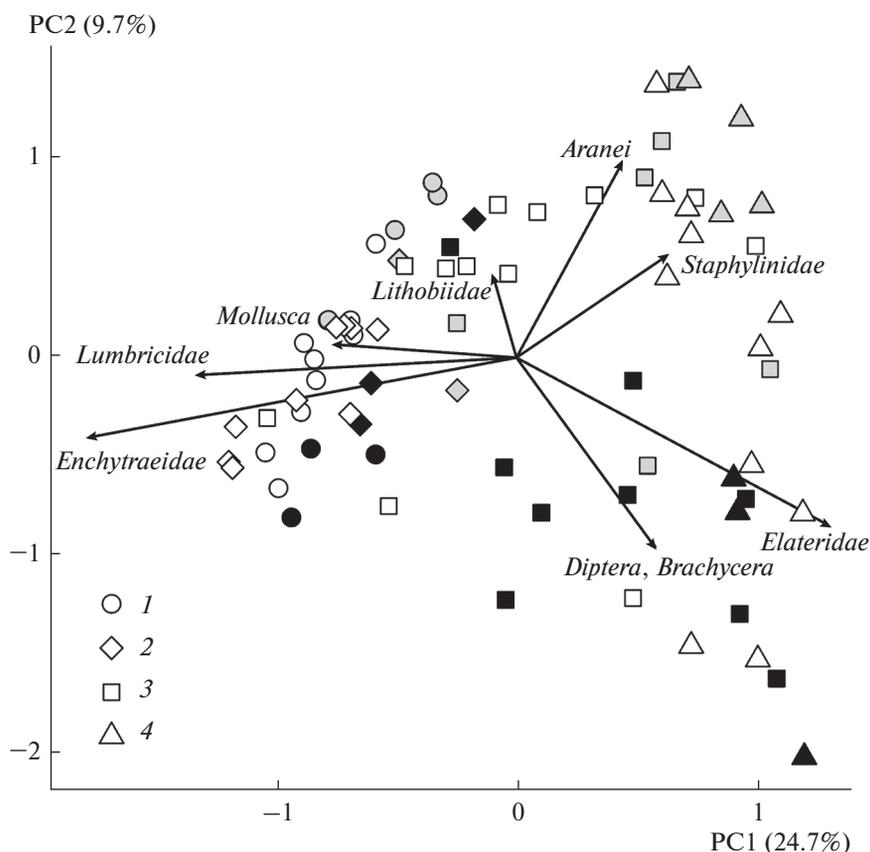


Рис. 2. Ординация пробных площадей в пространстве первой (PC1) и второй (PC2) главных координат (в скобках приведена доля объясняемой дисперсии, %). Зоны загрязнения: 1 – фоновая, 2 – буферная-1, 3 – буферная-2, 4 – импактная. Периоды: I – черный маркер, II – серый, III – белый. Стадии развития беспозвоночных 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^{Δ} (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 геологических 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 CO₂ 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., Zbytniewski 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.