ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ТОКСИКОЛОГИЯ

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
УРАЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМ. А. М. ГОРЬКОГО
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ УрО РАН

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ТОКСИКОЛОГИЯ

Учебное пособие

Екатеринбург
Издательство Уральского университета
2001

УДК 504. 054 (075.8)
ББК 28. 081я 73–1
Э 40

Печатается по решению
редакционно-издательского совета
Уральского государственного
университета им. А. М. Горького

Материалы для публикации подготовлены
в рамках Федеральной целевой программы «Интеграция»

Авторы: докт. биол. наук *В. С. Безель* (введение и заключение); канд. биол. наук *Е. А. Бельский* (гл. 6); канд. биол. наук *Д. В. Веселкин* (гл. 4); канд. биол. наук *Е. Л. Воробейчик* (гл. 5); канд. биол. наук *С. Ю. Кайгородова* (гл. 1); канд. биол. наук *И. Н. Михайлова* (гл. 3); канд. биол. наук *С. В. Мухачева* (гл. 7); канд. биол. наук *Е. В. Хантемирова* (гл. 2)

Под общ. ред. проф. *В. С. Безеля*

Рецензенты: кафедра ботаники и методики преподавания биологии Урал. гос. пед. ун-та; докт. биол. наук гл. науч. сотр. Ботанического сада УрО РАН *А. К. Махнев*

Экологическая токсикология: Учеб. пособие / Под общ. ред.
Э 40 проф. В. С. Безеля. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2001. 136 с.
ISBN 5–7996–0105–4

ББК 28. 081я 73–1
УДК 504. 054 (075.8)

ISBN 5–7996–0105–4

© Уральский государственный университет, 2001
© В. С. Безель, Е. А. Бельский, Д. В. Веселкин и др., 2001

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 4
Понятие экологической токсикологии 4
Эколого-географические особенности района расположения стационара 6

Глава 1. ПРЕОБРАЗОВАНИЕ СВОЙСТВ ПОЧВЫ ПОД ВЛИЯНИЕМ АТМОСФЕРНЫХ ВЫБРОСОВ ТОКСИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ 9
Методы исследования загрязненных почв 10
Техногенные преобразования почв 11
Экологические последствия загрязнения почв и их диагностика 18

Глава 2. СОСТОЯНИЕ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ 20
Методы полевых исследований лесных фитоценозов 21
Характеристика деградации фитоценозов в районе стационара 27

Глава 3. СОСТОЯНИЕ СООБЩЕСТВ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ 31
Методика лихеноиндикационных исследований 34
Состояние лишайниковых сообществ в районе стационара 35

Глава 4. ИССЛЕДОВАНИЕ МИКОРИЗНЫХ АССОЦИАЦИЙ В ЗОНЕ СТАЦИОНАРА (НА ПРИМЕРЕ ЭКТОМИКОРИЗ) 38
Методы исследования микориз 39
Развитие микориз в разных зонах техногенной нагрузки 44

Глава 5. СОСТОЯНИЕ ПОЧВЕННОЙ БИОТЫ 47
Методы изучения почвенной биоты 51
Техногенная трансформация почвенной биоты 59

Глава 6. СОСТОЯНИЕ ОРНИТОФАУНЫ 65
Методы полевых исследований птиц 68
Состояние орнитофауны в районе стационара 76

Глава 7. СОСТОЯНИЕ НАСЕЛЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ 86
Методы полевых исследований 91
Состояние населения мелких млекопитающих в районе стационара 114

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 126

Список литературы 128

ВВЕДЕНИЕ

ПОНЯТИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ТОКСИКОЛОГИИ

Одним из междисциплинарных научных направлений, занимающихся проблемами токсического загрязнения окружающей среды с целью защиты живых организмов от поражения вредными веществами, является *экологическая токсикология*, или *экотоксикология*.

Термин «экотоксикология», определяющий самостоятельное научное направление, введен в 1969 году, когда при Международном научном комитете по проблемам окружающей среды (SCOPE) была организована специальная рабочая комиссия по экотоксикологии. Комиссия сформировала основные направления работ по экотоксикологии и приняла для нее первое официальное определение. Впоследствии, по мере развития работ по проблемам экотоксикологии, были уточнены область научных интересов этого направления и круг решаемых задач. В 1978 году на конференции SCOPE было принято уточненное определение экотоксикологии: «...междисциплинарное научное направление, связанное с токсическими эффектами химических веществ на живые организмы, преимущественно на популяции организмов и биоценозы, входящие в состав экосистем. Она изучает источники поступления вредных веществ в окружающую среду, их распространение и превращение в окружающей среде, действие на живые организмы».

Характерной особенностью этого направления, вытекающей из приведенного выше определения, является то, что, в отличие от традиционной медицинской токсикологии, она изучает токсические эффекты на живых организмах из природной среды как на организменном, так и на популяционном и биоценотическом уровнях. Важнейшая особенность экотоксикологии связана с тем, что при изучении токсических эффектов систем надорганизменного уровня возрастает значение окружающей среды как активного фактора, влияющего на поведение экотоксикантов и на проявление токсических эффектов.

Все биологические системы – будь то организмы, популяции или биоценозы – в ходе своего развития приспособились к комплексу факторов среды местообитания. Они завладели внутри биосферы определенной областью, экологической нишей, в которой находят подходящие условия существования и могут нормально питаться и размножаться. Для систем организменного уровня можно говорить, что каждый организм обладает в отношении любого действующего на него фактора генетически детерминированным, филогенетически приобретенным, уникальным физиологическим диапазоном толерантности, в пределах которого этот фактор является для него переносимым. Если фактор отличается слишком высокой или слишком низкой интенсивностью, но еще не летален, то организм находится в состоянии пессимума. За пределами некоторого минимального и максимального значения фактора дальнейшее существование организма невозможно. Ограниченная область интенсивности факторов, особо благоприятная для данного вида организмов, определяет состояние оптимума. В принципе диапазон толерантности может быть определен не только для организмов конкретного вида, но и для систем надорганизменного уровня.

Метод оценки абиотических и биотических условий местообитания при помощи живых систем называют *биоиндикацией*. В соответствии с этим организмы или сообщества организмов, жизненные функции которых так тесно коррелируют с определенными факторами среды, что могут применяться для их оценки, называются *биоиндикаторами*. Это емкое определение относится к индикации природных условий, изменяющихся как под влиянием «традиционных» природно-климатических факторов, так и при антропогенном воздействии на природные системы. При этом антропогенные воздействия выступают в качестве новых параметров среды. Вместе с тем они могут вызывать антропогенную модификацию уже имеющихся природных факторов и тем самым – изменение свойств биологической системы. Таким образом, результаты биоиндикации отражают изменение биологической системы, зависящей от антропогенных (включая токсические загрязнения) и от природных факторов среды. При этом результаты индикации зависят от таких внутренних факторов, как условия питания, возраст, генетически контролируемая устойчивость, наличие уже имеющихся нарушений и т. д.

Можно выделить следующие преимущества биологической индикации состояния окружающей среды:

1. Биологические индикаторы суммируют все без исключения экологически важные параметры окружающей среды, отражая ее состояние в целом.

2. Методы физико-химического контроля уровней загрязнения окружающей среды следует рассматривать как дополнение к биологической индикации, регистрирующей интегральные показатели токсичности среды, обусловленные как постоянными, так и кратковременными выбросами токсических веществ.

3. Биологические методы индикации позволяют прогнозировать возможные последствия для различных компонентов природных экосистем загрязнения природной среды.

Предлагаемое учебное пособие предназначено для специалистов-экологов и студентов старших курсов биологических специальностей вузов, изучающих общую экологию и экотоксикологию. Фактические данные, полученные при проведении биоиндикационных работ в районе экотоксикологического стационара «Хомутовка», и методические подходы могут быть полезными для проведения научно-исследовательских работ и полевых исследований в любом другом районе Среднего Урала, подверженном интенсивному химическому загрязнению.

Книга подготовлена коллективом сотрудников Института экологии растений и животных УрО РАН и кафедры экологии Уральского государственного университета им А. М. Горького.

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЙОНА РАСПОЛОЖЕНИЯ СТАЦИОНАРА

Стационар «Хомутовка» расположен в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗа) вблизи г. Ревды Свердловской области (рис. 1).

Территория стационара находится в таежной географической зоне (подзона южной тайги) в провинции низкогорной, наиболее сниженной полосы Среднего Урала. Абсолютные высоты составляют здесь от 100 до 450 м над уровнем моря. Территория расчленена долинами рек. Горные породы – метаморфические (сланцы, песчаники, окремнелые известняки, кварциты). Преобладающие почвы – бурые горно-лесные, темно-серые, серые, оподзоленные и глееватые, в поймах рек – дерново-луговые.

Рис. 1. Карта расположения экотоксикологического стационара

Климат района – умеренно холодный, достаточно влажный; среднегодовая температура +1°С, среднемесячная температура: –16…–17 °С (январь); +16…+18 °С (июль); годовое количество осадков 400–600 мм, высота снежного покрова 40–50 см и более.

Лесистость района составляет более 60 %. Преобладают темнохвойные леса и производные от них хвойно-лиственные, березовые

и осиновые. Коренной тип леса на полигоне стационара – ельник-пихтарник липняковый на серых лесных почвах. В древостоях, кроме ели и пихты, представлены сосна, береза, осина. Растительная ассоциация – неморально-кисличная.

В атмосферных выбросах СУМЗа преобладают газообразные двуокись серы, фтористый водород. Твердовзвешанные частицы аэрозолей содержат тяжелые металлы: медь, цинк, мышьяк, свинец, кадмий и др. Воздействие выбросов Среднеуральского медеплавильного завода на окружающую среду определяется не только токсичностью отдельных загрязнителей, но и их сочетанным действием. Кроме того, окислы серы, подкисляя осадки и почву, повышают растворимость солей тяжелых металлов и их подвижность в абиотических средах. Это ведет к повышенному поглощению металлов растениями из почвы и включению их в пищевые цепи биогеоценозов.

Пробные площадки стационара расположены к западу от завода – в направлении, противоположном господствующим ветрам. Такая ориентация пробных площадок обеспечивает большую компактность полигона исследований, т. к. с наветренной стороны зоны поражения имеют меньшую протяженность. К западу от завода расположен гористый увал, служащий экраном для выбросов. Его вершина, находящаяся в двух с половиной километрах от завода, представляет собой естественную границу между зонами максимального и минимального загрязнения.

ГЛАВА 1

ПРЕОБРАЗОВАНИЕ СВОЙСТВ ПОЧВЫ ПОД ВЛИЯНИЕМ АТМОСФЕРНЫХ ВЫБРОСОВ ТОКСИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ

Почва является одним из главных компонентов всех наземных экосистем. Огромное биосферное значение почвы обусловлено тем, что она является сложным многофункциональным природным телом. Разнообразие свойств и функций почвы ставит вопрос о ее устойчивости на одно из первых мест при исследовании техногенных воздействий на экосистемы.

При изучении почвенного тела и его трансформации наиболее информативны признаки морфологического строения почвы, и в первую очередь органогенных горизонтов, т. е. лесной подстилки или ее аналогов.

Из основных физико-химических параметров почв, реагирующих на загрязнение, целесообразно исследовать различные виды кислотности, содержание обменных оснований, степень насыщенности обменными основаниями, буферность, минерализацию водной вытяжки и почвенной суспензии.

Среди физических свойств представляет интерес магнитная восприимчивость почв, реагирующая на уровень загрязнения техногенной пылью и степень подверженности изучаемой территории пожарам. Показатели, характеризующие гидротермический режим почвы, т. е. пространственная и временная вариабельность температуры и влажности, в настоящий момент остаются практически неизученными, что может быть очень перспективным для определения средообразующей функции почв. Изменение гидротермического режима во многом определяет техногенную трансформацию почвообразовательных процессов.

Для общей характеристики исследуемых почв важно определять также показатели гумусного состояния этих почв.

Методы исследования загрязненных почв

Ключевые участки заложены вдоль трансекты в западном направлении от СУМЗа на территории техногенной пустыни (1 км от завода), в импактной (2 км), буферной (4 и 7 км) и фоновой (30 км) зонах. Заложено по пять разрезов на каждом ключевом участке (всего 25 разрезов) в транзитных ландшафтах, где преобладают светло-серые лесные слабооподзоленные в сочетании с дерново-слабоподзолистыми почвами под пологом ельников-пихтарников различных ассоциаций. До начала действия завода все ключевые участки предположительно имели сходный почвенный и растительный покров. Все разрезы заложены в окнах древостоя, с расстоянием до деревьев более 1,5 м. Морфологические описания были выполнены в 1994–1995 гг. согласно стандартным методикам (см., например: Базовые шкалы, 1982). Отбор образцов провели по генетическим горизонтам почв.

Концентрации потенциально подвижных форм Cu, Pb, Cd, Zn в горизонтах почв измеряли в кислотных вытяжках (5%-я HNO_3, отношение субстрата к экстрагенту равно 1:5, время экстракции – сутки) на атомно-адсорбционном спектрофотометре AAS-3 фирмы Карл Цейс. Объемный вес определяли для каждого почвенного горизонта, кроме опада (см.: Агрохимические методы, 1965), отбирая по три почвенных пробы ненарушенного строения в бюксы V=25 см^3. Запасы ТМ рассчитывали по формуле

$$A = V \times d \times C / 10,$$

где A – запас металлов, кг/га; V – объемная масса, г почвы/см^3; d – мощность слоя, см; C – концентрация металла, мг/кг.

Техногенная пыль для микроморфологического исследования собиралась при отмучивании почвенных образцов с листвы деревьев и с бумажных фильтров, размещенных на высоте 0,5; 1; 1,5 м над поверхностью почвы.

Содержание обменных кальция и магния определяли трилонометрически, гидролитическую кислотность – по Г. Каппену (см.: Практикум, 1989), pH водный – ионометрически в предварительно высушенных образцах (отношение субстрата к воде по массе равно 1:25 в органогенных горизонтах и 1:5 в минеральных). Потери при прокаливании определяли при 600 °С, общий углерод и азот в подстилке и $АО_т$ – по А. Анстету в модификации В. В. Пономаревой и Т. А. Николаевой (см.: Методические указания, 1975), углерод в минеральной

части профиля (с отбором корешков) – мокрым сжиганием по И. В. Тюрину, общий азот – микрохромовым методом Тюрина (см.: Аринушкина, 1970). Качественный состав гумуса изучали по методу В. В. Пономаревой и Т. А. Плотниковой (см.: Методические указания, 1975), оценку гумусного состояния проводили по показателям, предложенным Д. С. Орловым и Л. А. Гришиной (1981).

Минерализацию водной вытяжки измеряли кондуктометрически (отношение субстрата к воде равно 1:25 в органогенных горизонтах и 1:5 в минеральных), показания прибора, выраженные в мг/л, пересчитаны на 100 г почвы. Потенциально-подвижное трехвалентное железо – по К. В. Веригиной в 1,0 н H_2SO_4 (см.: Агрохимические методы, 1965), буферность почвы к подкислению – по Аррениусу (см.: Физико-химические методы, 1980) (выражена в миллилитрах 0,1 н HCl, необходимых для изменения pH на одну единицу).

Магнитную восприимчивость поверхностного слоя почв мощностью 8–10 см измеряли индукционным полевым каппометром ИПК-2 через каждые 200 м вдоль трансекты начиная с территории завода (на каждом участке площадью 4 м^2 делали по 20 замеров). Магнитную восприимчивость почвенных горизонтов измеряли на горизонтальных площадках в ключевых разрезах (на каждой – по 5 замеров).

Техногенные преобразования почв

Накопление тяжелых металлов в почвах

Наиболее высокие концентрации кислоторастворимых форм тяжелых металлов (ТМ) (до 3500–8000 мг/кг) наблюдаются в органогенных и гумусовых горизонтах. Вниз по профилю происходит их постепенное снижение без элювиально-иллювиального перераспределения. При сильном загрязнении защитная роль горизонтов АО и А1 снижается, поллютанты проникают в нижележащие горизонты A1Bh и B1h, при этом мощность геохимического барьера возрастает до 22–35 см в техногенной пустыне и импактной зоне, до 25 см – в буферной зоне. Часть тяжелых металлов проникает в почвенный профиль в составе техногенной полиметаллической пыли, без предварительного растворения, т. е. механически.

В почвах техногенной пустыни и импактной зоны средние внутрипрофильные превышения над содержанием ТМ в горизонте ВС фона составляют более 100 раз. По суммарным коэффициентам концент-

рации загрязнение этих почв относится к категории высокоопасного.

Под влиянием выбросов медеплавильных заводов преобразуются ряды накопления ТМ. Выделено четыре степени трансформации рядов накопления: от исходного Zn > Cu > Pb > Cd, через Zn > Pb > Cu > Cd и Cu > Zn > Pb > Cd к наиболее измененному Cu > Pb > Zn > Cd, который по мере приближения к заводу проникает на большую глубину почвенного профиля.

Основная часть запасов ТМ приходится на среднюю часть профиля – горизонты А1, А1В. Например, в гумусовых горизонтах импактной зоны накапливается 1,2 т/га, из них 0,8 т/га меди. В 50-сантиметровой толще почвы техногенной пустыни и импактной зоны аккумулируется 1,5 т/га ТМ, причем около 85 % из них содержится в верхнем (20-сантиметровом) корнеобитаемом слое.

Трансформация морфологических признаков почв

В почвах техногенной пустыни, импактной и буферной зон сохраняется дифференциация профиля по горизонтам. Ярко выражено изменение строения гумусово-аккумулятивных горизонтов (А1, А1А2). Зернистая и мелкокомковато-зернистая структура, свойственная почвам фоновой территории, сменяется на пылеватую, пылевато-мелкокомковатую и пылевато-комковатую. Это свидетельствует об активизации элювиального процесса.

На загрязненных участках трансекты меняется характер потечности гумуса: в зоне техногенной пустыни гумус затекает фронтально с отдельными более темными языками, тогда как в буферной (7 км) и фоновой зонах – языками и карманами.

В верхних минеральных горизонтах происходит частичное нарушение агрегатного строения. Во всех минеральных горизонтах 1-, 2- и 4-километровой зон от завода кутаны (коллоидные пленки на поверхности агрегатов), особенно во влажные периоды, окрашены в сизые и сизовато-серые тона, тогда как в почвах 7- и 30-километровой зон наблюдаются серовато-бурые кутаны и палево-бурые присыпки. В горизонтах выше капиллярной каймы накапливаются рыхлые (диаметром 3–7мм) охристые стяжения. Эти признаки говорят об усилении оглеения в загрязненных почвах с контрастным окислительно-восстановительным режимом.

Морфологические изменения органогенных горизонтов почв выражены сильнее, чем минеральных. В зоне техногенной пустыни под

разреженным опадом находится плотный, связный, очень влагоемкий оторфованный слой $АО_Т$, состоящий из живых и отмерших тканей листостебельного мха *Pohlia nutans* мощностью 3–5 см (рис. 2). Переход между $АО_Т$ и А1 очень резкий. На части территории техногенной пустыни $АО_Т$ отсутствует, а верхние горизонты вплоть до иллювиальных механически удалены или смыты.

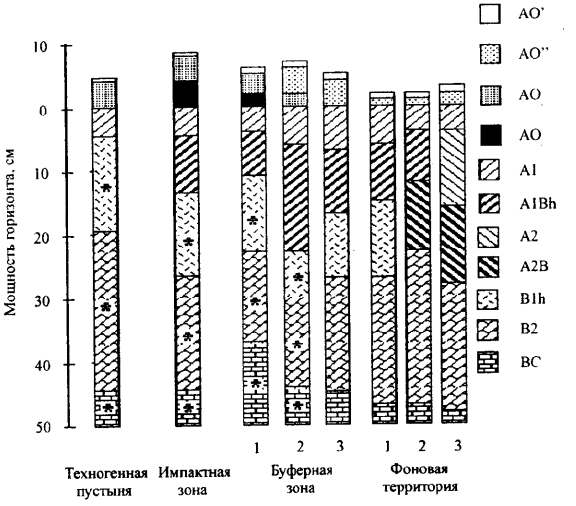

Рис. 2. Морфология почвенных профилей в разных зонах нагрузки: 1, 2, 3 – варианты профиля в пределах одной зоны; звездочкой (*) помечены признаки оглеения

Органогенные горизонты импактной зоны представлены хвойным опадом АО', оторфованным слоем $АО_Т$ (мощностью 3–5 см) и погребенным под ним горизонтом $АО_L$, состоящим из сохранившего свою первоначальную структуру хвойного или хвойно-лиственного опада (мощностью 2–3 см). В микропонижениях встречаются «захоронения» неразложившегося древесного и травянистого опада мощностью до 10–15 см. На части территории $АО_Т$ отсутствует, и подстилка состоит из мощного (до 8–11 см) горизонта $АО_L$.

Техногенно оторфованные участки расположены в окнах древостоя. Они сочетаются с задернованными, которые образованы злаками (полевицей, мятликами, щучкой дернистой, вейниками) и приурочены к древесной растительности. Здесь подстилки (мощностью 4–6 см) переплетены корнями; переход из АО в А1 – постепенный, гумусовый

горизонт в верхней части – перегнойный. Минеральные горизонты приобретают окраску, свойственную элювиально-глеевым почвам.

В 4-километровой зоне от СУМЗа, наряду с горизонтами $АО_Т$ и $АО_L$, встречаются задернованные подстилки мощностью 4–6 см, приближающиеся по строению к типичным. На удалении в 7 км от завода сформированы характерные для светло-серых лесных и дерново-подзолистых почв подстилки мощностью 4–5 см, дифференцированные на листовой, ферментативный и гумусово-перегнойный горизонты.

Строение подстилок (АО") фоновой зоны также отличается от типичного: их мощность едва достигает 1 см, ферментативный горизонт не выражен, а листовой непосредственно переходит в гумусово-перегнойный. Эти подстилки интенсивно минерализуются, что, вероятно, связано с активирующим действием низких концентраций тяжелых металлов (в пределах ПДК) для микроорганизмов (см.: Кобзев, 1980).

Таким образом, техногенез провоцирует три группы почвообразовательных процессов: торможение деструкции органического вещества, приводящее к оторфовыванию; активизацию дернового процесса; развитие элювиального глееобразования.

В техногенной пустыне, импактной и буферной зонах верхние почвенные горизонты вплоть до глубины 25–35 см сильно загрязнены техногенной пылью. При микроморфологическом исследовании этой пыли выявлено два основных типа пылевидных частиц, которые можно классифицировать как техногенные включения:

1) металлизированные сферулы округлой уплощенной формы с металлическим блеском, способные намагничиваться в электромагнитном поле. Преобладающий размер 0,05–0,2 мм;

2) кварцевая пыль, отличающаяся от пыли естественного происхождения отсутствием оксидных пленок на поверхности. Эти частицы прозрачные, блестящие и имеют острые сколотые грани; форма их различна, преобладающий размер 0,05–0,6 мм.

Органогенные и гумусовые горизонты принимают на себя основную нагрузку, но пыль проникает и в более нижние горизонты. Небольшое количество бляшек регистрируется в иллювиальной части профиля, в горизонтах В1, В2 и ВС (на глубине 50–70 см). Это говорит о том, что почвы элювиальных и транзитных ландшафтов являются в первую очередь мощным механическим барьером для техногенной пыли.

Физико-химические свойства почв

В загрязненных почвах исследованных территорий происходят существенные преобразования кислотно-основных свойств и параметров почвенного поглощающего комплекса (ППК).

Вследствие загрязнения территории, прилегающей к СУМЗу, преимущественно сернистым ангидридом и парами серной кислоты в сочетании с оксидами металлов кислотность почв трансекты повышена. Наиболее кислыми являются верхние горизонты почв промышленной пустыни и импактной зоны: pH водн. в горизонте $АО_т$ составляет 3,9–4,6, а в отдельных точках опускается до 3,9, в корках солевых выцветов на поверхности $АО_Т$ – до 3,8.

Степень насыщенности основаниями почвенного поглощающего комплекса вблизи завода снижается до 19–32 %, т. е. в 2 раза по сравнению с фоном в органогенных горизонтах и в 1,4 раза – в гумусово-аккумулятивных, за счет повышения гидролитической кислотности в 1,4 раза и снижения содержания обменного кальция в 2,9 раза по сравнению с фоном (рис. 3). Это свидетельствует об активизации в транзитных ландшафтах элювиального процесса, осложненного дерновым. Протонизация и декальцинация поглощающего комплекса вызывают деструктуризацию гумусовых горизонтов техногенной пустыни и импактной зоны, что является одним из наиболее неблагоприятных последствием загрязнения этих угодий.

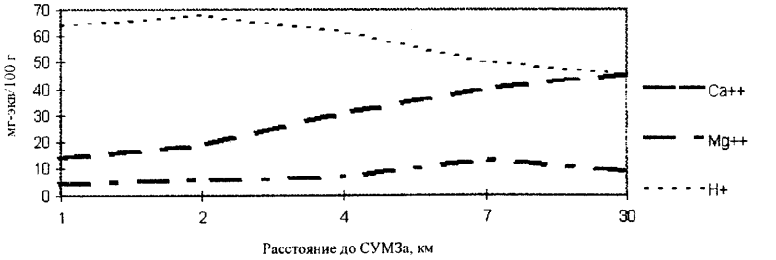

Рис. 3. Параметры почвенного поглощающего комплекса органогенных горизонтов почв

Изучение буферности почв к подкислению показало, что этот показатель снижен в органогенных горизонтах 1, 2 и 4-го км трансекты примерно в 3,5 раза, на 7-м км – в 2 раза по сравнению с фоном, где она составляет 4,4 мл HCl.

В загрязненных почвах обнаружено очень высокое содержание оксидов железа (до 3000 мг/100г). Внутрипрофильное распределение Fe_2O_3 свидетельствует об аэротехногенном характере его поступления, при котором максимум железа накапливается в органогенных и гумусово-аккумулятивных горизонтах, вниз по профилю содержание снижается (рис. 4). Основная часть кислоторастворимых форм Fe_2O_3 находится в составе техногенной пыли и ортштейнов и мобилизуется только при повышении кислотности почвенных растворов и оглеении.

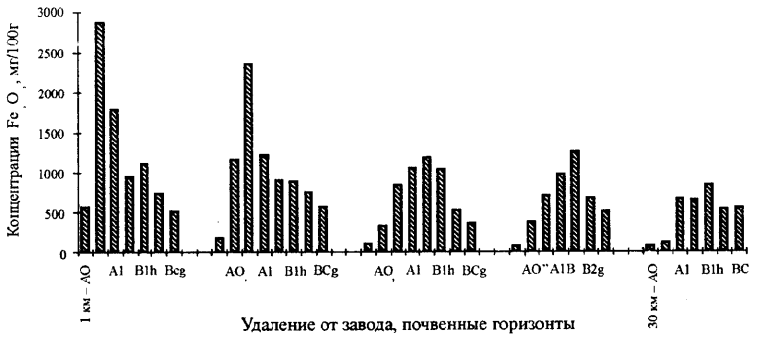

Рис. 4. Содержание оксидов железа в почвах трансекты:
АО – органогенные горизонты (опад, подстилка, оторфованные горизонты); А1 – гумусовые горизонты; А2 – элювиальные горизонты; В1, В2, ВС – иллювиальные горизонты; А1Bh, А2В – переходные горизонты

Минерализация водных вытяжек из органогенных горизонтов загрязненных почв в 3 раза ниже фоновых значений, составляющих 240–320 мг/100г , что свидетельствует об уменьшении количества растворимых солей при техногенном подкислении почв. Этим косвенно подтверждается их выщелачивание при активизации элювиально-глеевого процесса в кислых почвах, особенно во влажные годы.

Высокая зольность верхних горизонтов загрязненных почв указывает на накопление неорганической пыли. Учитывая ее низкую растворимость и высокую концентрацию ТМ и Fe_2O_3, можно сделать прогноз о том, что полиметаллическая пыль длительное время будет находиться в почве даже после прекращения деятельности заводов.

Гумусное состояние почв

Исследование морфологии загрязненных почв показало увеличение потечности гумуса. Однако существенных отличий в содержании $C_{общ.}$ и $N_{общ.}$ между почвами техногенной пустыни и фона не обнаружено. Только в горизонте $АО_т$ эти показатели снижены в 1,9–2,2 раза относительно фона, что объясняется сильным загрязнением неорганической пылью. Запасы $C_{общ.}$ и $N_{общ.}$ в горизонте $АО_т$ несколько выше фонового уровня, а вниз по профилю прослеживается тенденция их снижения относительно фона.

По групповому составу органического вещества отличия почвы техногенной пустыни от фоновой выражены более ярко. Увеличивается степень гумификации органического вещества до очень высокой (40–47 %) по сравнению с высокой в почве фона (31–37 %), повышается гидролизуемость гумуса в верхних горизонтах $АО_т$ и А1 (величина негидролизуемого остатка снижается до 11–18 % с 30–50 % на фоне). В большей части профиля сохраняется гуматно-фульватный тип гумуса.

Изменяется фракционный состав гуминовых кислот (ГК), возрастает содержание фракции бурых гуминовых кислот в $АО_т$ и А1 (62–65 % от суммы ГК против 44–50 % на фоне), что согласуется с накоплением в верхних горизонтах полуторных оксидов железа. Содержание черных гуминовых кислот возрастает вниз по профилю до среднего (42 %) и высокого (66 %) в горизонте В1h. Это является следствием интенсивного кислотного выщелачиванния кальция и его гуматов из верхних горизонтов почвенного профиля в нижние. Содержание и распределение фракции ГК-3 не отличается от фонового.

В группе фульвокислот почвы техногенной пустыни увеличивается доля агрессивной фракции 1а по всему профилю, возрастает содержание фракции ФК-1 в верхней части почвенного профиля и ФК-2 – в нижней. Распределение и содержание фракции ФК-3, связанной с ГК-3, не отличаются от фонового.

Таким образом, в результате техногенного преобразования почвы увеличивается степень гумификации и гидролизуемости гумуса в органогенных горизонтах; возрастает содержание фракций, связанных с полуторными оксидами и происходит их закрепление в верхней части профиля, а также мобилизуются фракции, связанные с кальцием.

Изменение магнитных свойств почв

Исследования поверхностного слоя почвы начиная от территории завода и до 6 км удаления от него показали наличие магнитной аномалии в техногенной пустыне и импактной зоне (на расстоянии от 1 до 2 км от завода). Магнитная восприимчивость возрастает в 5 раз и достигает 520×10^{-5} СИ. В этой зоне концентрация оксидов железа достигает 3800 мг/100 г, а угли повсеместно встречаются в почвенном профиле до глубины 45 см. Очевидно, под воздействием частых пожаров оксиды железа кристаллизуются и приобретают ферромагнитные свойства.

Выявлены существенные отличия магнитограмм почвенных профилей на разных удалениях от СУМЗа. В почвенном профиле техногенной пустыни (1 км от завода) магнитная восприимчивость изменяется от 15×10^{-5} (B1h) до 307×10^{-5} ($АО_Т$). На остальной территории данный параметр изменяется в пределах от 27×10^{-5} до 285×10^{-5} СИ. Во всех зонах значения магнитной восприимчивости по горизонтам значительно варьируются. Наиболее сильно пространственная неоднородность выражена в промышленной пустыне, в почвах фона (30 км) данные по магнитной восприимчивости довольно однородны.

Таким образом, есть достаточные основания считать данную магнитную аномалию техногенной.

Экологические последствия загрязнения почв и их диагностика

Экология исследованных территорий в той или иной степени нарушалась более 200 лет, а в течение последних 60 лет подвергалась сильной техногенной нагрузке. Изменения биохимических и физико-химических параметров почв отражаются в морфологическом облике, затрагивая не только почву-момент, но частично и почву-память.

Параметры, которые традиционно относят к почве-моменту (строение органогенных горизонтов, состав почвенного поглощающего комплекса, биологическая активность), трансформированы на загрязненных территориях в наибольшей степени.

Сильные техногенные нагрузки вызывают трансформацию и более консервативных параметров, составляющих почву-память (агрегатный состав, дифференциация профиля по содержанию гумуса, ряды накопления микроэлементов). Однако эти изменения можно зарегистрировать лишь при очень высоких уровнях загрязнения (в импактной зоне и техногенной пустыне). Известно, что в естественных условиях модификация параметров почвы-памяти требует значительно большего времени – порядка сотен и тысяч лет. Их изменение за период функционирования источника выбросов свидетельствует о силе техногенной нагрузки, существенно превышающей природные факторы почвообразования.

Основные морфологические признаки, отличающие почвы техногенно загрязненных ландшафтов: увеличенная мощность подстилки, состоящей из специфических торфоподобного и погребенного листового горизонтов $АО_Т$ и $АО_L$; деструктуризация гумусово-аккумулятивных горизонтов; накопление техногенной пыли в верхней части профиля; оглеение минеральных горизонтов. Эти признаки следует считать *диагностическими* для почв, преобразованных сильным загрязнением полиметаллической пылью в комплексе с сернистым ангидридом из исходных светло-серых лесных и дерново-подзолистых почв южной тайги. Достоверность диагностики техногенных почв существенно повышается, дополненная анализом трансформации их физических и химических свойств. Особенно важны из них те, которые непосредственно отражают тренды техногенного изменения в зависимости от состава и свойств аэрогенных поллютантов. Это прежде всего кислотность почв и состав поглощающего комплекса.

Представляют интерес и биогеохимические последствия загрязнения почв в техногенных ландшафтах. При высокой степени загрязнения поток тяжелых металлов «пробивает» органогенный и гумусовый барьер, и они связываются в середине почвенных профилей на глинистых барьерах. Следовательно, даже в условиях техногенной пустыни сохраняется почвенный геохимический барьер, временно спасающий прилегающие биогеоценозы от тотального загрязнения.

Рассмотренные выше процессы снижают почвенное плодородие. В сочетании с высокой токсичностью почвы это ведет к уменьшению общей продуктивности и устойчивости биогеоценозов.

ГЛАВА 2

СОСТОЯНИЕ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

Отрицательное воздействие предприятий цветной металлургии с первичной плавкой на природные сообщества окружающих территорий в значительной степени определяется сочетанным действием тяжелых металлов и сернистого ангидрида. Пылегазовые эмиссии рассеиваются, оседают на поверхности почвы, концентрируясь в ее верхних горизонтах, изменяя физико-химические и гидрологические свойства почв. Образуются обширные техногенные экстремальные зоны, обусловленные высоким содержанием тяжелых металлов в среде. В отличие от других компонентов экосистемы повреждение растительности бросается в глаза прежде всего. Многочисленные связи, устанавливающиеся в течение длительного времени, нарушаются, коренным образом меняется состав растительности, и, если эти изменения необратимы, система перерождается. Однако такие изменения очевидны лишь при изучении крайних случаев (экстремальные зоны загрязнения). На промежуточных стадиях лесные фитоценозы могут существовать неопределенно долго в угнетенном состоянии, а изменения в них могут быть обнаружены лишь детальными исследованиями. Кроме того, реакция лесных сообществ на загрязнение не является прямой, а часто опосредована взаимодействием других компонентов сообщества. К тому же существует комплексное воздействие целого ряда внешних факторов, способных вызвать ухудшение состояния растительности. Это затрудняет диагностику нарушений, обусловленных прямым загрязнением природной среды. Тем не менее, изучая изменения фитоценотических параметров, можно достаточно четко оценить как прямое влияние загрязнения, так и последствия, вызванные изменением эколого-фитоценотических условий местообитания. Следует только при выборе регистрируемых параметров отдавать преимущество количественным, легко инструментально определяемым показателям, отражающим основные свойства

лесных фитоценозов, и показателям, отличающимся наибольшей чувствительностью.

В целом состояние лесного сообщества можно оценить, используя три группы показателей:

– *Показатели состояния древостоя* (запас древесины, доля сухостоя по запасу, сомкнутость крон, изменение среднего диаметра и высоты).

– *Показатели возобновления пород-лесообразователей* (количество и качество подроста).

– *Показатели состояния живого напочвенного покрова* (видовой состав, запас фракционной и общей фитомассы, встречаемость видов и др.). Для определения этих параметров вполне применимы стандартные таксационные и геоботанические методики (см., например: Анучин, 1982; Полевая геоботаника, 1964; Программа и методика, 1974).

Методы полевых исследований лесных фитоценозов

Выбор пробных площадей

Пробные площади лучше закладывать по трансектам, идущим от источника загрязнения через поврежденную территорию к фону. Контрольные участки выбираются вне зоны влияния выбросов. Размер пробной площади должен обеспечивать представленность на участке не менее чем 150–200 деревьев основного лесообразователя.

Так как на каждой пробной площади ведется перечет всех деревьев, а затем делается пересчет их количества на гектар, большое значение имеет четкое выделение размеров и границ пробной площади (с помощью столбов, вязок или другим способом).Если эти площади будут использоваться для многолетних наблюдений, нужно сориентироваться на местности и обозначить эти площади на карте. Для того чтобы оценка влияния техногенного загрязнения на лесные фитоценозы была адекватной, необходимо сгладить различия в условиях местообитания и выбор пробных площадей проводить в типологически выдержанных аналогах лесов со сходными лесорастительными условиями, положением в рельефе, со схожей возрастной структурой и составом древостоя. Кроме того, количество пробных площадей на разных удалениях от завода должно быть достаточно

велико (5–10 на каждую зону), для того чтобы преодолеть пространственную неоднородность условий среды и другие случайные эффекты. Здесь следует подчеркнуть: поскольку редко существует возможность наблюдать изменения лесных сообществ возле завода с момента его основания, а за это время характер живого напочвенного покрова может полностью измениться, при выборе однотипных пробных площадей в зонах сильного загрязнения приходится руководствоваться характеристиками древесного яруса и косвенными признаками.

Методы описания древесного яруса

Древостой. Для получения характеристик популяционного уровня на каждой пробной площади древостой подлежит сплошному перечету с измерением диаметра (по 2-сантиметровым ступеням) на уровне груди (с помощью мерной вилки). Во избежание ошибок при перечете сосчитанные стволы отмечают мелом. Если имеется несколько ярусов, то при перечете стволов должны быть указаны ярусы, к которым они относятся (см. об этом: Сукачев, Зонн, 1961).

Одновременно с перечетом каждое десятое дерево всех ступеней толщины отмечают условным знаком мелом, и они служат образцом при подборе модельных деревьев. У этих модельных деревьев определяют возраст (с помощью бура Пресслера) и высоту (с помощью высотомера). Для каждого элемента леса строят графики высот $h = fd$. По средним диаметрам находят соответствующие средние высоты.

Пользуются также методом случайной выборки (см.: Анучин, 1982), когда в таксационном насаждении чисто механически отбирают деревья, измеряют у них высоту и на основании результатов обмера выводят среднеарифметическую высоту. Обмер высот у 12–15 деревьев гарантирует нахождение высоты с точностью до 2 %.

Считается, что число модельных деревьев должно составлять 10–20 % от общего количества деревьев преобладающего лесообразователя.

Данные по древостою обрабатывают по общепринятой методике (см., например: Анучин, 1982) с использованием таксационных таблиц (см.: Справочное пособие, 1966; Третьяков и др., 1965). Вычисляют численность деревьев на 1 га, полноту древостоя, средний диаметр, среднюю высоту, распределение деревьев по классам диаметра, запас древесины, бонитет (табл. 1).

Таблица 1

Таксационная характеристика древостоев на пробных площадях

№ пробной площади	Состав древостоя	Полнота	Возраст, лет	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Запас, м³	Бонитет	Сомкнутость, %	Численность, экз./га
1	2П8Е (2 пихты, 8 елей)	1,3	80	11	12	230	IV	60	2652

Отрицательное влияние загрязняющих веществ отражается на общем состоянии деревьев, которое можно оценить с помощью ряда качественных и количественных показателей (жизненное состояние деревьев, доля сухостоя, возраст хвои, степень охвоенности побегов и т. д.). Однако нельзя забывать о неспецифичности этих показателей, зависимости их от целого комплекса внутренних ценотических и внешних факторов, а не только от загрязнения. При характеристике жизненного состояния древостоя руководствуются различными шкалами категорий состояния деревьев (см.: Miller, Millecan, 1971; Лукьянец, 1979; Алексеев, 1990). Отечественные исследователи чаще всего используют шестибалльную шкалу, разработанную лесопатологами для оценки деревьев, поврежденных насекомыми и пожарами (Санитарные правила, 1970): здоровые деревья – 1, ослабленные – 2, сильно ослабленные – 3, отмирающие – 4, свежий сухостой – 5, старый сухостой – 6. Жизненное состояние древостоя можно оценить как долю деревьев 1, 2, 3-й категорий санитарного состояния, выраженную в процентах, или используя индекс жизненного состояния древостоя (см.: Алексеев, 1990; Карпенко, 1981). В. А. Алексеев считает, что если такая оценка производится по числу деревьев, то результаты не будут точны, и предлагает использовать расчеты по объему древесины. В незагрязненных древостоях индекс жизненного состояния может варьировать в довольно широких пределах (см.: Ярмишко, 1990).

Степень повреждения древесной растительности можно оценить, не определяя жизненное состояние каждого дерева, а лишь учитывая количество засохших деревьев. Причем лучше использовать показатель доли сухостоя по запасу, а не по плотности (Алексеев, 1990).

Общее уменьшение роста подтверждают показатели состояния, регистрируемые на уровне отдельной особи: снижение радиального прироста, прироста в высоту, размера и количества игл или листьев

(см.: Miller, McBride, 1975; Влияние промышленного... загрязнения, 1990; Воздействие металлургических производств, 1995). Используют такой показатель, как продолжительность жизни хвои. В сильно загрязненных зонах она может снижаться до 1–2 лет (см.: Ярмишко, 1990).

Характеристика возобновления. Лесное сообщество существует до тех пор, пока оно обеспечено возобновлением. Поэтому большое значение с точки зрения изменений, происходящих в лесных сообществах под влиянием атмосферных загрязнений, имеет влияние токсикантов на процесс возобновления основных деревьев-лесообразователей. Количественная оценка влияния фактора загрязнения на показатели возобновления довольно затруднительна, поскольку в естественных условиях наблюдается не только прямое, но и косвенное воздействие токсикантов на процесс возобновления – через изменение ценотической среды. *Подрост* – это молодое поколение деревьев, которые не достигли еще половины высоты верхнего яруса и не плодоносят. Подрост находится под защитой растений вышерасположенных ярусов, экранирующих действие токсических газов, а зимой – под полной или частичной защитой снежного покрова. Кроме того, скорости перемещения воздушных масс уменьшаются при приближении к поверхности почвы, в связи с чем снижается скорость поступления токсикантов в ткани растений. Поэтому у подроста наблюдаются более слабые симптомы повреждения, чем у растений материнского яруса (см.: Ставрова, 1990).

Подрост бывает *вегетативного* и *семенного* происхождения. Поэтому из общей категории подроста выделяют понятия *всходов* и *самосева*, которые обычно учитывают отдельно. При семенном размножении образуются всходы (возраст 1–2 года). Подрост семенного естественного происхождения в раннем возрасте (старше 1–5 лет), имеющий небольшую высоту, называют самосевом (см.: Мелехов, 1980). Есть мнение, что поскольку медленно растущие под пологом леса породы бывают очень малы (3–4-летние деревца), то удобнее относить ко всходам все молодые деревца высотой не выше 10 см (см.: Сукачев, Зонн,1961).

Для изучения процессов возобновления в пределах каждой пробной площади статистически равномерно закладывают несколько площадок размером 5×5 (или 2×2) м, на которых проводится учет подроста лиственных и хвойных пород. Их общая площадь должна составлять не менее 1% общей величины пробной площади. Подрост при пересчетах распределяется по группам возраста и высоты (до 1 м, от 1 до 5 м, 5 м и более), категориям жизнеспособного, сомнительного и усохшего.

Для учета всходов и самосева в пределах каждой площадки размером 5×5 м закладывают три площадки 1×1 м.

Методика описания травяно-кустарничкового яруса

Травяно-кустарничковый ярус лесных фитоценозов – более мобильный компонент, изменения его проявляются быстрее и с большей амплитудой, чем у древесного яруса. Для характеристики травяно-кустарничкового яруса необходимо определить полный флористический состав с указанием обилия по шкале Друде или любой другой шкале обилия, или покрытия (табл. 2). Кроме глазомерных оценок

Таблица 2

Оценка проективного покрытия по шкалам различных авторов

Проективное покрытие, %			Наименование шкалы				
Ср.	Мин.	Макс.	Универ.	Браун-Бланке	Миркина	Голуба	Друде
0,01	0,01	0,05	1	R	1	+	un
0,2	0,1	0,5	2	+	1	1	sol
1,1	0,6	1,8	3	1	1	1	sol-sp
3,4	1,9	5,5	4	2	2	2	sp
8,3	5,6	11,3	5	2	2	2	sp-cop
17,3	11,4	23,8	6	3	3	3	cop1
32,0	23,9	40,0	7	4	4	4	cop2
54,6	40,1	69,6	8	5	5	5	cop3
87,5	69,7	100	9	6	5	5	soc

количественных соотношений видов в фитоценозе следует использовать методы, дающие более точные сведения о степени участия разных видов в сложении фитоценоза. Например, можно определить суммарные и фракционные запасы фитомассы на единице площади (1 га). Используя общепринятые методики (Программа и методика,

1974), следует применить одноразовый укос в период максимального развития фитомассы (в условиях Среднего Урала – в июле). 15–20 площадок размером 50×50 см или 25–30 площадок размером 25×25 см равномерно распределяют по пробной площади. Растения срезают в пределах площадки на уровне земли и разбирают по видам, которые затем взвешивают в воздушно-сухом состоянии для определения запасов фракционной и общей фитомассы. Встречаемость видов определяют на 25–50 площадках размерами 25×25 см.

В моховом ярусе определяют видовой состав, измеряют общее проективное покрытие мха, величину биомассы.

Анализ структуры травяно-кустарничкового яруса. Как показатели возможных изменений в лесных сообществах, связанных с загрязнением воздуха, чаще всего используют общее количество видов и различные индексы разнообразия.

Принято считать, что высокое видовое разнообразие свойственно мезофитным условиям среды, областям с теплым климатом, климаксовым сообществам со средней степенью нарушенности, сообществам с низким растительным покровом (со сниженной конкуренцией за свет). При этом высокое видовое разнообразие не является фактором, определяющим стабильность растительных сообществ или их продуктивность, но представляет собой важный показатель структуры сообщества, связанный и с продуктивностью, и со стабильностью (см.: Василевич, 1992).

Существует несколько иерархических уровней видового разнообразия: альфа-, бета- и гамма-разнообразие (см.: Whittaker, 1972).

Альфа-разнообразие как показатель сложности сообщества характеризуется видовым богатством, количественным соотношением видов, а также выравненностью видов по показателям обилия. Чаще всего его оценивают при помощи индекса Шеннона

$$H = -\sum_{pi} \log_{pi},$$

где pi –доля обилия i-го вида от суммарного обилия всех видов в сообществе. Выравненность максимальна, когда все виды в сообществе имеют равное обилие. Существует также значительное число других индексов разнообразия, например: Q-статистика, индекс Бергера – Паркера, индекс Симпсона (см. об этом: Уиттекер, 1980; Песенко, 1982; Миркин и др., 1989; Мэгарран,1992).

Бета-разнообразие – это разнообразие растительных сообществ, сменяющих друг друга по градиенту фактора среды;

Гамма-разнообразие – видовое разнообразие в пределах ландшафта.

Для оценки сходства или различия сообществ используют различные коэффициенты сходства, например коэффициент Съеренсена – Чекановского (Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969; Миркин и др. 1989). Одни из них учитывают лишь присутствие или отсутствие вида на пробной площади, другие учитывают в той или иной форме их обилие.

Кроме того, немало ценной информации относительно биологической, экологической, географической структуры сообщества можно извлечь, если дать каждому виду характеристику по комплексу типологических признаков (биоморфологическим, географическим, эколого-ценотическим и др.). При этом за основу можно взять систему экобиоморф Д. Н. Цыганова (1976; 1984).

Первичная продукция фитоценоза также может являться хорошим показателем благоприятности или пессимальности условий среды. Однако связь ее с видовым разнообразием не является однозначной.

Характеристика деградации фитоценозов в районе стационара

В окрестностях стационара много коротко- и длительнопроизводных лесов: хвойно-лиственных (пихто-еловых, сосново-еловых, березово-еловых, сосново-березово-еловых), березовых и осиновых. Наблюдается значительное количество сосновых лесов (Прокаев, 1963).

В качестве модельного объекта были выбраны еловые леса, на примере которых достаточно четко выявляются закономерности трансформации, обусловленные прямым и косвенным влиянием техногенных поллютантов. Эти леса интересны тем, что относятся к высокоразвитым ценотическим системам. Еще В. И. Сукачев (1934) отмечал, что ель, являясь фитоценотически сильным видом, оказывает большое влияние на остальную растительность, способствуя тому, что взаимоотношения между элементами этой системы отличаются особой выработанностью. Здесь хорошо выделяются ярусы. Кроме того, в западном направлении отдельные фрагменты таких лесов сохраня-

ются вплоть до самой границы с заводом. Изучаемые ельники относятся к группе ассоциаций «ельники-зеленомошники» (*Piceetae hylocomiosa*). В основном это условно-коренные елово-пихтовые средневозрастные леса с преобладанием пихты в составе. Расположены они на пологих склонах невысоких возвышенностей.

В результате исследований в западном направлении от завода было выделено три зоны загрязнения: *фоновая* (уровень загрязнений выходит на региональный фон), *буферная* (средний уровень загрязнений, 5–12 км) и *импактная* (сильный уровень загрязнений, 1–4 км от завода). Всего было заложено 25 пробных площадей – на расстоянии в 1, 2, 4, 7 и 30 км от завода, по пять пробных площадей на каждом удалении.

Фоновая зона. Находится на расстоянии 30 км от завода. Для фоновых фитоценозов (ельников-пихтарников кислично-разнотравных) характерны свежие лесорастительные условия с режимом временного переувлажнения и сравнительно богатые серые лесные почвы.

Условно-коренной древостой на 80 % образован пихтой, на 20 % – елью и единично – березой. Большое количество пихты, видимо, определяется интенсивным отпадом перестойных деревьев ели, воздействием человека в прошлом (рубки, влияние огня), повышенной вегетативной возобновляемостью пихты после разреживания древесного полога. Наблюдается угнетение подроста. Подлесок развит слабо. Запас древесины – 280 м^3/га, доля сухостоя по запасу – 2 %, жизненное состояние древостоя – 58 % (доля деревьев первых трех категорий санитарного состояния), плотность всходов пихты – 3000 шт./га.

Для травяно-кустарничкового покрова характерна высокая наполненность растительной массой и многоярусное сложение. Проективное покрытие – 80 %. Габитус травяного покрова контрольных фитоценозов создают хорошо развитый таежный комплекс видов с доминированием кислицы и виды неморальной флоры (*Paris quadrifolia*, *Actaea spicata*, *Galium odoratum* и др.). Заметны пятна широкотравья (копытня, медуницы и др.) на фоне покрова из кислицы, цирцеи, ясменника, ясколки. Общее количество видов травяно-кустарничкового яруса – 54. Покрытие мхов – около 30 % (*Rhytidiadelphus triquetrus* (*Hedw.*) *Warnst.*, *Rhodobrium roseum* (*Hedw.*) *Limpr.*, *Mnium marginatum* (*With.*) *P. Beauv.*, *Pleurozium schreberi* (*Brid.*) *Mitt.*, *Hylocomium splendens* (*Hedw.*) *BSQ* и др.).

Буферная зона (или зона адаптации коренного сообщества к данному уровню загрязнений). Охватывает район протяженностью 5–12 км от завода.

На расстоянии 7 км от завода основные параметры древостоя близки к фоновым: запас древесины – 263 м^3/га, доля сухостоя по запасу – 5 %, жизненное состояние – 49 %, плотность всходов пихты – 2900 шт./га). Структура ассоциации не меняется по сравнению с фоном, хотя общее количество видов травяно-кустарничкового яруса уменьшается по сравнению с фоном с 54 до 43. Снижают обилие неморальные виды (*Pulmonaria obscura*, *Actae spicata*, *A. erytrocarpa*, *Asarum europaeum* и др.). Мелкотравье не реагирует на этот уровень нагрузки. Грушанка и майник даже увеличивают обилие (видимо, за счет изменения фитоценотических условий).

На расстоянии 4 км в той же буферной зоне в древесном ярусе возрастает доля сухостоя по запасу (14 %), ухудшается жизненное состояние древостоя (43 %), уменьшается запас древесины (243 м^3/га), плотность всходов пихты (1700 шт./га).

Кислично-разнотравная ассоциация сменяется на этих пробных площадях на хвощево-разнотравную. Меняется структура травостоя. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует хвощ лесной. Снижаются обилие и доля в биомассе мелкотравья – кислицы, седмичника, выпадают неморальные виды. Возрастает доля видов бедных кислых почв, увеличивается доля гемикриптофитов и бореальных голарктических видов. Общее число видов снижается до 41.

Импактная зона. Охватывает территорию на расстоянии 1–4 км от завода. В этой зоне выделяется *индустриальная пустыня* (территория завода). Встречаются мертвопокровные березняки. На расстоянии 1–1,5 км от завода представлены искусственные посадки ивы кустарниковой формы. По мере того как условия среды становятся более жесткими, происходит переход от экосистем с преобладанием деревьев к кустарниковым, а затем к травянистым и моховым ценозам.

Еловые леса сохраняются лишь в виде отдельных фрагментов или группировок, таксационные показатели которых очень низки: запас древесины – 58–112 м^3/га, доля сухостоя по запасу – 16–18 %, плот-

ность всходов пихты – 100–400 шт./га). Ассоциация – мохово-хвощевая. Из пяти десятков видов травянистых растений контрольного фитоценоза в сообществах импактной зоны остаются 16–18 видов растений. Почти полностью выпадают типично лесные виды, они встречаются в виде единичных экземпляров. В редком травяном покрове доминируют хвощи (*Equisetum sylvaticum L.*, *E. arvense L.*) и злаки (*Agrostis tenuis Sibth.*, *A. stolonifera L.*, *Deschampsia caespitosa* (*L.*) *Beauv.*, *Elytrigia repens* (*L.*) *Nevski*). Сильного развития достигает мох-эксплерент *Pohlia nutans* (покрытие – 90 %, толщина моховой подушки – 10–20 см). Подробно характер изменения параметров елово-пихтовых лесов в районе действия токсических выбросов СУМ-За описан в работах Е. Л. Воробейчика и Е. В. Хантемировой (см., например: Воробейчик и др., 1991; Воробейчик, Хантемирова, 1991; Хантемирова, 1997).

ГЛАВА 3

СОСТОЯНИЕ СООБЩЕСТВ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ

Высокая чувствительность эпифитных лишайников к атмосферному загрязнению была отмечена еще в прошлом веке (см., например: Nylander, 1866). Одновременно была высказана мысль о возможности их применения для индикации состояния воздушной среды. Основой, позволяющей использовать лишайники в экологическом мониторинге, являются большая продолжительность жизни индивидуального слоевища, отсутствие органов водо- и газообмена, низкая способность к авторегуляции и, как следствие, высокая степень зависимости от физико-химических свойств среды обитания, где в первую очередь возникают аномалии (см. об этом: Трасс, 1985; Мартин, 1987). Являясь одной из наиболее чувствительных составляющих экосистем, лишайники могут быть использованы для диагностики первых стадий поражения, когда реакция других компонентов еще не выражена.

Роль эпифитных лишайников в функционировании лесных экосистем часто недооценивается. Вследствие широкой амплитуды температур, при которых может происходить фотосинтез, большой удельной поверхности, а также механизмов адаптации к экстремальным условиям, позволяющих в короткий срок достигать оптимального уровня фотосинтеза, доля лишайников в газообмене нормально развитой лесной экосистемы представляется весьма значительной (см.: Richardson, 1973). Кроме того, вследствие сильной рассеченности талломов лишайники могут играть более важную по сравнению с высшими растениями роль в процессах, интенсивность которых связана с величиной площади поверхности: например, адсорбции веществ из воздуха и осадков (см.: Nash, Boucher, 1989). За счет этого эпифиты существенно влияют на структуру гидрогеохимического потока, изменяя путем избирательного поглощения концентрации ионов в осадках, проходящих через крону и стекающих по стволу (Lang et al., 1976).

Наиболее ярким проявлением влияния поллютантов на эпифитный покров является уменьшение видового разнообразия лишайников при приближении к источнику выбросов. При этом происходит изменение структуры эпифитных группировок от многовидовых полидоминантных до одно- и двухвидовых монодоминантных. Так, например, В. В. Горшков (1986; 1990), изучавший динамику эпифитных лихеносинузий сосновых лесов Кольского полуострова под влиянием выбросов сернистого ангидрида и тяжелых металлов, отмечает существенное угнетение лишайникового покрова вплоть до расстояния 30–40 км от источника эмиссии. Если в фоновых условиях на стволах сосен отмечено 69 видов лишайников, то на расстоянии 30–40 и 15 км лишайниковый покров представлен 22 и 4 видами соответственно, причем в последнем случае встречаемость их не превышает 5 %. При этом если на фоновой территории существенное участие в сложении лишайникового покрова принимают 15 видов, то на расстоянии 30–40 км – только 5. На расстоянии менее 8 км от источника выбросов фактически формируется лишайниковая пустыня. Исследования влияния выбросов сернистого ангидрида на эпифитные сообщества сосен в Северной Финляндии показали уменьшение количества видов макролишайников от 11–12 в фоновой зоне до 1–2 в наиболее загрязненной (см. об этом: Kauppi, Halonen, 1992).

Различная чувствительность отдельных видов лишайников к атмосферному загрязнению позволяет строить шкалы *токситолерантности* (экологические шкалы выносливости). Они основаны на регистрации распространения видов и некоторых их характеристик (жизненность, покрытие, обилие) в градиенте техногенной нагрузки. В настоящее время имеется достаточно большое количество оформленных шкал токситолерантности (полеотолерантности) для различных регионов (см., например: Трасс, 1985; Голубкова, Малышева, 1978; Горшков, 1986; Gilbert, 1970; Hawksworth, Rose, 1970; Sigal, Nash, 1983 и др.). Подавляющее большинство шкал относится к кислотному загрязнению (преимущественно SO_2), единичные работы посвящены другим поллютантам (см.: Sigal, Nash, 1983). Наиболее простым вариантом шкал являются качественные шкалы, представляющие собой список видов, разбитых на группы с различной степенью дробности. Шкалы другого типа (полуколичественные) включают в себя оценки дозы нагрузки (среднегодовые и среднезимние концентрации сернистого газа в воздухе).

Важнейшим показателем деградации лишайникового покрова является уменьшение проективного покрытия (группировок в целом и отдельных видов), являющееся результатом снижения продуктивности. При этом общее проективное покрытие снижается значительно менее резко по сравнению с покрытием доминирующих видов за счет механизма компенсаторного замещения чувствительных видов устойчивыми).

Данные о трансформации лишайникового покрова находят довольно широкое применение в области биоиндикации. Основным вариантом оформления результатов исследований являются лихеноиндикационные карты, на которых отражены зоны состояния лишайниковых сообществ, соответствующие зонам с различной степенью загрязнения среды. Несмотря на обилие разновидностей этих карт, они могут быть разделены на несколько групп:

1) карты распространения отдельных видов;

2) карты состояния эпифитных сообществ:

а) карты количества видов;

б) карты параметров сообществ: встречаемости, покрытия, жизненности и др.;

в) карты единиц эпифитной растительности;

г) карты на основе синтетических индексов: индекс чистоты атмосферы Дж. Де Слувера и Ф. Леблана (см.: De Sloover, Leblanc, 1968), являющийся суммой произведений комбинированного показателя покрытия-встречаемости и экологического индекса, отражающего чувствительность к загрязнению каждого из составляющих группировку видов, и индекс полеотолерантности Х. Х. Трасса (1985), являющийся взвешенным средним арифметическим степеней полеотолерантности видов, входящих в состав изучаемой группировки; имеются также различные модификации этих индексов;

д) карты по экологической шкале (регистрация распространения групп видов с разной степенью чувствительности).

Материалы о деградации лишайникового покрова, как правило, сопоставляются с содержанием в воздухе отдельных токсикантов, полученным путем точечных замеров и на основе моделей атмосферного переноса. При этом результаты сопоставления значительно варьируют в зависимости от местоположения района, структуры выбросов, применяемых методик и др. Так, в работе И. Бродо (Brodo, 1972) приведены данные разных авторов о концентрациях двуокиси

серы, вызывающих образование «лишайниковой пустыни». Значения эти колеблются от 0,015 ppm до 0,17–0,20 ppm.

Методика лихеноиндикационных исследований

Одним из основных условий успешного проведения лихеноиндикационных исследований является стандартизация объектов. Для описания необходимо выбрать один вид форофита, который встречается на всем градиенте нагрузки. В условиях Среднего Урала оптимальными являются береза бородавчатая (*Betula verrucosa*) и сосна обыкновенная (*Pinus sylvestrtis*). Деревья необходимо выбирать примерно одного возраста (не моложе 60 лет) и без признаков патологии.

На каждом дереве необходимо отметить количество присутствующих видов и их обилие. Для оценки обилия используют проективное покрытие или встречаемость на стволе. Проективное покрытие определяют с помощью квадрат-сетки 10×10 (или 20×20) см, которую накладывают на основании ствола, а также на высоте 1,3 м со стороны максимального покрытия лишайниками. Встречаемость определяют с помощью раздвижной рамки высотой 50 см и шириной, равной половине окружности описываемого ствола. Рамка разделена на 10 квадратов; отмечается количество квадратов, в которых присутствует вид. В качестве дополнительной меры обилия доминантного вида *Hypogymnia physodes* рекомендуется использовать высоту поднятия по стволу.

По материалам описания вычисляются:

– количество видов на пробной площади;

– видовая насыщенность (среднее количество видов на стволе);

– среднее проективное покрытие лишайников (на основании ствола и на высоте 1,3 м);

– средняя высота поднятия *H. physodes* по стволу;

– индекс полеотолерантности Трасса

$$I.P. = \sum_{i=1}^{n} \frac{a_i c_i}{c_n},$$

где n – количество видов на площади, a_i – класс полеотолерантности, c_i – покрытие i-го вида, c_n – суммарное покрытие видов. Класс полеотолерантности определяется для района исследования путем ранжирования видов по степени чувствительности и выделения нескольких (в авторском варианте – 10) групп. При этом низкие значения полеотолерантности имеют высокочувствительные лишайники, а самые высокие – устойчивые к загрязнению. Соответственно чем выше индекс полеотолерантности, тем больше степень нарушенности местообитания;

– индекс чистоты атмосферы Де Слувера и Леблана

$$IAP = \frac{1}{10} \sum_{i=1}^{n} Q_i F_i ,$$

где Q_i – экологический индекс i-го вида, F_i – комбинированный показатель покрытия встречаемости i-го вида, n – общее количество видов на пробной площади. Экологический индекс вида вычисляется для района исследования как среднее количество видов, встречающихся совместно с данным видом на всех площадях, и представляет собой фактически показатель чувствительности вида к загрязнению. Чем выше экологический индекс вида, тем выше его чувствительность к загрязнению. Соответственно чем выше значение индекса чистоты атмосферы, тем меньше степень нарушенности местообитания.

Состояние лишайниковых сообществ в районе стационара

По степени выраженности трансформации эпифитных лишайниковых сообществ территория вокруг завода может быть разделена на ряд последовательно расположенных зон. Виды – индикаторы разной степени загрязнения приведены в табл. 3.

1. Лишайниковая пустыня (от 0 до 1–3 км). Эпифитные лишайники отсутствуют; иногда развивается высокотолерантный вид *Scoliciosporum chlorococcum*. На обнаженных участках почвы обильно развивается *Saccomorpha uliginosa* (вид, обычный в незагрязненных местообитаниях на гниющей древесине).

2. Импактная зона (от 1–3 до 7–9 км). Лихенофлора представлена 4–8 наиболее устойчивыми видами, из которых существенное участие в сложении сообществ принимают 2–4 вида. Лишайниковый покров сконцентрирован у оснований стволов. Доминирует в сообществах *Cladonia coniocraea*, на стволах хвойных к ней присоединяются *Hypocenomyce scalaris* и *Hypocenomyce friesii*, реже – *Hypogymnia*

Таблица 3

Встречаемость основных видов лишайников в разных зонах нагрузки

Виды лишайников	Зоны нагрузки		
	Импактная	Буферная	Фоновая
Cladonia coniocraea	*	***	***
Hypocenomyce friesii	*	***	***
Hypocenomyce scalaris	*	***	***
Scoliciosporum chlorococcum	***	***	***
Vulpicida pinastri		**	**
Cetraria sepincola		**	**
Chaenotheca ferruginea		*	**
Cladonia fimbriata		*	**
Lecanora pulicaris		**	**
Parmeliopsis ambigua		**	**
Bryoria implexa			*
Cladonia cenotea			**
Evernia mesomorpha			**
Parmelia sulcata			**
Imshaugia aleurites			*
Usnea hirta			**

Примечание. Звездочками помечены: единичная встречаемость (*); встречаемость до 80 % (**); встречаемость 80–100 % (***).

physodes. Проективное покрытие на основании стволов сосны и березы составляет менее 10 %, что в 10–25 раз ниже фоновых значений, на ели – 15–22 % (2–4-кратное уменьшение). На высоте 1,3 м развивается только *Scoliciosporum chlorococcum*; на стволах ели и сосны спорадически отмечается *Hypocenomyce friesii*. Индекс чистоты атмосферы находится в пределах 15.

Резко замедлены темпы сукцессий лишайниковых сообществ. Заселение стволов происходит в возрасте 40–45 лет, однако вплоть до 130-летнего возраста существенная доля стволов (30–50 %) не заселена.

2. Буферная зона (от 7–9 до 13 км) занимает промежуточное положение. Уменьшение большинства параметров лишайниковых сообществ – менее сильное, значения некоторых из них сохраняются на фоновом уровне (например, высота поднятия *Hypogymnia physodes* на сосне). Увеличен размах ряда показателей – минимальные значения остаются почти на импактном уровне, в то время как максимальные близки к фоновому. Сообщества характеризуются нестабильностью состава.

Заселение стволов происходит в том же возрасте, что и на импактной территории, отдельные стволы остаются незаселенными вплоть до 110–120-летнего возраста.

3. Фоновая территория (далее 13 км). На основаниях стволов доминируют *Cladonia coniocraea* и *Cl. cenotea*, содоминант – *Hypogymnia physodes*. Проективное покрытие 80–100 %. На стволах ели и пихты постоянно присутствуют представители порошкоплодных лишайников, главным образом *Chaenotheca ferruginea*. В прикомлевой части часто развивается *Lepraria incana*, в отдельных случаях достигая покрытия 80–100 %.

На высоте 1,3 м формируются монодоминантные сообщества с доминированием *Hypogymnia physodes*, которая поднимается по стволам сосны до нескольких метров. В осветленных местообитаниях на стволах березы и сосны постоянно присутствует *Evernia mesomorpha* и представители рода *Usnea*.

Общее количество видов на фоновой территории: 17–21 на березе, 15–16 на сосне и 8–10 на ели. Заселение стволов пихты и ели происходит в возрасте 25–30 лет.

Таким образом, основными направлениями деградации эпифитных лишайниковых сообществ в районе стационара являются уменьшение количества видов и проективного покрытия лишайников вплоть до их полного исчезновения.

ГЛАВА 4

ИССЛЕДОВАНИЕ МИКОРИЗНЫХ АССОЦИАЦИЙ В ЗОНЕ СТАЦИОНАРА (НА ПРИМЕРЕ ЭКТОМИКОРИЗ)

Взаимодействие растений (автотрофных организмов) и симбиотрофных грибов (гетеротрофов), приводящее к формированию микоризных ассоциаций, или микориз, является основой существования большинства наземных экосистем. Для древесных растений характерно облигатное формирование эктомикоризных ассоциаций, для большинства травянистых растений – эндомикоризных. Многие доминанты напочвенного покрова бореальных лесов (растения сем. *Ericaceae* и *Vacciniaceae*) также облигатно микотрофны и образуют микоризы эрикоидного типа.

Результатом взаимодействия симбионтов в микоризных ассоциациях является существенное расширение адаптивных возможностей каждого вида, вступающего в симбиоз, благодаря чему в большинстве растительных сообществ доминантами оказываются высокомикоторфные растения. Микоризные грибы, в частности эктомикоризные, также выступают в роли доминантов в почвенных мико- и микробоценозах таежных лесов, развивая большую биомассу и активно влияя на прочие группы организмов. Суть взаимоотношений симбионтов в микоризах сводится к «взаимовыгодному» обмену органическими и неорганическими соединениями, а также к взаимной регуляции ростовых и формообразовательных процессов. Грибы эффективно улавливают, депонируют и перераспределяют в корни растений минеральные вещества (преимущественно азот и фосфор), в свою очередь получая от растений органические углеродсодержащие соединения (продукты фотосинтеза). Обзоры по строению и физиологии микоризных ассоциаций содержатся в работах Н. М. Шемахановой (1962), Н. В. Лобанова (1971), И. А. Селиванова (1981), И. В. Каратыгина (1993) и др. В соответствии с современными представлениями взаимодействие между растениями и микоризными грибами в значительной мере определяет видовое разнообразие, продуктивность и устойчивость наземных экосистем (см.: Каратыгин, 1993; Read, 1998; Heijden van der et al., 1998).

Большое экологическое значение микоризных ассоциаций определяет важность изучения их реакций на техногенные воздействия. Являясь физиологически активными всасывающими органами, находясь на границе между почвой и корнями растений и будучи также зависимыми от состояния ассимилирующих органов растений, микоризы реагируют как на загрязнение атмосферы газообразными поллютантами, так и на такие типы техногенного воздействия, которые оказывают негативное воздействие на биоту через трансформацию почвенных характеристик.

В биоиндикационных исследованиях изучение микориз не имеет явных преимуществ по сравнению с большинством других биологических индикаторов, так как чувствительность эктомикоризных симбиозов к техногенным нагрузкам невысока, к тому же на настоящий момент нельзя дать однозначной характеристики реакций эктомикориз на различные типы техногенных воздействий. Однако экологическая индикация по состоянию микориз имеет одно явное достоинство: таким способом непосредственно оценивается состояние системообразующих для лесной экосистемы связей между организмами различных трофических уровней (см.: Весёлкин, 1996).

Как уже указывалось, для древесных растений – доминантов бореальных экосистем, и хвойных и лиственных, – характерны эктомикоризы. Поскольку поражение древесного яруса является наиболее заметным симптомом поражения экосистем и причиной, «запускающей» механизмы деградации прочих компонентов экосистем, в дальнейшем рассмотрены методы исследования и основные аспекты реакции на техногенные воздействия именно эктомикоризных ассоциаций.

Методы исследования микориз

Методы полевых исследований

Исследование эктомикориз в любых экологических ситуациях, различных градиентах внешних условий (в том числе и в условиях техногенных воздействий) логично проводить как часть комплексных исследований природных сообществ в данных условиях. Поэтому

пробные площади, на которых производится сбор материала, лучше всего совмещать с постоянными пробными площадями, заложенными для исследования фитоценозов. В противном случае пробные площади закладываются по тем же критериям, что и пробные площади для описания растительности с установлением минимума необходимых характеристик (состав древостоя, сомкнутость крон, характеристика возобновления, развитость напочвенного покрова, морфология почв, особенно верхних горизонтов, интенсивно осваиваемых корнями).

Сбор материала (образцов корневых систем) для характеристики микоризообразования необходимо проводить во всех намеченных точках в максимально сжатые сроки, так как сезонные различия в обилии и строении микориз могут быть значительны. Обязательно должен соблюдаться также принцип отбора материала с одного и того же субстрата во всех точках исследования. *Ювенильные* растения осторожно извлекаются из почвы ножом или совком; в случае уплотненного субстрата можно извлекать из почвы ком, полностью вмещающий корневую систему, с последующим осторожным отряхиванием почвы. Фиксировать такие растения удобно в пенициллиновых пузырьках, этикетируя их прямо в поле. Можно фиксировать и обворачивая группу растений с одной пробной площади (или одного типа субстрата) в марлю с последующим помещением в тару. Фиксировать можно в 4 %-м формалине, ацетоформоле, хромово-уксусной смеси. Наиболее доступный фиксатор – формалин, он дает вполне удовлетворительные результаты. Объем выборки при проведении экологических исследований должен составлять не менее 50 особей из одного варианта.

При исследовании более старших растений, относящихся к категории *подроста*, их также лучше собирать полностью, вместе с надземной частью, или перед фиксацией и этикетированием измерять общую высоту, приросты, устанавливать возраст и жизненное состояние особи. Извлечение корневых систем особей в возрасте старше 10 лет из почвы практически невозможно провести без повреждения и обрывов корней, поэтому фиксировать следует только наименее поврежденные участки проводящих корней с представленными на них микоризами. Фиксировать удобно в банках и канистрах в 4 %-м растворе формалина, обертывая каждый образец в марлю. Объем выборки – 30–50 особей из каждого варианта.

При исследовании микориз *растений первого яруса* извлечение неповрежденных корневых мочек из почвы становится довольно трудной задачей. Лучше всего отбор образцов проводить из стенки траншеи или почвенного разреза, обязательно записывая почвенный горизонт, из которого извлечены микоризы. Во многих случаях при исследовании микориз взрослых растений приходится ограничиваться изучением их разнообразия и внутреннего строения, без учета количественных параметров микоризообразования. В таких случаях можно извлекать образцы микориз, не выкапывая разрезов, пользуясь лопатой или почвенными бурами, различными трубами и т. п. Определенную сложность при исследовании микориз взрослых растений представляет задача отличения корней и микориз разных видов деревьев в смешанных древостоях. Поэтому предварительно, путем тщательной раскопки скелетных и проводящих корней, следует ознакомиться с особенностями морфологии корней и микориз исследуемых видов. Фиксировать образцы корней удобно в пенициллиновых пузырьках.

Методы камеральной обработки

Эти методы подробно описаны Н. В. Лобановым (1971) и И. А. Селивановым (1981). Камеральная обработка является более трудоемкой процедурой, чем сбор материала. Ниже рассмотрены некоторые особенности методики, основанные на нашем опыте и вытекающие из специфики задачи – исследования микориз в условиях загрязнения.

Всего можно выделить 4 группы параметров, с разных сторон характеризующих состояние эктомикоризных ассоциаций: 1) количественные (счетные); 2) морфологические параметры развития микориз; 3) разнообразие микориз; 4) параметры внутреннего (анатомического) строения микориз.

При исследовании *количественных характеристик* развития микориз (такие параметры, как количество микориз у одной особи растения, плотность микориз, интенсивность микоризации) следует определиться с выбором счетной единицы. Можно подсчитывать, во-первых, количество микориз, т. е. структур, развивающихся из одного короткого бокового сосущего корешка, прикрепляющихся к проводящему корню в одном месте. Во-вторых, можно подсчитывать количество микоризных окончаний, т. е. терминальных микоризных ответвлений корневой системы (следует учитывать, что одна микориза может включать несколько микоризных окончаний). Иногда

выбор счетной единицы оказывает существенное влияние на конечные выводы. При подсчете количества микориз следует отдельно учитывать и немикоризные боковые сосущие корни, которые по внешнему виду, при известном навыке, можно надежно отличать от микориз (критерии отличий см.: Лобанов, 1971; Селиванов, 1981).

Одновременно с учетом количественных параметров следует учитывать *признаки морфологического* (*внешнего*) *строения* микориз, основными из которых являются частота встречаемости разветвленных микориз, степень и способ их ветвления. Данные параметры в большинстве случаев оказываются довольно чувствительными к техногенным вмешательствам. Следует также обращать внимание на размеры микориз, измеряя длину у определенного числа случайно отобранных микориз в каждом образце. Исследование счетных и морфологических параметров развития микориз проводится под бинокуляром, при этом удобно разработать бланк описания одного образца и вносить в него все снимаемые показатели. На данном этапе камеральной обработки случайным образом осуществляется также отбор микориз от каждого растения или образца (по 5–10 штук) для последующего анатомического анализа.

Известны различные способы классификации микориз. В России (и бывшем СССР) при исследовании *разнообразия эктомикориз* широко использовалась классификация микориз Т. Доминика (см.: Доминик, 1963); переработанный вариант этой системы с определительной таблицей и хорошими рисунками приводится в монографии И. А. Селиванова (1981). При выборе данного способа требуется приготовление значительного количества тонких срезов (толщиной 10–20 мк), которые лучше делать на замораживающем микротоме, так как это менее трудоемко, чем заливка в парафин. Качество срезов при использовании замораживающего микротома вполне удовлетворительно; срезы, сделанные от руки, не дают требуемого качества. Приготовленные срезы можно помещать в глицерин и просматривать без окрашивания или окрашивать различным образом в соответствии с известными рекомендациями (см., например: Шемаханова, 1962; Лобанов, 1971; Селиванов, 1981).

Более доступным способом классификации эктомикориз и особенно пригодным в различного рода экологических исследованиях является классификация их по внешним признакам строения – таким, например, как цвет микориз, характер поверхностных гифальных образований и способ ветвления микориз. Примеры подобных классификаций приводятся в ряде работ (см.: Семенова, 1980; Мартикайнен, 1985; Dighton, Skeffington, 1987; Danielson, Pruden, 1989). Нами предложен способ классификации микориз хвойных при исследовании их разнообразия в условиях техногенного загрязнения (см.: Весёлкин, 1997). При использовании подобных классификаций необходимо учитывать, что при фиксации в формалине цвет микориз заметно меняется в сторону потемнения. Безусловным достоинством способов классификации микориз по макропризнакам является возможность изучения их разнообразия без приготовления срезов, что снижает трудозатраты и дает возможность анализировать большой объем материала. Информацию о разнообразии микориз, обнаруженных в одном образце, удобно заносить в те же бланки, что и информацию о количестве и внешнем строении микориз.

Внутреннее строение микориз изучается под микроскопом на тонких срезах одновременно с исследованием разнообразия микориз по методу Доминика – Селиванова. Обязательно измеряется толщина грибного чехла и общий диаметр микоризного окончания. По нашим наблюдениям и литературным данным, толщина микоризного чехла, как правило, зависит от уровня загрязнения территории.

В дальнейшем есть смысл определить относительный вклад грибного симбионта в формирование общего объема микоризы по следующей формуле:

$$V_ч = \frac{(R^2 - r^2)}{R^2} \times 100\%,$$

где $V_ч$ – доля объема, занимаемого микоризным чехлом в микоризном окончании, R – радиус всего микоризного окончания, r – радиус тканей собственно корня растения в микоризном окончании.

Таким образом, показатель доли объема, который занимает грибной чехол в общем объеме микоризы, учитывает как собственно толщину чехла, так и общие поперечные размеры микоризного окончания. Можно предполагать, что этот параметр характеризует, во-первых, долю ресурсов, затрачиваемых растением на формирование «тела» грибного симбионта, а во-вторых, соотносится с уровнем функцио-

нальной активности гриба. В целом, если наблюдается изменение доли объема микоризного чехла в каком-либо градиенте условий, то можно говорить об изменении во взаимоотношениях симбионтов, в то время как изменение толщины чехла необязательно указывает на то, что взаимоотношения растения и гриба изменяются.

Следует также обращать внимание на такие признаки, как глубина распространения сети Гартига по межклетникам клеток коры корня и количество слоев отмерших («таннинoвых») клеток коры корня. Данные признаки могут указывать на уровень жизненности микориз. Глубина распространения сети Гартига определяется как отношение числа слоев клеток коры корня, охваченных гифами гриба, к общему числу слоев клеток коры корня (данный параметр желательно определять после предварительного окрашивания). Отмершими считаются клетки, которые располагаются на периферии коры корня непосредственно под грибным чехлом и легко идентифицируются по темной окраске и потере тургора. Полезным при исследовании строения микориз в условиях техногенных нагрузок может оказаться также установление частоты встречаемости внутриклеточной инфекции. Определение этого показателя возможно только после окрашивания срезов.

Развитие микориз в разных зонах техногенной нагрузки

В зоне действия выбросов СУМЗа исследованы эктомикоризные ассоциации, формирующиеся на корнях основных лесообразующих хвойных растений: сосны, ели и пихты. Микоризы темнохвойных видов собирались на ключевых участках, расположенных на расстоянии 2; 4,5; 7 и 30 км в западном направлении от предприятия; пробные площади совмещены с площадями, на которых производилось описание растительности и других компонентов экосистем. У пихты исследовались микоризы всходов (возраст 2 года) и подроста (возраст 5–16 лет), у ели – микоризы подроста. Образцы микориз сосны собраны в искусственных сосновых древостоях, культурах возраста 30–40 лет, расположенных в северном и западном направлениях от источника загрязнения. Основные закономерности преобразования строения микориз разных видов растений в градиенте загрязнения сходны и могут быть охарактеризованы следующим образом.

Количественные характеристики микоризообразования. При приближении к источнику загрязнения заметно возрастает плотность микориз и (или) микоризных окончаний, локализованных на проводящих корнях растений. При этом интенсивность микоризации (важная характеристика успешности микоризообразования) или не изменяется по сравнению с фоновыми значениями, или оказывается несколько пониженной. В целом можно сделать вывод, что при высоких концентрациях тяжелых металлов в подстилке и почве микоризообразование у хвойных не подавляется. При загрязнении интенсифицируется процесс возникновения коротких боковых сосущих корней, что и приводит к возрастанию количества микориз у одной особи.

Вывод об отсутствии негативных последствий загрязнения изучаемого типа на развитие микориз подтверждается в некоторой степени при рассмотрении *морфологических параметров строения микориз.* Установлено, что по мере возрастания уровня техногенной нагрузки возрастает доля сложных, разветвленных микориз. Увеличивается, во-первых, частота их встречаемости, и, во-вторых, возрастает доля образцов, в которых представлены интенсивно ветвящиеся микоризы. В условиях загрязнения, однако, уменьшается длина корневых ответвлений последнего порядка (корневых и микоризных окончаний), что указывает на повреждение тонких корней.

Разнообразие микориз по мере приближения к источнику загрязнения снижается, что выражается как в уменьшении показателей богатства разновидностей микориз, так и в возрастании степени доминирования наиболее обычных их разновидностей. Снижение разнообразия микориз, хотя и достоверное, не является резким, катастрофическим. Эти закономерности обнаруживаются при использовании различных схем классификации эктомикориз. На фоне общего снижения разнообразия в условиях загрязнения происходит преобразование внутренней структуры наборов разновидностей микориз, что особенно заметно при использовании классификации микориз, основанной на учете особенностей строения грибных чехлов.

Внутреннее строение микориз под влиянием токсической нагрузки изменяется. У некоторых исследованных групп растений (всходы пихты, подрост ели) в зоне максимального загрязнения формируются в среднем более толстые, мощные микоризные чехлы, чем в

фоновых условиях. Это происходит одновременно с возрастанием поперечных размеров микоризных окончаний в целом. Но приращение толщины чехлов выражено гораздо сильнее, чем возрастание диаметра тканей собственно корня растения в микоризном окончании, что приводит в результате к тому, что грибной симбионт вносит на загрязненных территориях заметно больший вклад в формирование общего объема микориз, чем в фоновых условиях. Можно, таким образом, говорить, что взаимоотношения симбионтов изменяются в зависимости от уровня загрязнения территории. У других групп растений (сосна, подрост пихты) изменения средней толщины микоризных чехлов в градиенте загрязнения не происходит.

В условиях загрязнения возрастает также доля микориз, имеющих отмершие клетки коры корня, что указывает на снижение жизненности микориз, интенсификацию процессов их отмирания и, наконец, на снижение поглощающей активности микориз.

При попытке выбора параметров, пригодных для индикационных исследований, оказалось, что наиболее тесно связаны с уровнем загрязнения территории признаки, характеризующие интенсивность ветвления микориз. В силу того, что наличие тех или иных разновидностей микориз на определенной территории является дискретной характеристикой, изменяющейся по принципу присутствия/отсутствия, в качестве индикационных могут быть использованы также параметры разнообразия микориз. На основании перечисленных признаков построена простая шкала состояния микориз темнохвойных растений в условиях загрязнения экосистем тяжелыми металлами в комплексе с SO_2 (см. об этом: Весёлкин, 1996).

ГЛАВА 5

СОСТОЯНИЕ ПОЧВЕННОЙ БИОТЫ

Существеннейшую роль в устойчивом функционировании почвы, поддержании и увеличении ее плодородия играет почвенная биота. Она служит одним из основных звеньев биологического круговорота в наземных экосистемах. В настоящее время общепринято положение, что основное участие в деструкции органического вещества принимают две группы организмов – сапрофаги мезофауны и целлюлозоразлагающая микрофлора (см.: Тейт, 1991). При этом сапрофаги выступают основными первичными деструкторами органики (см.: Стриганова, 1980; 1989), а микроорганизмы – минерализаторами (см.: Аристовская, 1980). Прочие группы (микроартроподы, нематоды, простейшие и др.) оказывают лишь определенное регулирующее действие на протекание деструкционных процессов (Moore, Walter, 1988). Отсюда, в частности, следует вывод, что выполняемые почвенной мезофауной и целлюлозоразлагающими микроорганизмами функции полностью не могут быть заменены никакой другой группой организмов.

Учитывая уникальную биоценотическую роль почвенной биоты, можно предполагать, что подавление ее активности будет приводить к необратимым изменениям почвы и в конечном итоге, через уменьшение почвенного плодородия, влиять на продуктивность экосистем и их устойчивость, т. е. на те параметры, которые должны рассматриваться в качестве базовых при оценке состояния природных комплексов. Поэтому параметры почвенной биоты должны включаться в качестве обязательного элемента в системы экологического мониторинга и экологической экспертизы.

В качестве основных параметров почвенной биоты целесообразно выбрать следующие:

1) состояние лесной подстилки (интегральный показатель функционирования сапрофильного комплекса почвенной биоты);

2) характеристики населения почвенной мезофауны (основной первичный деструктор активных фракций опада);

3) активность функционирования сапрофитной микрофлоры (основной минерализатор целлюлозы).

Состояние лесной подстилки обычно характеризуют следующими показателями:

– запас (единица массы на единицу площади),

– мощность (в см),

– степень разложенности (соотношение запасов или мощностей подгоризонтов подстилки),

– подстилочно-опадочный коэффициент (отношение массы подстилки к массе опада за год, интерпретируется как время в годах, необходимое для разложения ежегодного опада).

Традиционно в качестве основных показателей населения почвенной мезофауны рассматривают:

– общую плотность (биомассу),

– групповой состав (соотношение обилий основных таксонов),

– трофическую структуру,

– вертикальную стратификацию плотности.

Состояние почвенной микрофлоры обычно оценивают по следующим параметрам:

– общая численность,

– групповой (видовой) состав,

– длина мицелия (доля живого мицелия в общей длине),

– скорость утилизации различных субстратов (целлюлозы, глюкозы и др.),

– активность почвенных ферментов,

– почвенное дыхание (скорость выделения углекислого газа, состав почвенного воздуха).

Роль почвенной мезофауны в природе. К почвенной мезофауне относят крупных (от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров) беспозвоночных животных, которых можно легко учесть с помощью ручной выборки (см.: Количественные методы, 1987). Основу населения почвенной мезофауны в большинстве лесных экосистем умеренного пояса составляют олигохеты (люмбрициды и энхитреиды), двупарноногие и губоногие (геофилиды и литобииды) многоножки, паукообразные (пауки и сенокосцы), мокрицы, личинки и имаго жужелиц, стафилинид, щелкунов, долгоносиков, мягкотелок, пластинчатоусых и других семейств жесткокрылых, личинки двукрылых, чешуекрылых и перепончатокрылых, моллюски.

На долю почвенной мезофауны приходится 65–85 % общей зоомассы в лесах гумидной зоны (см., например: Покаржевский, 1985; Криволуцкий, 1994), что определяет ее значение в функционировании экосистем. Особенно важна биоценотическая роль крупных почвенных сапрофагов, которая интенсивно изучалась начиная с классической работы Ч. Дарвина, посвященной дождевым червям. К настоящему времени она исследована достаточно полно (см.: Атлавините, 1990; Гиляров, Стриганова, 1978; Зражевский, 1956; Козловская 1976; Соколов, 1956; Стриганова, 1980, 1989; Edwards, 1981; Sharma, Madan, 1983 и др.).

Наиболее важный момент связан с потреблением и переработкой растительного опада. Приведем лишь некоторые примеры многочисленных наблюдений и экспериментов, дающих представление о масштабе участия сапрофагов в процессах деструкции. В хвойных лесах в местах с высокой численностью дождевых червей исчезновение подстилки с поверхности почвы происходит в 8 раз быстрее, чем там, где черви отсутствуют (см. об этом: Стриганова, 1980). В широколиственных лесах в местах наибольшей активности червей подстилка исчезает уже к началу лета, что может даже инициировать грязевую эрозию (см.: Hoof, 1983). В лабораторных экспериментах (см.: Перель, 1979) за пять месяцев при исключении сапрофагов подстилка разложилась очень слабо, а при их активном участии – почти полностью, кроме того, наблюдалось формирование гумусового профиля. В полевых экспериментах при исключении сапрофагов опад березы разложился за год на 28–39 %, а при их участии – на 90–99 % (там же).

Немаловажна роль сапрофагов мезофауны в гумификации растительных остатков и образовании структуры почвы. Дождевые черви, питающиеся аморфной органикой, пропускают через себя огромное количество почвы. Оценки этого круговорота дают величины от 2 до 250 т /га почвы в год в лесных зональных экосистемах (см.: Edwards, 1981) и до 260 т/га в высокопродуктивных экосистемах пойм (см.:Sharma, Madan, 1983). Это приводит к тому, что весь слой почвы толщиной 20–25 см проходит через пищеварительный тракт червей за 65 лет (см.: Атлавините, 1990). По другим оценкам продукция копролитов за вегетационный период составляет 10 кг/м^2, что примерно равно 14 мм верхнего слоя почвы (см.: Scheu, 1987). В кишечнике сапрофагов органика гумифицируется – образуются устойчивые комплексы

гуминовых кислот с глинистыми почвенными минералами. При высокой численности сапрофагов происходит формирование тонкозернистого гумуса типа *мулль* или *модер* (большая часть гумифицированного материала находится в виде стабильных минерально-гуминовых комплексов, отличающихся высокой водопрочностью и представляющих основу почвенной структуры). В отсутствие почвенных сапрофагов в результате деятельности только микроорганизмов образуется грубый гумус типа *мор* с большим количеством неразложившихся, сохранивших клеточную структуру частиц и с высоким содержанием кислых промежуточных продуктов распада. Почвы с таким типом гумуса характеризуются малым содержанием биогенов и низкой продуктивностью (см.: Гиляров, Стриганова, 1978).

Можно выделить также следующие аспекты функциональной роли почвенных сапрофагов в наземных экосистемах:

– обогащение почвы биогенным кальцитом, что имеет существенное значение для агрохимических и физических свойств почвы (происходит нейтрализация кислых продуктов разложения органики и повышение pH почвенного раствора);

– увеличение порозности и аэрации почвы при прокладывании ходов, что способствует развитию аэробной микрофлоры и улучшению водно-воздушных свойств почвы;

– активизация микробиологических процессов (в частности, копролиты червей – центры биологической активности почвы, в них значительно интенсивнее происходит минерализация органики); инокуляция почвы микроорганизмами, избирательная стимуляция некоторых групп целлюлозоразлагающих бактерий и грибов;

– обогащение почвы доступными растениям формами азота и витаминами группы В. Например, с экскрементами и трупами червей в почву возвращается ежегодно до 10 г/м^2 азота (см.: Стриганова, 1980), что соизмеримо с величинами несимбиотической фиксации атмосферного азота микроорганизмами;

– частичная минерализация органики и увеличение подвижности ряда элементов-биогенов. Например, содержание в экскрементах дождевых червей обменного кальция выше, чем в почве, в 1,4 раза, доступного растениям фосфора – в 7,5 раз, калия – в 11,2 раза, нитратов – в 4,7 раза (там же).

Методы изучения почвенной биоты

Учет почвенной мезофауны

Методы количественного анализа почвеной фауны подробно описаны в ряде руководств (см., например: Количественные методы..., 1987; Фасулати, 1971; Methods..., 1996), следуя которым, дается их краткое описание в данном разделе.

Методы учета почвообитающих животных условно можно разделить на прямые и косвенные. Прямые методы позволяют получить цифры, показывающие количество учитываемых объектов либо на единицу площади поверхности почвы, либо на единицу объема почвы. Косвенные методы хотя и не дают достаточно надежного представления о численности объекта учета, но позволяют сравнить заселенность разных участков.

Работа с почвенной фауной обычно складывается из нескольких этапов:

1) сбор материала (в полевых условиях);

2) первичная камеральная обработка материала (в полевых условиях);

3) определение систематической принадлежности собранных животных (в лабораторных условиях);

4) обеспечение хранения материала для дальнейших специальных исследований или передача его специалистам для подробного определения животных.

Ручная разборка проб почвы. Для учета всех групп почвенных беспозвоночных ручная разборка проб на месте в полевых условиях – метод, дающий наиболее объективные данные о порядке численности и соотношении встречаемости отдельных таксонов и экологических групп. Он универсален, технически прост и применим при работах на почвах с разным механическим составом. При раскопках во влажное время года и во влажных местах оптимальным размером пробы является 0,25 м^2 (50×50 см). Там, где позволяет механический состав почвы, рекомендуется брать пробы площадью в 1/16 м^2 (25×25 см). При этом можно увеличить число проб с одного участка в 2–3 раза. Число проб на одном участке должно быть не менее 10 при размере пробы 1/4 м^2 и не менее 20 при размере 1/16 м^2.

Поскольку численность почвенных беспозвоночных в конечном итоге рассчитывается на единицу поверхности (на 1 м^2), а при рас-

копках определяется число беспозвоночных во всем столбе выкапываемой пробы, пробу приходится брать до нижнего предела встречаемости почвенных животных. При достаточно высокой влажности бывает возможным ограничиться слоем глубиной до 30–50 см.

Процесс взятия пробы происходит следующим образом. Вначале отмечают площадь пробы. Затем от границ отмеренной площадки отгребают в разные стороны опад или подстилку. Рядом с пробой с одной или с двух сторон раскладывают клеенку, лист полиэтилена, мешковину или другую плотную материю, на которую потом и помещают выбираемую из пробы почву. Сперва с площади пробы на клеенку снимают руками опад и другие растительные остатки, которые тщательно вручную перебирают, учитывая и собирая всех найденных при этом животных. Можно выщипать траву для облегчения дальнейшей разборки почвы из верхнего слоя. После удаления разобранных растительных остатков приступают к выкапыванию почвы с площади пробы лопатой. Выбрасываемые на разложенную рядом с пробой клеенку небольшие порции земли тщательно перебирают руками, причем более крупные комья приходится разбивать, а сплетения корешков и дерновину – разрывать. Всю землю из разбираемого слоя порцию за порцией перетирают на весу между ладонями, тщательно следя за всей осыпающейся на клеенку землей и собирая падающих и легко при этом обнаруживаемых животных.

Животных собирают отдельно из каждой пробы и каждого слоя. Для фиксации материала удобно использовать либо маленькие пробирки (длиной 4–5 см и диаметром 1–2 см), либо флаконы из-под пенициллина. Беспозвоночных для специальной фиксации (дождевые черви) помещают в матерчатые мешочки или баночки с небольшим количеством взятой из пробы почвы. Всех найденных при раскопках животных (в том числе и раздавленных, непригодных для фиксации или убежавших) тут же записывают в дневник с той точностью определения, которая доступна на месте, или под условными наименованиями. Фиксацию живых объектов и консервацию собранного материала проводят в камеральных условиях.

Удобно практиковать следующую последовательность работ: в поле отбирать всю подстилку в полиэтиленовые пакеты (которые необходимо с этикеткой плотно завязать) и разбирать слои почвы; в полевом лагере или в стационаре – разбор подстилки (за столами,

что резко увеличивает точность учетов) и первичная камеральная обработка материала (фиксация, написание этикеток).

Просеивание субстрата на ситах. Метод этот может быть рекомендован для сбора беспозвоночных из лесной подстилки, мха. Удобно пользоваться колонками стандартных почвенных сит. При этом достаточно трех-четырех сит (с диаметром отверстий 5; 2; 0,5 мм), дна и крышки. Субстрат нагребают в верхнее сито. Колонка несколько раз энергично встряхивается в вертикальной и горизонтальной плоскости; после чего верхнее сито опорожняют и вновь заполняют субстратом. Эту операцию повторяют несколько раз, после чего колонку последовательно разбирают, извлекая беспозвоночных пинцетом. Разборку сит нужно производить в тени, поскольку на солнце животные начинают быстро двигаться и чаще уходят из сита. Субстрат из сит удобно разбирать в белой кювете (или фотокювете с подложенной под нее белой бумагой). При просеивании частично теряются крупные формы, не прошедшие через верхнее сито. Поэтому удобно работать вдвоем, одновременно бегло просматривая сброшенный в него субстрат на клеенке или бумаге. Этот способ позволяет значительно экономить время и не требует постоянного напряженного внимания, что дает более стабильные результаты учета. Сочетая колонку сит с предварительным просеиванием на сите большого объема с крупной сеткой можно получить особенно значительную экономию времени по сравнению с ручной разборкой. Работая с ситами, нужно сохранять их сухими (беречь от дождя, не просеивать слишком влажные субстраты) и следить, чтобы их отверстия не забивались.

Учет беспозвоночных ловушками и ловчими канавками. При раскопках и ручной разборке проб недоучитываются некоторые крупные хищные жужелицы, пауки, которые в дневное время находятся в укрытиях. Поверхностные активно передвигающиеся формы нередко концентрируются в определенных микробиотопах с наиболее благоприятными для них условиями. Поэтому наряду с методом раскопок чаще всего применяется относительный метод учета ловушками. Используются ловчие банки с фиксирующими жидкостями – ловушки Барбера.

Метод ловушек позволяет учитывать динамическую плотность, т. е. число особей, пересекающих в единицу времени линию определенной длины (поперечник банки, длина ловчей канавки). Она, есте-

ственно, выше у более подвижных, много и быстро бегающих форм. Эта характеристика для большинства напочвенных беспозвоночных определяется активностью в значительно большей степени, чем численностью. В качестве ловушек удобно использовать стеклянные банки объемом 0,6; 0,8 и 1 л или 1,5–2-литровые полиэтиленовые баллоны из-под минеральной воды (нижние части). Пользоваться жестяными консервными банками (без фиксирующей жидкости) нежелательно, их стенки недостаточно гладкие. Уловистость полиэтиленовых банок меньше по сравнению со стеклянными. Уловистость ловушек с фиксатором выше, чем пустых, так как мелкие насекомые способны уходить из пустых сосудов. В качестве фиксатора чаще всего используется 2–4 %-й формалин или этиленгликоль (можно также использовать и другие жидкости, например тосол).

Банки нужно вкапывать так, чтобы их края приходились вровень с поверхностью почвы, отгребая рыхлую подстилку, чтобы их не заливала вода, стекающая по склону или собирающаяся в понижениях. Размещать банки на участке необходимо в линию через равные промежутки. В каждом биотопе нужно иметь не менее 10 ловушек.

Проверять ловушки необходимо через равные промежутки времени (например, через сутки, через 5 суток или 1 раз в неделю). Содержимое банки (без фиксатора) вытряхивают по частям в кювету и выбирают животных пинцетом. При работе с фиксатором удобно иметь с собой лишнюю пустую банку с металлическим кольцом по наружному диаметру горла и кусок мельничного газа. Содержимое ловушки выливается на мельничный газ, прижатый к горлу свободной банки кольцом, после чего фиксатор сливается обратно в ловушку, а животные собираются с мельничного газа.

Учет энхитреид. Энхитреиды из-за своих мелких размеров сильно недоучитываются методом ручной разборки. Поэтому для их учета применяют специальный метод. На носик большой полиэтиленовой воронки (диаметр около 10 см) надевают резиновую трубку с зажимом, под которую подставляют сосуд. В воронку наливают воду, а в верхней части воронки укрепляют сито, на котором распределяют пробу почвы так, чтобы почва оказалась погруженной в воду. Над пробой включают 60-ваттную электрическую лампочку. При нагреве пробы энхитреиды мигрируют вниз и, проползая сквозь ячейки сита, тонут в воде, накапливаясь в носике воронки и в резиновой трубке.

После 3 часов выгонки открывают зажим, и черви со струей воды попадают в подставленный сосуд, после чего их легко подсчитать. Подсчет ведут под бинокуляром на малом увеличении в чашках Петри. Фиксировать энхитреид нет необходимости, т. к. их определение до вида возможно только в живом состоянии. Воронки монтируют в батарею по 10–15 штук. Размеры проб 5×5 см. Нагревание ведут осторожно, чтобы не травмировать животных.

Фиксация почвенных беспозвоночных. Личинок насекомых с сильно склеротизированными покровами (проволочники) и литобиид фиксируют 70 %-м спиртом с добавлением глицерина (2–3 %-го). Глицерин способствует сохранению эластичности покровов. Через 2–3 недели материал переносят в чистый 70 %-й спирт, в котором он сохраняется годами.

При фиксации личинок насекомых с более мягкими покровами (личинки мягкотелок, жужелиц) рекомендуется добавлять в спирт некоторое количество формалина. Для длительного хранения эти личинки необходимо через несколько недель перенести в спирт.

Крупные личинки с белыми мягкими покровами (личинки пластинчатоусых, долгоносиков, многих двукрылых) в спирте или формалине темнеют и теряют свою форму вследствие микробиальных процессов, развивающихся в их кишечнике после фиксации, пока фиксатор не пропитает все внутренние органы. Поэтому их рекомендуется фиксировать кипятком. Личинок заливают кипящей водой, а после того, как они всплывают, помещают в спирт. При обваривании кипятком происходит свертывание белков, что способствует сохранению формы тела и окраски покровов. Крупные личинки следует проварить в кипятке 2–3 мин. При этом нужно следить, чтобы поверхность воды, в которой варятся личинки, была спокойной. При бурном кипении пузырьки воздуха, выделяющиеся из тканей животных, могут деформировать их тело. После фиксации кипятком личинки рекомендуется некоторое время держать в спирте с примесью формалина, а затем уже переносить их в чистый 70 %-й спирт.

Дождевых червей фиксируют слабым раствором формалина, в котором они сначала очень активно двигаются, извиваются, а затем погибают в скрученном состоянии. Сразу после того как животные перестанут двигаться в растворе, их надо вынуть, расправить на фильтровальной бумаге и ваткой стереть слизь. Через несколько минут, когда

черви несколько подсохнут и зафиксируются в расправленном состоянии, их помещают в длинные химические пробирки с 4 %-м раствором формалина, в котором они долго сохраняют форму тела.

Фиксаторы. Для фиксации мезофауны наиболее широко применяются 70–80 %-й этиловый спирт и 4 %-й формалин. При разведении спирта и формалина для приготовления фиксатора необходимо использовать дистиллированную, дождевую или несколько раз прокипяченную воду. В случае разведения этих реактивов жесткой водой часто наблюдается выпадение хлопьевидного осадка.

Обычный спирт имеет крепость 96 %. Перед тем как спирт использовать для фиксации животных, его следует разбавить водой до 70 %. Спирт большей крепости непригоден для хранения животных, т. к. они делаются хрупкими и ломкими. Нельзя использовать и более слабый спирт, т. к. в нем материал может загнить.

Для разбавления спирта и других жидкостей необходимо использовать мерную посуду (цилиндры, мензурки и т. д.). Чтобы не вычислять каждый раз, сколько надо добавить воды, чтобы получить спирт желаемой крепости, можно воспользоваться следующим правилом: налить столько миллилитров спирта крепостью 96 %, сколько градусов должно содержаться в получаемом спирте, и долить водой до объема 96 мл. Например, необходимо получить спирт крепостью 70 %. Тогда к 70 мл 96%-го спирта доливается 26 мл воды – и получается спирт приблизительно необходимой крепости.

После того как животные опущены в спирт, он изменяет свою концентрацию за счет воды, содержащейся в тканях. Поэтому спирт следует через два-три дня заменить свежим. В банках, где заспиртованы особенно крупные животные, спирт приходится менять два-три раза. Чтобы животные сохранились в хорошем состоянии необходимо, чтобы спирта по объему было примерно в три раза больше (лучше в пять-шесть раз), чем животных. Это относится и к другим консервирующим жидкостям.

Другая консервирующая жидкость – формалин. Формалином обычно называется слабый водный раствор формальдегида. Обычный формалин имеет концентрацию 40 %. Для работы чаще всего используют 4 %-й формалин. При работе с формалином необходимо быть очень внимательным: он не должен попадать на кожу (особенно на ранки) или на слизистые оболочки. От паров 40 %-го формалина

слезятся глаза, начинает болеть голова. При попадании формалина на руки они становятся сухими и шершавыми. Поэтому при работе с формалином необходимо надевать резиновые перчатки.

Серьезным недостатком формалина является его способность растворять соли кальция. Поэтому в нем нельзя хранить животных, содержащих много этих веществ (например, моллюсков).

Купленный формалин для работы разводят водой из расчета 9 частей воды на 1 часть 40 %-го формалина. Делают это следующим образом. Формалин нагревают на плитке или на спиртовке до исчезновения белого осадка. Как только осадок растворится, доливают воду и доводят раствор до кипения. Все работы с формалином желательно проводить под вытяжным шкафом или на открытом воздухе.

Упаковка и хранение материала. Сборы удобно упаковывать не в отдельные банки, а в пробирки, которые укладывают в большую банку в несколько этажей. Такой способ упаковки позволяет сэкономить много места.

Животное (или всех животных из одной пробы) укладывают в маленькую пробирочку, наполненную спиртом или формалином, после этого туда кладут написанную тушью на кальке этикетку. Этикетке дают как следует высохнуть и только после этого ее кладут в пробирку, располагая таким образом, чтобы надпись можно было прочитать не вынимая этикетки. Пробирку затыкают плотной ватной пробкой, предварительно смоченной в фиксаторе. Между пробкой и фиксатором не должно оставаться пузырьков воздуха.

Пробирки укладывают в банки рядами как можно плотнее друг к другу. В промежутки между пробирками можно засунуть небольшие ватные тампоны. Нижний слой пробирок укладывают не на дно банки, а на слой ваты. Такие же прокладки делают между всеми слоями пробирок. Банку заливают фиксатором доверху. Между крышкой и самым верхним рядом укладывают ватный тампон. В хорошо упакованной банке не должно быть пузырьков воздуха, пробирки должны быть плотно упакованы (чтобы при перемещении банки они не шевелились). Банка должна быть не слишком высокой, а такой, чтобы можно было дотянуться до дна пинцетом. Банка может закрываться обычной пробкой или завинчивающейся крышкой. Если используется корковая пробка, то она должна быть пропитана парафином. Диаметр пробки должен быть немного больше диаметра горлышка.

В тех случаях, когда сборы долго хранятся, крышку необходимо залить парафином или воском. При длительном хранении сборы необходимо просматривать: в случае необходимости фиксатор доливают; если он изменил цвет или стал мутным – его заменяют новым.

Методика измерения мощности подстилки

Наиболее простой, но вместе с тем очень информативный показатель состояния лесной подстилки – ее мощность. При всей субъективности определения границы между подстилкой и минеральными горизонтами почвы этот показатель оказывается вполне «работающим» при сравнении различных участков (при условии, что измерения проводятся по единым правилам).

Мощность подстилки измеряют линейкой с точностью до 0,5 см (большая точность в полевых условиях обычно недостижима и вряд ли имеет смысл). В данном случае под «подстилкой» везде целесообразно понимать горизонты A_0' и A_0" (или слои L и F); горизонт же A_0"' (H) не рассматривать, так как его точную границу с почвой часто бывает установить крайне затруднительно. Также не имеет смысла учитывать в общей мощности подстилки мощность свежего опада. Границу подстилки с почвой можно установить по структуре (наличию сохранивших структуру растительных остатков), плотности и цвету.

Мощность подстилки – случайная величина, поэтому для ее корректной оценки следует производить измерения в нескольких точках. В условиях рассматриваемой территории можно ограничиться 15–20 измерениями на одну пробную площадь Расположение прикопок в пределах пробной площади размером 25×25 м должно быть случайным. Крайне важно, чтобы при измерении были исключены приствоповые участки (радиусом до 0,5–1 м от ствола) и лесные поляны (игнорирование этого может привести к существенным искажениям).

Методика измерения деструкции целлюлозы

Активность целлюлозолитической микрофлоры можно оценить несколькими *прямыми методами* (учеты численности, посевы на средах, измерение активности фермента целлюлазы и др.). Однако прямые методы достаточно трудоемки и требуют специального оборудования. Более просты, но достаточно информативны косвенные методы, в частности *аппликационные* (см.: Гельцер, 1986). Их суть заключается в том, что в почву или подстилку вносятся искусственные

субстраты (чистая целлюлоза), по скорости убыли массы которых судят об активности микрофлоры (если целлюлоза утилизируется быстро, активность микрофлоры велика, и наоборот). Данный показатель является относительным и предназначен для сравнения разных участков между собой, а не для измерения истинных скоростей деструкции органического вещества в природе. Практикуют два варианта аппликационного метода – оценка актуальной (измерение непосредственно в природе) и потенциальной (измерение в оптимальных условиях в лаборатории) скоростей деструкции целлюлозы.

Актуальную скорость деструкции оценивают следующим образом. Предварительно взвешенные образцы чистой целлюлозы (обычно плотная фильтровальная бумага) запаивают в пакеты из капроновой сетки для обеспечения сохранности материала (размер ячейки 0,5 или 0,14 мм). Пакеты закладывают внутрь подстилки (если подстилка имеет очень малую мощность – на границе подстилки и почвы). Время экспозиции – 1 год или вегетационный сезон (3–4 месяца); начало закладки – май-июнь. Масса фильтровальной бумаги в пакете должна быть не менее 2–4 г. После окончания срока экспозиции пакеты изымают, высушивают, тщательно очищают от почвы и взвешивают. Скорость оценивают по убыли массы и выражают в относительных единицах (процент убыли в год, месяц или день). Всего в пределах пробной площади следует разместить 20–30 образцов. Образцы обычно располагают методом «случайной прогулки» в линию через 2–5 м в середине проекции крон деревьев. Важное внимание необходимо уделить обозначению конкретного места закладки образцов в пределах пробной площади, с тем чтобы не возникло проблем с их поиском после истечения срока экспозиции.

Потенциальную скорость деструкции целлюлозы измеряют в оптимальных факторостатных условиях (температура – от 28 до 30 °С, влажность – 60…70 % максимальной, хорошая аэрация). Такие условия лучше всего обеспечить в термостатах. При измерении фильтровальную бумагу в течение 30–60 дней экспонируют вместе со смешанными образцами почвы или подстилки (для обеспечения сохранности бумагу помещают внутрь пакета из капроновой сетки). После окончания срока экспозиции бумагу высушивают, тщательно очищают от почвы скальпелем и кисточкой и взвешивают. Скорость оценивается по убыли массы (в процентах в день).

Техногенная трансформация почвенной биоты

Техногенное загрязнение чаще всего оказывает негативное воздействие на почвенную биоту. Основные направления изменений при загрязнении тяжелыми металлами, соединениями серы и фтора:

1. Снижение численности населения почвенной мезофауны, уменьшение активности целлюлозоразлагающих микроорганизмов и, как следствие, уменьшение общей скорости деструкции органического вещества в экосистеме, приводящее, в частности, к росту мощности лесной подстилки.

2. Снижение таксономического разнообразия почвенной мезофауны и повышение доли эвритопных видов, изменение структуры доминирования.

3. Модификация трофической структуры населения почвенной мезофауны в сторону уменьшения доли сапрофагов и увеличения доли фитофагов; увеличение пространственной неоднородности, изменение вертикальной стратификации населения.

Трансформация почвенной биоты ярко выражена в районе экспериментального полигона.

Одной из первых реагирует подстилка, поскольку в условиях химического загрязнения она является основным аккумулятором потока поллютантов. При приближении к заводу *средняя мощность подстилки увеличивается в 2–3 раза* по сравнению с фоновым уровнем. Возле завода она достигает максимума – 11 см, тогда как на фоновой территории – только 5–6 см.

Ориентировочный расчет изменения *подстилочно-опадочного коэффициента* показывает, что на фоновой территории он лежит в пределах от 3 до 5 лет, а на импактной – от 20 до 30 лет, что свидетельствует о качественных изменениях продукционно-деструкционного процесса. Если бы мы рассматривали эти изменения в зональном аспекте, такая разница соответствовала бы смещению на целую географическую зону (например, от тайги к тундре). Торможение деструкции имеет существенные последствия для функционирования лесных экосистем: циклы биогенов оказываются разорванными, а макро- и микроэлементы – «законсервированными» в мощном слое неразлагающейся подстилки. Увеличение мощности подстилки также может препятствовать развитию травяно-кустарничкового яруса (см.: Sydes, Grime, 1981) и возобновлению древостоя (см.: Санников, 1992).

В районе стационара обнаружено резкое подавление *деструкции целлюлозы* на загрязненных территориях. Вблизи завода скорость разложения понижена по сравнению с фоновой территорией более чем на порядок. Снижение скорости деструкции целлюлозы с увеличением загрязнения в разных типах леса происходит параллельно; небольшие различия, вероятно, связаны с микроклиматическими особенностями биотопов и разной доступностью субстратов для разложения. Видна обратная зависимость между скоростью минерализации целлюлозы и мощностью подстилки. Следовательно, выделенные по мощности подстилки зоны нагрузки получают достаточно четкую интерпретацию и могут быть объяснены, кроме того, подавлением микробиальной деструкции.

В районе завода происходит очень сильное уменьшение *обилия почвенной мезофауны* (табл. 4). На участках техногенной пустыни разница в общей плотности с фоновой территорией составляет два-три порядка. В импактной зоне общая плотность населения снижена в 8–60 раз. При этом разница между загрязненными участками и фоновой территорией значительно превосходит разброс значений на последней, определяемый естественными причинами. Такого значительного подавления, какое зарегистрировано около медеплавильных заводов с первичной плавкой, не отмечается при действии выбросов никаких других из известных источников химического загрязнения.

При увеличении техногенной нагрузки наблюдается закономерное изменение *группового состава почвенной мезофауны*, из-за чего население импактной территории кардинально отличается от населения фоновой. *Enchytraeidae*, *Lumbricidae*, *Mollusca*, *Diplopoda*, *Geophilidae* и *Lithobiidae* закономерно уменьшают обилие при приближении к заводу до полного выпадения; *Carabidae*, *Staphylinidae* и *Aranei* сокращают численность не столь сильно, либо их обилие остается постоянным; *Elateridae*, *Curculionidae* увеличивают обилие и/или участие в населении в импактной зоне.

Прослеживается хорошее соответствие между выделенными по изменению мощности подстилки зонами нагрузки и состоянием населения почвенной мезофауны. Это свидетельствует, что подавление сапрофагов мезофауны – одна из основных причин торможения деструкции растительного опада.

Анализ *трофической структуры населения* показывает, что на фоновой территории доминируют сапрофаги (40–60 %); фитофаги со-

Таблица 4

Обилие и групповой состав населения почвенной мезофауны в разных зонах нагрузки

Почвенная мезофауна	Зона нагрузки и ее протяженность (км)			
	Техногенная пустыня (0–0,5)	Импактная (1–2,5)	Буферная (3,8–6,0)	Фоновая (20–30)
	Плотность всех групп, экз./м^2			
	3–15	53–102	149–582	1875–3098
	Доля, %			
Enchytraeidae	0,0	0,0–3,0	5,4–16,5	15,5–20,7
Lumbricidae	0,0	0,0	5,4–33,7	35,7–55,1
Arachnoidea	0,0–20,0	3,0–7,8	0,5–11,7	0,7–1,5
Diplopoda	0,0	0,0–6,1	0,8–4,3	0,1–0,5
Geophilidae	0,0	0,0–3,0	1,6–9,7	1,0–3,4
Lithobiidae	0,0	0,0–3,0	9,1–11,6	3,6–6,2
Carabidae	5,3–13,3	1,6–12,1	1,1–6,2	2,3–2,6
Staphylinidae	6,7–10,5	1,6–26,8	3,9–14,0	4,4–9,2
Elateridae	5,3–36,7	5,4–53,1	2,3–13,2	1,4–1,0
Curculionidae	6,7–15,8	0,0–6,1	0,0–3,2	0,6–1,4
Cantharidae	0,0–5,3	6,1–9,4	1,4–22,6	0,5–0,9
Diptera	13,3–26,3	6,1–42,9	1,7–23,9	7,2–7,9
Lepidoptera	0,0–5,3	0,0–1,8	0,0–3,0	0,7–1,3
Hemiptera	0,0	0,0	1,7–7,0	1,0–3,3
Mollusca	0,0	0,0	0,0–3,6	3,6–5,5

ставляют 15–20 %, зоофаги – 20–40 %. Прослеживается достаточно четкая закономерность: с ростом загрязнения уменьшается доля сапрофагов до их полного выпадения. В наиболее загрязненных участках импактной зоны население представлено исключительно фитофагами (40–50 %) и зоофагами (порядка 60 %). Рассматривая изменение трофической структуры в аспекте приспособленности к техногенной нагрузке, можно отметить, что эффективность потребления пищи у сапрофагов ниже, чем у зоофагов и фитофагов (см.: Стриганова, 1980). Следовательно, они пропускают через кишечник большие объемы субстрата, максимально аккумулирующего тяжелые металлы, и тем самым увеличивают поступление токсических элементов в организм. Фитофаги на импактной территории – это в основном личинки щелкунов, которые питаются «отжатым» клеточным соком, что уменьшает прохождение через их организм металлов, так как они связываются в клеточных стенках растений. Аналогичная ситуация у зоофагов: тяжелые металлы могут связываться в хитиновом покрове жертв.

При загрязнении меняется *вертикальное распределение* населения. На фоновой территории более 50 % особей сосредоточено в верхнем (0–10 см) слое почвы, меньше организмов обнаруживается в подстилке и еще меньше – в более глубоких слоях (10–20 см) почвы. С приближением к заводу максимум плотности смещается вверх: в нижних слоях почвы мезофауна не встречается, соотношение между почвой и подстилкой меняется на противоположное. На максимально близких к заводу участках процесс «продвижения вверх» завершается тем, что почти все население переходит в подстилку. Данная закономерность проявляется как для подстилочных и почвенно-подстилочных форм, так и для типичных обитателей минеральных горизонтов. Вероятным объяснением этого может быть изменение водно-воздушных свойств почвы, тогда как подстилка обладает лучшей аэрацией и меньшей плотностью. Это делает ее при интенсивной токсической нагрузке и в условиях избыточного увлажнения более оптимальным субстратом по сравнению с минеральными горизонтами.

Зонирование территории стационара. На экспериментальном полигоне в районе действия СУМЗа можно выделить несколько последовательно расположенных зон трансформаций почвенной биоты.

1. Фоновая (30–10 км): имеют место высокая численность всего населения почвенной мезофауны с доминированием дождевых червей; высокая скорость протекания деструкционных процессов, быстрая утилизация активных фракций опада (небольшая мощность лесной подстилки). Все рассматриваемые параметры находятся в пределах естественных флуктуаций.

При слабой нагрузке (10–7 км) регистрируется начальная степень трансформации почвенной биоты. При этом происходит заметное сокращение обилия дождевых червей. Однако функциональная активность почвенной биоты претерпевает незначительные изменения

за счет компенсации структурными перестройками населения. Наблюдается незначительное увеличение мощности лесной подстилки.

2. Буферная (7–3 км): характеризует существенные изменения в функционировании почвенной биоты; наиболее характерный признак – резкое снижение численности дождевых червей (имеют место лишь единичные находки); наблюдается снижение скорости микробиальной деструкции целлюлозы и значительное увеличение массы неперерабатываемого опада.

3. Импактная (3–1 км): характеризует резкое подавление деструкционных процессов. Дождевые черви (а на внутренней границе зоны – и другие крупные сапрофаги) полностью отсутствуют. Общая плотность населения почвенной мезофауны резко снижена, доминируют личинки жуков-щелкунов. Мощность подстилки достигает максимальных величин. Скорость деструкции целлюлозы снижена почти до нуля.

4. Техногенная пустыня (1–0 км): регистрируется при максимальных нагрузках; характеризует фактически гибель лесной экосистемы. Типично почвенная фауна отсутствует; имеют место лишь случайные находки герпетобионтов (вероятно, мигрантов). Верхние почвенные горизонты смыты эрозионными потоками, в понижениях обнаруживаются мощные захоронения неразлагающегося опада. Микробиальная деструкция целлюлозы практически полностью блокирована.

ГЛАВА 6

СОСТОЯНИЕ ОРНИТОФАУНЫ

Хотя доля птиц в наземной зоомассе незначительна, благодаря интенсивному обмену веществ и большому количеству потребляемого корма, высокой подвижности и способности концентрироваться в местах с высокой плотностью своих жертв они способны регулировать численность беспозвоночных и мелких млекопитающих (см. об этом: Иноземцев, 1978). Важно участие птиц в распространении семян растений. Водоплавающие, околоводные, куриные и другие группы составляют во многих регионах основную базу любительской и промысловой охоты. Наконец, велика эстетическая роль птиц и их значение в сфере культуры и воспитания, что находит отражение в искусстве, религии, языке.

Использование птиц в мониторинге состояния окружающей среды имеет давние традиции. Для оценки воздействия антропогенных факторов используют показатели разных структурно-функциональных уровней (см.: Биоиндикация загрязнений, 1988). Многие из них не специфичны по отношению к различным стрессорам и представляют собой ответы не только на прямое, но и на опосредованное воздействие, обусловленное изменениями биотопов, их защитных, кормовых и иных свойств. Лишь в случаях с остротоксичными поллютантами (некоторые тяжелые металлы) удается установить причинно-следственную связь между конкретным токсикантом и эффектом. Ниже приведены основные показатели, изучаемые в ходе экотоксикологических исследований.

I. *Показатели ценотического уровня*

1. Видовой состав.
2. Общая плотность и плотность конкретных видов.
3. Структура сообщества (соотношение разных видов).
4. Пространственное (в т. ч. биотопическое) распределение.

II. *Показатели популяционного уровня*

1. Репродуктивные параметры:
   – Доля брошенных кладок.
   – Плодовитость (количество яиц в кладке).
   – Успешность инкубации.
   – Количество вылупившихся птенцов.
   – Успешность выкармливания.
   – Успешность размножения.
   – Количество слетков на гнездо.
   – Доля пар, приступивших к следующим циклам размножения (у полицикличных видов).
2. Структура популяции:
   – Возрастная.
   – Фенотипическая.
   – Пространственная.
3. Смертность в течение года.
4. Верность местам гнездования (гнездовой консерватизм) и рождения (филопатрия).

III. *Показатели организменного уровня*

1. Морфологические характеристики размножающихся особей (размеры тела: крыло, хвост, цевка; окраска).
2. Ооморфологические показатели (линейные размеры, окраска яиц, индексы формы).
3. Морфологические характеристики птенцов (размеры тела: крыло, хвост, цевка; скорость роста и развития).
4. Изменчивость морфологических характеристик яиц и птенцов.

IV. *Показатели суборганизменного уровня*

1. Толщина скорлупы.
2. Уровни накопления токсикантов в органах и тканях, а также в яйцах.
3. Биохимические показатели.

Перечисленные показатели несут разную информацию. Показатели ценотического уровня (видовой состав и структура населения) отражают как непосредственное антропогенное воздействие, так и изменения биотопов (прежде всего фитоценотических условий), их защитных и кормовых качеств. Эти показатели малоспецифичны

по отношению к воздействующему фактору. По смене набора доминирующих видов можно судить об изменении экологических условий (степень открытости местообитания, соотношение древесного и кустарникового ярусов, наличие условий для гнездования и кормодобывания и др.).

Показатели популяционного уровня имеют особое значение для оценки стабильности локальных популяций. Соотношение рождаемости и смертности определяет способность локальных популяций воспроизводить себя либо вносить полноценный вклад в воспроизводство видовой популяции, что имеет большое значение для экологического нормирования. Рождаемость определяется количеством репродуктивных циклов, долей особей, приступивших к размножению, и плодовитостью самок. Смертность определяется отходом на разных стадиях жизненного цикла (оставление кладок, гибель эмбрионов и птенцов, смертность молодых и взрослых, оцениваемая по величине гнездового консерватизма и соотношению возрастных групп).

Возрастная структура популяции отражает как смертность птиц в течение жизни, так и выраженность конкурентных взаимоотношений. Как правило, молодые особи вытесняются в пессимальные местообитания. Фенотипическая структура локальной популяции связана с ее гетерогенностью, особенности пространственного распределения птиц – с неоднородностью местообитаний.

Показатели организменного уровня (характеристики взрослых особей, яиц и птенцов, а также изменчивость морфологических характеристик потомства между гнездами) характеризуют фенотипическую и генетическую гетерогенность локальной популяции, часто возрастающую в пессимальных условиях среды обитания. Изменчивость морфологических характеристик яиц и птенцов внутри гнезда отражает стабильность онтогенеза, в значительной мере зависящую от внешних факторов, включая антропогенные.

Показатели суборганизменного уровня (в особенности биохимические) обладают наибольшей спецификой к разным видам химического загрязнения. Однако их регистрация требует соответствующей инструментальной базы и специальной подготовки исполнителей.

Те или иные показатели, изменения которых в зависимости от уровня нагрузки носят градированный характер, что устанавливается

в ходе экотоксикологических исследований, можно применять в целях биоиндикации и в системах мониторинга состояния окружающей среды. Для экологического нормирования перечисленные показатели обладают разной ценностью. На уровне сообществ трудно установить объективную норму, отклонение от которой было бы неприемлемо. В качестве первого приближения за точку отсчета можно принять сообщества фоновых территорий. Популяционные (успешность гнездования) и организменные (величина яиц, птенцов) показатели позволяют определить достаточно объективный порог, за которым наблюдается явная патология: исследуемая группировка птиц не воспроизводит себя либо энергетические ресурсы яиц и слетков не обеспечивают необходимую жизнеспособность вылупляющихся птенцов и молодых птиц.

Локальные группировки птиц могут рассматриваться в качестве модельного объекта, длительное существование которого в условиях постоянной токсической нагрузки позволяет изучить общие закономерности ответа систем популяционного уровня на экстремальные условия среды обитания.

Комментарии по конкретным показателям и методы их определения приведены ниже. Рассмотрены будут в основном те методы и показатели, которые были использованы нами при работе в районе Среднеуральского медеплавильного завода.

Методы полевых исследований птиц

Изучение сообществ птиц

Видовой состав орнитофауны, биотопическую приуроченность и пространственное распределение конкретных видов выявляют методом визуальных наблюдений в ходе орнитологических экскурсий. Наличие ряда видов можно установить по костно-перьевым остаткам и по следам жизнедеятельности. Названия видов и порядок их перечисления в таблицах и текстах рекомендуется приводить по Л. С. Степаняну (1990). Соотношение разных видов в сообществе, определяемое по общей плотности и плотности конкретных видов, характеризуют структуру населения.

Учет численности. Наиболее надежные данные по количественному обилию птиц дают учеты в гнездовой период. В это время птицы, обычно очень подвижные, оседают на ограниченных территориях (гнездовых участках), их население стабилизируется. Учет птиц проводят по голосам в раннеутренние часы – время наиболее интенсивной песенной активности большинства видов. Каждого территориального (поющего) самца считают за гнездящуюся пару. Поскольку одновременно поют не все самцы, при расчете количества территориальных пар применяют коэффициент активности, величину которого определяют исходя из литературных данных и конкретной обстановки. Оптимальный период для учетов в лесах Среднего Урала – это конец мая – начало июня. Но учеты ряда видов с ранневесенним пиком песенной активности (буроголовая гаичка, поползень, лесная завирушка и др.) целесообразно проводить в конце апреля – начале мая.

Наиболее точные данные о количественном обилии птиц дает картирование территорий и поиск гнезд на заранее размеченных площадках. Однако этот метод очень трудоемок. На практике чаще применяют учеты на маршрутах (трансектах) и точечные учеты. Существует два варианта маршрутных учетов.

1. Метод финских линейных трансектов предусматривает учет на маршрутах длиной 4–5 км с регистрацией птиц отдельно в главной полосе учета (25 м по обе стороны трансекта) и в дополнительной полосе (все птицы, обнаруженные далее 25 м от трансекта) (см.: Järvinen, Väisänen, 1977; 1981). В дальнейшем рассчитывают количество птиц на единицу площади.

2. Часто ширину учетной полосы не фиксируют, а определяют для каждого вида отдельно исходя из полной дальности обнаружения вида (см., например: Наумов, 1965; Щеголев, 1977; Кузякин, 1981). Обилие конкретного вида определяют по формуле, предложенной Р. Л. Наумовым (1965): $M = n / (l \times 2d \times a)$, где M – обилие вида, n – число учтенных особей (1 поющий самец считается за пару), l – длина маршрута, $2d$ – полоса обнаружения вида, a – коэффициент активности. Коэффициент активности отражает долю поющих самцов. Известно, что в гнездовой период, даже в часы максимальной песенной активности вида, одновременно поют не все самцы, часть их остается неучтенной. Во избежание недоучета вводится коэффициент активности, который для многих видов колеблется от 0,5 до 0,7 (50–70 % поющих самцов) (см.: Щеголев, 1977 и др.).

Общую плотность птиц определяют сложением плотности всех видов.

Точечные учеты применяют в мозаичных местообитаниях при невозможности заложить маршруты достаточной протяженности. Орнитологи разных стран придерживаются различной продолжительности учета в конкретной точке: от 3 мин в Северной Америке (см.: Robbins, Van Velzen, 1974), 5 мин в Швеции (см.: Svensson, 1981) до 20 мин во Франции (см.: Blondel et al., 1977). Радиус прослушивания может быть неограниченным. Количество учетных точек для участка 20–30 га равно 10–15 (см.: Masatoshi Yui et al., 1989).

При работе с дуплогнездниками с развеской искусственных гнездовий для оценки плотности птиц используют долю занятых гнездовых ящиков (процент заселения).

Показатели популяционного уровня

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ПАРАМЕТРЫ

Доля инкубированных кладок. Доля инкубированных кладок от общего количества начатых представляет собой относительное количество законченных кладок, или гнезд, в которых самки приступили к насиживанию. Разность между 100 % и этим показателем характеризует долю брошенных кладок, один из факторов смертности яиц.

Размер кладки (плодовитость). Этот показатель соответствует применяемому в общей экологии термину «максимальная рождаемость» (см.: Одум, 1986). Размер кладки отражает максимально возможное количество потомков на размножающуюся пару птиц, которое не всегда реализуется из-за смертности эмбрионов в период инкубации яиц и птенцов в период их выкармливания.

Антропогенная трансформация местообитаний в сочетании с загрязнением среды часто приводит к уменьшению плодовитости птиц. Причинами такой реакции может быть как непосредственное воздействие загрязнения (физиологические сдвиги у самок вследствие интоксикации), так и опосредованное (изменения в обилии и качестве корма, изменение возрастного состава размножающихся птиц либо сдвиги сроков размножения). Таким образом, уменьшение размера кладки – это неспецифический ответ на общее снижение качества местообитания.

Успешность инкубации. Представляет собой долю (%) вылупившихся птенцов от количества насиживавшихся яиц. Разность между

100 % и успешностью инкубации показывает величину эмбриональной смертности (включая яйца с погибшими эмбрионами и неоплодотворенные яйца). Таким образом, этот показатель характеризует эффективность усилий родителей по продукции качественных яиц и их насиживанию, а также процесс развития эмбрионов.

Количество вылупившихся птенцов в гнезде. Количество вылупившихся птенцов в гнезде интегрально характеризует первые этапы периода гнездования – процессы откладки яиц (величину кладки) и их инкубации.

Успешность выкармливания. Успешность выкармливания представляет собой долю птенцов, покинувших гнездо, от количества вылупившихся. На процесс выкармливания птенцов в загрязненных местообитаниях оказывают влияние два противоположно направленных фактора. С одной стороны, имеет место прямое токсическое воздействие загрязнителей на взрослых птиц и их потомство. С другой стороны, уменьшение числа вылупившихся птенцов на гнездо ведет к увеличению количества корма, приходящегося на каждого птенца в гнезде на загрязненной территории, что должно способствовать выживанию птенцов. Рассматриваемый показатель интегрирует действие упомянутых факторов, отражая некоторый суммарный эффект.

Успешность гнездования. Успешность гнездования представляет собой долю (%) покинувших гнездо птенцов от количества отложенных яиц. Таким образом, этот показатель интегрально характеризует эффективность гнездового цикла, зависящую как от репродуктивных усилий родителей, так и от процесса развития эмбрионов и птенцов в гнезде.

Количество слетков на гнездо. В качестве интегральной оценки процессов воспроизводства в группировках птиц используют среднее количество слетков на размножавшуюся пару, включая неуспешные гнезда (см.: Паевский, 1985). Наряду с этим показателем многие авторы используют и размер выводка, однако последний показатель выше, так как при его расчете не учитывают брошенных и разоренных кладок. Показатель количества слетков на гнездо принадлежит к важным демографическим параметрам, так как определяет способность той или иной группировки птиц воспроизводить себя либо вносить полноценный вклад в воспроизводство всей популяции вида.

Соотношение возрастных групп. Возраст вступающих в размножение особей может оказывать сильное влияние на эффективность гнездования. Как правило, в естественных условиях эффективность размножения ниже у впервые размножающихся особей (см.: Анорова, 1976 и др.). Поэтому определение возраста птиц – важный этап в орнитологических исследованиях. Признаки оперения у большинства воробьиных позволяют выделить лишь две группы: годовалых и особей старше одного года. Поэтому, если птицы не окольцованы и не известен их точный возраст, репродуктивные параметры изучают лишь у этих двух групп. В табл. 5 приведены признаки, позволяющие определять возраст мухоловки-пеструшки весной и летом (см. об этом: Karlsson et al., 1986; Jenni, Winkler, 1994; см. также: Высоцкий, 1989).

Таблица 5

Признаки возрастных групп *Ficedula hypoleuca* весной

Признаки	Возрастные характеристики	
	1 год (*sad*)	Старше 1 года (*ad*)
Кроющие первостепенных маховых	Заострены (сужены) и обношены	Закруглены и совсем свежие
Цвет больших верхних кроющих второстепенных маховых (БВКВМ)	Наружные невылинявшие БВКВМ – светло-коричневые	Наружные невылинявшие БВКВМ – темно-коричневые или даже коричнево-черные (самцы)
Между невылинявшими (наружными, обычно их два) и вылинявшими (остальными) кроющими второстепенных маховых (БВКВМ)	Резкий контраст	Контраст менее выражен, чем у *sad*
Первостепенные маховые	Обношены на концах	Не обношены на концах
Рулевые (в первую очередь рассматривать центральную пару)	Узкие, заострены и обношены	Широкие, закруглены и совсем свежие (могут быть узкие с округлой вершиной; узкие и заостренные, но совсем свежие; угол более тупой, чем у *sad*)
Внутренняя сторона верхней челюсти	Разной степени потемнения	Полностью темная

Показатели организменного уровня

Морфологические характеристики размножающихся особей (размеры тела: крыло, хвост, цевка; окраска) и птенцов (размеры тела, скорость роста и развития). Промеры частей тела взрослых особей и птенцов выполняются по стандартным методикам (см., например: Иванов, Штегман, 1964; Определение пола и возраста, 1976). При осмотре и измерениях птицу держат одной рукой, придерживая концами пальцев крылья и голову.

Длина крыла – это расстояние от кистевого сгиба до вершины самого длинного махового, измеренное на максимально сложенном крыле. Для измерения длины крыла используют линейку с упором. Кисть прижимают к упору и большим пальцем сверху – к линейке. Большим пальцем другой руки маховые прижимают к линейке и выпрямляют вдоль линейки.

Для измерения длины хвоста и отдельных перьев используют линейку с тонким штырьком, вбитым перпендикулярно плоскости линейки сразу после нулевого деления. Длину хвоста измеряют от места выхода из кожи стержней средних рулевых перьев до вершин самых длинных рулевых на сложенном и выпрямленном хвосте; иногда для измерения используют штангенциркуль. Длину отдельных перьев также измеряют от места выхода перьев из кожи. Так, у птенцов мы измеряем длину растущего шестого первостепенного махового (счет от наружного края крыла) и его опахала. При этом штырек линейки заводится между пятым и шестым первостепенными маховыми. Шестое первостепенное маховое выбрано нами как одно из наиболее длинных маховых. Измерение длины опахала позволяет определить его отношение к длине всего пера (степень раскрытия опахал), а тем самым уровень развития оперения и готовность птенцов к полету. Длину цевки измеряют от ямки на задней стороне интертарзального сустава до основания среднего пальца.

Взвешивание воробьиных птиц в полевых условиях проводят на пружинных (зарубежные модели) или чашечных аптекарских весах с точностью до 0,1 г. Для фиксации птиц применяют вертикально

подвешенный конус, которым заменяют одну из чашек весов. Птицу опускают в конус вниз головой, и она заклинивается собственным весом.

Для определения динамики роста и развития птенцов проводят индивидуальные измерения (масса, длина крыла, хвоста и т.д.) в период пребывания птенцов в гнезде, обычно с интервалом в 48 часов (см.: Познанин, 1979). Птенцов метят индивидуально либо цветными нитками, привязывая их на цевку, либо окрашиванием когтей пальцев быстросохнущей краской (нитрокраской). Накануне вылета из гнезда (у мухоловки-пеструшки не позже чем в возрасте 14 суток, у большой синицы и московки – 16 суток) птенцов кольцуют номерными алюминиевыми кольцами.

Взрослых птиц кольцуют как номерными алюминиевыми кольцами, так и цветными пластиковыми кольцами в разных сочетаниях (до 4 колец на одной птице, по 2 кольца на цевке). Уникальное сочетание цветных колец у каждой птицы позволяет в дальнейшем различать особей, не прибегая к их отлову.

Ооморфологические показатели (линейные размеры, окраска яиц, индексы формы). Общую величину яйца характеризует его объем. Обычно этот показатель рассчитывают на основании двух линейных промеров: длины и максимального диаметра. Чаще всего применяют универсальную формулу: $V = 0{,}51 \times L \times B^2$, где V – объем, L – длина, B – максимальный диаметр (см.: Мянд, 1988). Существуют также формулы для вычисления объема яиц у отдельных видов.

Промеры яиц снимают обычно при помощи штангенциркуля с точностью до 0,1 мм. Однако при работе с крупными кладками (например, до 14 яиц в кладке у большой синицы) эта процедура отнимает много времени и приводит к излишнему беспокойству гнездящихся птиц. Во избежание этого Р. Мяндом (там же) предложен метод фотографирования кладки со штатива с применением удлинительного кольца на специальной подставке. Подставка окрашена в черный цвет, снабжена лунками для яиц и масштабной линейкой. В дальнейшем с негатива при помощи фотоувеличителя можно получить увеличенное изображение яиц и измерить их с точностью до 0,1 мм.

Форму яиц характеризуют обычно индексом удлиненности (Sph): $Sph = 100 \times B/L$.

Проведя дополнительные измерения, можно получить разнообразные дополнительные индексы формы яиц (см.: Мянд, 1988; Климов, 1993а). Для описания и анализа окраски яиц птиц существуют разные методики (см. указанные выше, а также: Климов, 1993б).

Изменчивость морфологических характеристик яиц и птенцов. Общая морфологическая изменчивость яиц и птенцов складывается из изменчивости внутри кладок (выводков) и между ними. Изменчивость показателей между гнездами отражает фенотипическое разнообразие группировок птиц и гетерогенность внешних условий, при антропогенной нагрузке она возрастает (см.: Венгеров, 1991 и др.). Вариабельность показателей внутри гнезда характеризует степень стабильности физиологических процессов отдельных особей, прежде всего размножающихся самок (см.: Венгеров, 1991). Изменчивость морфологических параметров яиц и птенцов обычно характеризуют коэффициентом вариации: $Cv = (SD/x_{ср}) \times 100$ %, где SD – среднеквадратическое отклонение; $x_{ср}$ – среднее арифметическое значение признака (см.: Лакин, 1990).

Показатели суборганизменного уровня

Толщина скорлупы. Скорлупа яиц, будучи основным депо кальция для эмбриона, выполняет также важную механическую функцию. Утончение скорлупы под действием поллютантов снижает успешность инкубации (см. об этом: Cooke, 1973). Таким образом, толщина скорлупы является одним из высокозначимых ооморфологических параметров, способным дать информацию о реакции организма на загрязнение среды обитания.

Измерение толщины скорлупы проводят обычно на экваторе яйца (см.: Мянд, 1988). Однако этот метод применим только для ненасиженных яиц. Для формирования своего скелета в процессе развития зародыш птиц расходует минеральные соли, содержащиеся в скорлупе. Абсорбирование кальция из скорлупы происходит в месте контакта аллантоиса и внутренней подскорлуповой оболочки со скорлупой, т. е. не затрагивает лишь тупой полюс яйца, где уже с момента откладки яйца имеется воздушная камера. Следовательно, толщина скорлупы на тупом полюсе должна быть постоянной в течение всего периода инкубации. На основании этого мы предлагаем использовать тупой полюс яйца для измерения толщины скорлупы. При этом

представляется возможным использовать для измерений как ненасиженные яйца, так и яйца с погибшими эмбрионами независимо от стадии их развития, а также скорлупу, оставшуюся после вылупления птенцов.

Для измерения толщины обычно используют микрометр МК с точностью деления 0,01 мм. От скорлупы отламывают как можно меньший кусочек, чтобы уменьшить влияние кривизны скорлупы на измерения.

Уровни накопления токсикантов в органах и тканях, а также в яйцах. Для оценки токсической нагрузки на птиц мы используем уровни загрязнителей (Pb, Cd, Cu, Zn) в содержимом желудочно-кишечного тракта и экскрементах птиц. Для оценки величины накопления тяжелых металлов в организме целесообразно анализировать депонирующие органы: скелет, печень, почки.

Состояние орнитофауны в районе стационара

Ниже приведены результаты наших работ в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода.

Население птиц

В мае – июне 1991–1993 гг. проводились маршрутные учеты на пяти участках с разным уровнем техногенного загрязнения. Два участка расположены в импактной зоне (сильное загрязнение): в 1,5 и 2,5 км от завода), два – в буферной (умеренное загрязнение): 4,5 и 8 км от завода; один участок (20 км от завода) служил контролем (загрязнение на уровне регионального фона). Все участки характеризуются сходным коренным типом леса: это пихтоельник с примесью сосны и лиственных пород (в основном осины, березы). В импактной зоне в результате усыхания хвойных пород пихтоельник разрежен и местами вторично замещен ивой, осиной и березой. Рекреационная нагрузка на всех участках в гнездовой период минимальна.

Гнездовое население птиц на фоновой территории представлено 90 видами. Количество гнездящихся видов плавно уменьшается с ростом техногенной нагрузки – до 52 видов в 1,5 км от завода.

Увеличение техногенной нагрузки на биоценозы приводит к усыханию и изреживанию древостоя (см.: Воробейчик и др., 1994). Это сопровождается уменьшением количества типично лесных видов в градиенте загрязнения: с 30 видов в контроле до 11,7 (среднее за несколько лет) в зоне максимального загрязнения. Доля лесных видов в сообществе птиц уменьшается с 71,4 % в контроле до 52,8 % в 1,5 км от завода.

Структура населения птиц изменяется в градиенте нагрузки в соответствии с изменениями биотопов. Почти независимо от уровня загрязнения в населении птиц доминирует зяблик (12–18 % общей плотности). Состав субдоминантов более показателен. На фоновой территории в эту группу входят, как правило, типично лесные виды: мухоловка-пеструшка (8–10 %), пухляк (8 %) и зарянка (7 %), а также чечевица (8 %). В импактной же зоне субдоминанты представлены в основном видами открытых и кустарниковых биотопов: это зеленая пеночка (10–13 %), лесной конек (6–12 %), овсянка обыкновенная (10 %), чечевица (5–9 %), пеночки: весничка (5–16 %), теньковка (5–7 %), а также горихвостка (3–8 %).

Общая плотность гнездового населения птиц уменьшается с ростом техногенной нагрузки в 1,7 раза: с 1088 особей/км^2 на контроле до 627 особей/км^2 в импактной зоне.

Уменьшение плотности типично лесных видов происходит прежде всего за счет специализированных видов. Параллельно с уменьшением обилия почвенной мезофауны (см.: Воробейчик, 1994) уменьшается плотность дроздов, в рационе которых значительную часть составляют обитатели подстилки, в том числе дождевые черви. Падение плотности клестов, чижа, пухляка, в корме которых важную роль играют семена хвойных, вероятно, связано с уменьшением семеношения этих пород с ростом загрязнения. По-видимому, с обеднением травяного яруса связано уменьшение плотности снегиря, использующего в корм также семена травянистых растений.

В то же время мало зависит от загрязнения плотность более пластичных видов (зяблик). Из лесных видов рост техногенной нагрузки благоприятствует лишь синантропным врановым.

Разреживание древостоя приводит к увеличению обилия видов открытых и кустарниковых биотопов, которое тем не менее не компенсирует выпадение типично лесных. Так, с приближением к заводу

увеличивается обилие овсянки обыкновенной, трясогузковых (белой трясогузки и лесного конька). В то же время плотность славок слабо меняется в градиенте загрязнения.

С 1989 г. проводятся наблюдения за заселением искусственных гнездовий и размножением дуплогнездников в разных зонах техногенной нагрузки. В импактной зоне (1–1,5 км) расположены три площадки с общей площадью в разные годы от 105 до 120 га, в буферной (4,5 км) – одна площадка (26–41 га). Размер контрольной площадки (20 км от завода) составлял в разные годы 32–41 га. Гнездовья (дуплянки и синичники) были развешаны с избытком, на расстоянии друг от друга 25–50 м.

Одним из лимитирующих факторов для дуплогнездников является дефицит мест для гнездования, который усиливается в результате выпадения перестойных дуплистых деревьев в нарушенных фитоценозах. Однако развеска искусственных гнездовий позволила устранить этот фактор. Оказалось, что даже при избытке гнездовий плотность дуплогнездников достоверно уменьшается с ростом техногенной нагрузки. Это говорит о том, что нарушенные местообитания становятся пессимальными для дуплогнездников (мухоловки-пеструшки и московки) и по другим параметрам: характеристикам фитоценоза, обилию и качеству корма и др.

Вместе с тем разные виды дуплогнездников по-разному реагируют на техногенную трансформацию местообитаний. Так, плотность большой синицы несколько увеличилась с ростом нагрузки, а плотность московки уменьшилась в 2,7 раза. Наиболее сильно снизилась плотность мухоловки-пеструшки – в импактной зоне по сравнению с фоновой в 6,1 раза. Деградация биотопов благоприятствовала лишь горихвостке, плотность которой возросла почти в 12 раз.

Соотношение видов в сообществе дуплогнездников иллюстрирует рис. 5. Видно резкое уменьшение доли мухоловки-пеструшки с ростом загрязнения и небольшое уменьшение доли московки. В то же время с приближением к заводу увеличивается доля большой синицы и в особенности – горихвостки.

Таким образом, техногенное загрязнение приводит к сокращению видового богатства, изменению структуры орнитокомплексов, уменьшению плотности и снижению стабильности гнездового населения птиц. Реакция на загрязнение разных видов неодинакова и связана с их экологической спецификой.

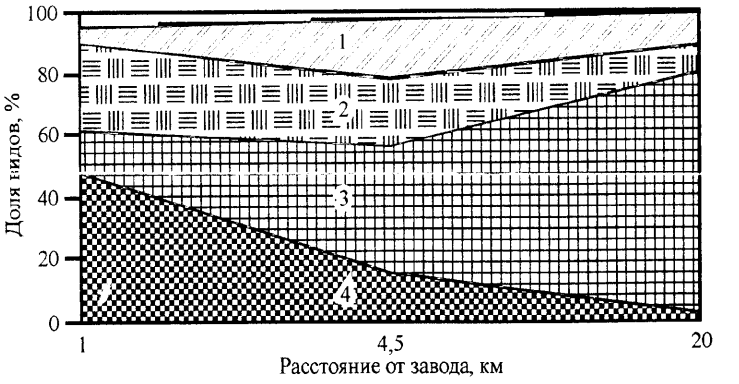

Рис. 5. Изменение структуры сообщества дуплогнездников в градиенте загрязнения:

1 – московка, 2 – большая синица, 3 – мухоловка-пеструшка, 4 – горихвостка

Показатели популяционного уровня

Репродуктивные параметры. Изменения репродуктивных показателей популяционного уровня рассматриваются нами на примере воробьиных-дуплогнездников: мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*), большой синицы (*Parus major*) и московки (*Parus ater*). Для наблюдения за этими видами на каждой площадке было развешано по 100 синичников и до 100 дуплянок. Общее количество искусственных гнездовий составило 770.

Доля инкубированных кладок. У всех рассматриваемых нами дуплогнездников отмечается достоверное уменьшение доли инкубированных кладок (соответственно увеличение доли брошенных кладок) с ростом токсической нагрузки (табл. 6). Наибольшие потери на этой стадии процесса размножения характерны для синиц. Доля инкубированных кладок у большой синицы в импактной зоне в 1,4 раза, а у московки в 1,5 раза меньше, чем в контроле. Снижение этого показателя у мухоловки-пеструшки составило 1,2 раза.

Размер кладки. Как известные по научной литературе, так и наши данные свидетельствуют об уменьшении размера кладки дуплогнездников в условиях загрязнения среды обитания. Наиболее ярко это прослеживается у мухоловки-пеструшки (см. табл. 6). У этого вида уменьшение плодовитости в импактной зоне по сравнению с контролем составило 33 %, в буферной – 11 %. Снижение плодовитости в гради-

енте токсической нагрузки отмечено также у московки, в то же время у большой синицы оно не было выявлено.

Успешность инкубации. Успешность инкубации у всех изученных нами видов имеет тенденцию снижения с ростом токсической нагрузки. Однако лишь у мухоловки-пеструшки наблюдаются достоверные отличия эмбриональной смертности в импактной зоне от фонового показателя: успешность инкубации здесь снизилась почти в 1,5 раза, в буферной зоне – в 1,1 раза (см. табл. 6).

Количество вылупившихся птенцов в гнезде. Известные по научным источникам данные свидетельствуют, что техногенное загрязнение может снижать этот показатель. Исходный размер выводка

Таблица 6

Репродуктивные показатели мухоловки-пеструшки в градиенте токсической нагрузки (1989–1993)

Показатель	Влияние зон техногенной нагрузки		
	импактной	буферной	фоновой
Доля инкубированных кладок (*n* гнезд)	76,7±7,7* (30)	86,4±7,3 (22)	93,5±2,2 (123)
Размер кладки (*n* гнезд)	4,43±0,31* (23)	5,89±0,36* (19)	6,59±0,09 (107)
Успешность инкубации (*n* яиц), %	67,0±4,8** (96)	80,0±4,1 (94)	90,3±1,2 (574)
Количество вылупившихся птенцов на гнездо (*n* гнезд)	2,95±0,40* (22)	4,75±0,51* (16)	5,86±0,15 (92)
Успешность выкармливания (*n* птенцов), %	67,7±5,9*** (61)	94,4±2,7 (71)	95,2±1,0 (433)
Успешность размножения (*n* яиц), %	39,3±4,7*** (106)	69,2±4,5* (106)	79,7±1,8 (507)
Количество слетков на гнездо (*n* гнезд)	1,50±0,29*** (28)	3,89±0,57 (19)	4,81±0,23 (88)

Звездочками обозначены отличия от фонового показателя: $p < 0,05$ (*); $p < 0,01$ (**); $p < 0,001$ (***)

у всех изученных нами видов уменьшается по мере возрастания токсической нагрузки. В наибольшей степени такая реакция выражена у мухоловки-пеструшки (см. табл. 6). Уменьшение этого показателя у других видов имеет характер тенденции.

Успешность выкармливания. Эффективность выкармливания наиболее резко снижается в градиенте нагрузки у мухоловки-пеструшки (см. табл. 6). Несмотря на то, что у этого вида исходный размер выводка на фоновой территории в 2 раза больше, чем на импактной, успешность выкармливания у этого вида в контроле в 1,4 раза выше. Повышенная гибель птенцов в гнездах в окрестностях завода может объясняться как возможным изменением состава корма, так и нарушением физиологических процессов у птенцов вследствие интоксикации. Так, у некоторых живых и погибших птенцов этого вида в импактной зоне мы отмечали размягчение костей конечностей и их переломы, не наблюдавшиеся в естественных условиях.

У большой синицы уменьшение успешности выкармливания птенцов выражено не столь четко. Этот показатель в импактной зоне в 1,2 раза ниже фонового.

Успешность размножения. Показано, что техногенное загрязнение среды способно приводить к уменьшению успешности размножения птиц (см., например: Гилязов, Катаев, 1990; Книстаутас, 1983). Нами отмечено достоверное снижение этого показателя в градиенте нагрузки у всех дуплогнездников: у мухоловки-пеструшки – в 2 раза, у большой синицы – в 1,5 раза, у московки – в 1,3 раза. Один из факторов, влияющих на успешность размножения, – оставление самками незаконченных кладок. Их доля последовательно возрастает с ростом токсической нагрузки. Если из расчетов исключить брошенные кладки, то и в этом случае снижение успешности размножения у мухоловки-пеструшки в импактной зоне останется достоверным.

Помимо непосредственного влияния промышленных выбросов на воспроизводство птиц, интерес представляет также сочетанное воздействие факторов: естественного (в частности, хищников) и техногенного. Хорошим объектом для изучения в этом плане представляются открытогнездящиеся виды, для которых большое значение имеет степень укрытости гнезд. В 1988–1990 гг. были проведены наблюдения за гнездованием чечевицы (*Carpodacus erythrinus*), устраивающей гнезда в кронах кустарников и молодых деревьев. Резкое снижение успешности размножения этого вида в импактной зоне в 1988 г. было связано с сильным повреждением листвы кустарников и березок выбросами завода и преждевременным листопадом в самый разгар гнездового сезона. Демаскировка гнезд привела к их разорению.

Количество слетков на гнездо. Как и вышеописанные репродуктивные параметры, количество слетков на гнездо, по данным многих авторов, уменьшается в условиях загрязнения среды обитания. В окрестностях стационара этот показатель закономерно уменьшается у всех рассматриваемых видов в градиенте нагрузки: у мухоловки-пеструшки в 3,2 раза, у большой синицы в 2 раза, у московки в 1,6 раза. Количество слетков на гнездо у мухоловки-пеструшки и чечевицы (а также, вероятно, и у большой синицы) явно недостаточно для воспроизводства их группировок в зоне максимального загрязнения.

Показатели организменного уровня

Ооморфологические показатели (линейные размеры, окраска яиц, индексы формы). Наши исследования выявили уменьшение среднего объема яиц дуплогнездников по мере увеличения токсической нагрузки (табл. 7). Наиболее яркие различия в градиенте нагрузки демонстрируют большая синица и московка, у мухоловки-пеструшки зависимость немонотонна: минимальный средний объем яиц – в импактной зоне (достоверное отличие от контроля), максимальный – в буферной.

Таблица 7

Изменчивость среднего объема яиц дуплогнездников в градиенте техногенного загрязнения

Вид	Средний объем яиц (мм^3) в зонах загрязнения		
	импактной	буферной	фоновой
Мухоловка-пеструшка	1563,4±15,6* (88)	1655,9±14,6* (109)	1612,0±6,0 (682)
Большая синица	1595,9±10,3* (228)	1646,7±10,7* (96)	1745,4±8,6 (112)
Московка	1011,2±8,9* (85)	1015,1±9,2* (102)	1057,0±8,3 (74)

Звездочкой (*) обозначены достоверные отличия ($p < 0,05$) от фонового показателя; в скобках указан размер выборки.

Анализ распределений объема яиц дуплогнездников показал увеличение доли мелких яиц с ростом токсической нагрузки, в особенности у большой синицы: с 3,6 % в контроле до 48,7 % у стен завода.

Морфологические характеристики птенцов (размеры тела: крыло, хвост, цевка; скорость роста и развития). К важнейшим характеристикам, определяющим выживание молодых в период перехода к самостоятельной жизни, принадлежат масса слетков и степень развития их локомоторных органов.

Масса тела птенцов накануне вылета из гнезда на загрязненных участках меньше, чем на фоновой территории (табл. 8). Различия между зонами нагрузки достоверны у большой синицы и московки.

Таблица 8

Изменчивость средней массы птенцов дуплогнездников перед вылетом из гнезда в градиенте техногенного загрязнения

Вид	Средняя масса птенцов (г) в зонах загрязнения		
	импактной	буферной	фоновой
Мухоловка-пеструшка	13,35±0,45 (16)	13,92±0,11 (63)	13,95±0,07 (311)
Большая синица	16,93±0,18* (89)	18,27±0,21 (18)	18,52±0,18 (54)
Московка	9,25±0,13* (53)	9,65±0,09* (85)	10,16±0,09 (46)

Звездочкой (*) обозначены достоверные отличия ($p < 0,05$) от фонового показателя; в скобках указано количество птенцов.

Вместе с тем с ростом загрязнения увеличивается доля мелких (истощенных) слетков, имеющих меньшие шансы на выживание. Их доля в импактной зоне и в контроле составляла соответственно: у мухоловки-пеструшки 31,3 ± 11,6 % и 10,6 ± 1,7 % ($p < 0,05$), а у большой синицы 21,3 ± 4,3 % и 7,4 ± 3,6 % ($p < 0,05$).

Показатели развития слетков мухоловки-пеструшки и большой синицы (длина крыла, хвоста и цевки, степень зрелости оперения, т. е. относительная длина опахал маховых) в импактной зоне достоверно меньше по сравнению с фоновой.

Изменчивость морфологических характеристик яиц и птенцов. Токсический эффект промышленных выбросов проявляется и в увеличении изменчивости размеров яиц и массы слетков внутри субпопуляционных группировок. Коэффициент вариации массы птенцов у трех видов дуплогнездников в импактной зоне (а у московки – и в буферной) достоверно превышает фоновый. Увеличение изменчивости этого показателя у всех трех видов обусловлено главным образом ростом различий между гнездами.

Показатели суборганизменного уровня

Толщина скорлупы. Одна из важных оологических характеристик – толщина скорлупы. Скорлупа выполняет механическую и барьерную функции, служит источником кальция для эмбриона. Через поры скорлупы происходит газообмен, но слишком большой их диаметр приводит к преждевременному высыханию содержимого яйца (см.: Nyholm, 1995). Воздействие тяжелых металлов и двуокиси серы способно приводить к утончению скорлупы яиц большой синицы и мухоловки-пеструшки (см.: Eeva, Lehikoinen, 1995). Мы не отметили этого в нашем районе работ. Средняя толщина скорлупы яиц большой синицы в импактной зоне (83 ± 1 мкм, n = 60) не отличалась от фонового уровня (82 ± 1 мкм, n = 22). Тем не менее в зоне максимальной токсической нагрузки отмечено увеличение коэффициента вариации этого показателя до 10,0 ± 0,9 % по сравнению с 4,0 ± 0,6 % на фоновой территории ($p < 0,05$).

Уровни накопления токсикантов в органах, тканях и яйцах. Уровень токсической нагрузки на конкретный вид птиц адекватно отражают концентрации тяжелых металлов в содержимом желудочно-кишечного тракта и фекалиях, близкие к их концентрациям в корме птиц. Прослеживается четкая зависимость уровней токсикантов в пищевых рационах от степени загрязнения природной среды. Установлено, что по мере приближения к источнику выбросов особенно резко растет содержание в фекалиях свинца и меди – в 5,6–7,9 раз. Во всех зонах четко проявляется видоспецифичность уровней поступления токсикантов в организм птиц с кормом. При совместном обитании в одном биотопе содержание тяжелых металлов в рационе мухоловки-пеструшки в 1,4–3 раза больше, чем у большой синицы. Несомненно, что это обстоятельство обусловлено экологическими особенностями видов и определяется достаточно тонкими различиями в специфике рациона и местах сбора корма.

Индивидуальный химический анализ проб костной ткани, содержимого желудочно-кишечного тракта и фекалий показал, что содержание металлов в скелете хорошо отражает уровень токсической нагрузки на организм. Содержание тяжелых металлов в скелете птенцов перед вылетом из гнезда в зонах загрязнения значительно больше фонового уровня: свинца в 1,3–3,0 раза, а физиологически важных металлов меди и цинка – лишь в 1,2–1,4 раза.

Нами отмечена отрицательная зависимость массы тела слетков большой синицы от содержания тяжелых металлов (в частности, свинца в скелете) (рис. 6).

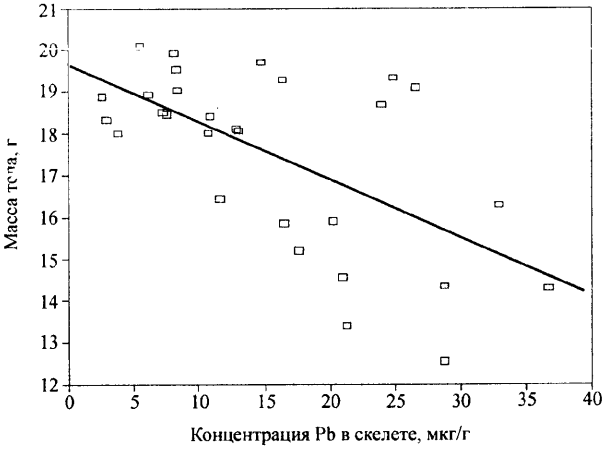

Рис. 6. Зависимость массы тела слетков большой синицы от содержания свинца в скелете

Анализ яиц большой синицы показал, что повышенное содержание загрязнителей в рационе ведет к накоплению их в организме птиц и, следовательно, в скорлупе яиц. Достоверное увеличение концентраций металлов в скорлупе яиц большой синицы в импактной зоне отмечено лишь для свинца (в 1,2 раза) и для меди (в 2,0 раза) по сравнению с фоновыми уровнями. Существенных различий в содержании цинка и кадмия не обнаружено.

ГЛАВА 7

СОСТОЯНИЕ НАСЕЛЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Одним из важнейших компонентов наземных экосистем являются мелкие млекопитающие. Это довольно обширная группа, включающая преимущественно мышевидных грызунов и насекомоядных. Значительная роль этих организмов в экосистемах, их широкое распространение и сравнительно высокая численность в сочетании с хорошей изученностью животных в популяционном и ценотическом отношениях (см., например: Наумов, 1948; Большаков, 1972; Башенина, 1977; Шилов, 1977; Шварц, 1980; Абатуров, 1984 и др.) обусловили широкое использование мелких млекопитающих в качестве модельных объектов для решения проблем теоретической и прикладной экологии как в России, так и за рубежом.

Наиболее адаптированными для жизни в лесу являются *лесные полевки* (род *Clethrionomys*): рыжая (*Cl. glareolus*), красная (*Cl. rutilus*) и красно-серая (*Cl. rufocanus*). Это зверьки небольших размеров (длина тела составляет 7–13 см), ушные раковины средних размеров едва выступают над мехом. Хвост у рыжей полевки резко двухцветный, слабо опушенный, заметно утончается к концу, его длина более 40 мм (крайне редко 35–40 мм). Красная полевка имеет одинаковой по всей длине толщины, без резких цветовых переходов, сильно опушенный хвост, на конце которого ясно выражена кисточка длинных волос (5–8 мм). Длина его обычно не превышает 35 мм. Хвост красно-серой полевки сильно варьирует по длине (30–60 мм) и покрыт волосами средней густоты. Подошвы лап лесных полевок голые или слабооволосенные в пяточном отделе, имеются подошвенные мозоли. Волосяной покров зимой густой, довольно высокий и мягкий, летом – более короткий и грубый. Глаза небольшие.

Лесные полевки отличаются круглосуточной активностью. Могут довольно хорошо лазать по деревьям и кустам. Убежищами для них служат норы (как правило, короткие и неглубокие), пустоты в корнях или кочки. Иногда зверьки устраивают поверхностные норы в толще

мха или лесной подстилки. Гнезда размещаются в укрытиях на поверхности почвы, реже – под землей.

Эти виды заселяют зоны тайги и широколиственных лесов. Рыжая полевка наиболее многочисленна в хвойно-широколиственных лесах, ее ареал охватывает европейскую часть России от западных границ до Саян. Два других вида распространены от Кольского полуострова до Дальнего Востока. Красная полевка населяет южнотаежные, а также лиственные леса, преимущественно пойменные. На севере она проникает в лесотундру, а на юге – в островные леса лесостепной зоны. Красно-серая полевка обитает главным образом в горнотаежных районах. Все эти виды многочисленны, но в местах совместного обитания красная полевка уступает по численности двум другим видам (см. об этом: Кошкина, 1957; Окулова, Мясников, 1979; Европейская рыжая полевка, 1980).

Рыжая полевка обладает высокой экологической пластичностью, ее кормовой спектр достаточно широк и включает вегетативные части травянистых растений, семена, ягоды, почки и кору, мхи, лишайники, а также беспозвоночных животных. Красная полевка на большей части ареала является более семеноядным видом, в рационе красно-серой полевки преобладают вегетативные части растений.

Размножаются лесные полевки преимущественно в течение бесснежного периода, за сезон самка приносит 2–4 помета, беременность длится 17–21 день. В каждом выводке – от 2 до 11, чаще 5–7 детенышей. В 3–4-недельном возрасте молодняк переходит к самостоятельному существованию, половой зрелости зверьки могут достигать в возрасте 30–35 дней.

Благодаря своей многочисленности лесные полевки играют немалую роль в функционировании лесных биоценозов, в частности, являясь кормовой базой для многих хищников. Их численность подвержена резким колебаниям, но не таким значительным, как у серых полевок. Лесные полевки являются носителями многих опасных инфекций, из которых наибольшее значение имеют геморрагическая лихорадка с почечным синдромом (ГЛПС) и клещевой энцефалит. Существование вируса последнего обеспечивается массовым паразитированием на лесных полевках личинок и нимф иксодовых клещей – основных переносчиков этой болезни.

Вторую группу мелких грызунов, типичных обитателей леса, составляют *лесные мыши* (род *Apodemus*). Это животные небольших

размеров (длина тела 6–15 см), хвост не хватательный, равен по длине туловищу или чуть меньше его, покрыт волосами средней густоты. Голова с удлиненной лицевой частью, крупными глазами и относительно крупными ушами, стопа длинная и узкая. Волосяной покров мягкий, остевые волосы редкие и тонкие. Главное различие в окраске лесной и полевой мыши – наличие у последней черной полоски, проходящей посередине спины.

Для представителей рода *Apodemus* характерна преимущественно сумеречная и ночная активность. День они проводят в простых норах. Иногда в качестве убежищ используют пустоты под корнями, расщелины между камней.

В районе исследования отмечаются два вида мышей: лесная (*A. sylvaticus*) и полевая (*A. agrarius*). Причем эврибионтную полевую мышь можно отнести к обитателям лесных биотопов условно. Хотя ее можно встретить на лесных опушках и полянах, далеко в лес полевая мышь не заходит. Основные местообитания вида – поймы рек, высокотравные луга, бурьянная растительность. Все представители рода *Apodemus* – семенояды, но в их рационе постоянно присутствуют также животные корма и небольшое количество вегетативных частей растений. Иногда на зиму запасают пищу.

Период размножения мышей захватывает теплый период, за сезон одна самка может принести до 4 пометов численностью 5–7 (до 9) детенышей в каждом. Беременность длится 27–29 дней. Половая зрелость наступает в возрасте 3–3,5 месяцев.

Кроме геморрагической лихорадки и клещевого энцефалита, мыши являются переносчиками туляремии, лимфоцитарного хореоменингита, токсоплазмоза, лептоспирозов и других болезней.

Представители рода *серых полевок* (*Microtus*) не столь тесно связаны с лесными биотопами, но тем не менее многие из них обычны в открытых участках леса. Это зверьки более крупных размеров (длина тела 11–20 см), хвост у большинства видов слабо обволосен и достигает размеров 1,5–9,5 см. Относительные размеры хвоста могут служить диагностическим признаком. Так, у полевки-экономки хвост резко двухцветный и составляет около 1/2 длины тела. У обыкновенной и темной полевок хвост нерезко двухцветный и более короткий: у обыкновенной он составляет 1/3–1/4 длины тела, у темной – около 1/3. Волосяной покров у серых полевок густой и мягкий.

В районе исследований отмечены полевка-экономка (*M. oeconomus*), пашенная, или темная, полевка (*M. agrestis*), а также обыкновенная полевка (*M. arvalis*). Все эти виды имеют много общих биологических черт. Они почти всегда обитают в увлажненных биотопах: на сырых заболоченных лесных участках, открытых травянистых болотах (преимущественно осоково-злаковых), по берегам рек, стариц и ручьев и т. п. В рационе серых полевок преобладают зеленые части растений, а также кора древесных побегов, реже – ягоды, семена.

Численность серых полевок подвержена большим колебаниям. За сезон самка приносит 2–4, а в отдельные годы до 7 выводков, в каждом из которых по 5–7 детенышей.

В эпидемиологическом отношении представляют опасность в качестве переносчиков лепроспироза, туляремии, листериоза и других инфекций.

Насекомоядные млекопитающие представлены в районе исследований двумя группами: землеройками-бурозубками (*Sorex*, 4 вида) и европейским кротом (*Talpa europaea*). Насекомоядные, сохранив примитивные черты организации, в отличие от других групп млекопитающих, обладают и такими специфическими свойствами жизнедеятельности, как высокий уровень метаболизма и устойчивость процессов обмена, что при достаточном рационе питания обеспечивает им автономность существования и развития.

Землеройки интересны и тем, что из всех млекопитающих они обладают наименьшей продолжительностью жизни и наименьшей скоростью полового созревания (Большаков и др., 1996).

Землеройки-бурозубки (*Sorex*) имеют небольшие размеры (длина тела 5–9 см). Хвост (длиной 2,8–8 см) на всем протяжении равномерно покрыт волосами одинаковой длины. Коронки зубов коричневые или красно-коричневые, что отражено в родовом названии.

В районе исследований зарегистрировано 4 вида бурозубок: обыкновенная (*S. araneus*), равнозубая (*S. isodon*), средняя (*S. caecutiens*) и малая (*S. minutus*). Бурозубки занимают различные биотопы, главным образом это увлажненные места в лесах, а также поймы рек. Зверьки активны круглосуточно, наибольшая активность отмечается в сумерки и ночью. Держатся бурозубки поодиночке. Питаются в основном беспозвоночными (насекомые и их личинки, многоножки, дождевые черви и т. д.), мелкими позвоночными (лягушки, ящерицы,

детеныши мышевидных грызунов), а также растениями, семенами деревьев и кустарников.

В году у землероек бывает по 2–3 помета, в каждом от 2 до 10 детенышей, которые развиваются очень быстро и в возрасте 22 дней уже покидают гнездо, переходя к самостоятельному образу жизни.

Бурозубки истребляют большое количество вредителей сельского и лесного хозяйства.

Крот (*Talpa europaea*) характеризуется вытянутым ваньковатым туловищем длиной до 18 см, укороченным хвостом (1,5–3,4 см), конусовидной мордой с коротким хоботком на конце (внутри которого имеется особая кость) и сильно укороченными конечностями. Передние гораздо шире задних, их широкие лопатообразные ладони вывернуты наружу. Ушных раковин нет. Волосяной покров низкий, густой и мягкий, слабо дифференцирован на категории. Поскольку волосы сильно стираются под землей, то характерны дополнительные линьки – до четырех в течение года.

Таблица 9

Основные индикационные показатели, традиционно используемые для характеристики техногенной трансформации экосистем применительно к группе мелких млекопитающих

Анализируемые характеристики			
Ценотические	Демографические	Морфофизиологические	Аналитические
Список видов	Соотношение полов	«Индекс состояния»	Уровни накопления приоритетных поллютантов (свинца, кадмия, меди, цинка и др.) в печени, почках, костной ткани и в содержимом желудков
Видовое разнообразие	Возрастная структура	Экстерьерные признаки	
Долевое участие видов в сообществе	Репродуктивные показатели	Абсолютные размеры и индексы некоторых органов (печень, сердце, тимус, почки, надпочечники)	
Показатели обилия	Миграционная активность особей		
Пространственная структура населения			

Кроты предпочитают увлажненные почвы. Роют сложную систему ходов, по которым перемещаются на большие (до 4 км) расстояния. В норе имеется гнездовая камера. Животные держатся поодиночке,

активны круглосуточно. Питаются беспозвоночными, в основном дождевыми червями.

Беременность продолжается 40 дней. В году самка приносит 1 помет, в котором 3–9, обычно 5 детенышей, которые покидают гнездо в возрасте около 1 месяца. Половой зрелости кроты достигают в возрасте 5–6 месяцев.

Поедая большое количество вредных беспозвоночных, приносят существенную пользу лесному и сельскому хозяйству. Отрицательное влияние – при поедании большого количества дождевых червей.

Для данной группы организмов наиболее важными и показательными, отражающими изменения качества среды обитания, являются отдельные ценотические, демографические и морфофизиологические характеристики (табл. 9).

Ниже мы охарактеризуем основные индикационные показатели и методы их исследования, подробнее рассмотрев те из них, которые уже в полевых условиях позволяют регистрировать происходящие изменения.

Методы полевых исследований

Методы изучения мышевидных грызунов и насекомоядных в природных условиях многообразны и во многом определяются задачами исследования. Мы остановимся лишь на тех методах, которые используются нами для отлова животных и первичной обработки полученной информации.

Методы отлова мелких млекопитающих

Несмотря на все разнообразие способов отлова мелких млекопитающих, их можно объединить в две группы: а) отлов животных ловушками (давилками или живоловками); б) изъятие зверьков с помощью ловчих канавок.

Многочисленные данные свидетельствуют о том, что на практике исследователь, используя различные ловчие средства, сталкивается с избирательностью отлова разных видов мелких млекопитающих. Ловушки дают в большей степени оценку локальной плотности определенной категории зверьков, тогда как канавки больше отражают особенности двигательной активности животных. Метод ловчих канавок является также наиболее производительным способом отлова

при выявлении видового состава населения. Согласно некоторым наблюдениям (см.: Pucek, 1968) летом уловистость канавок может быть в 5–15 раз выше по сравнению с ловушками. В то же время для изучения основных популяционных параметров более предпочтительными являются методы отлова с использованием ловушек. Совместное применение обоих способов отлова позволяет успешно решать поставленные задачи.

Метод ловушколиний. Этот универсальный метод имеет большие достоинства: одновременно с данными о численности исследователь получает и самих зверьков, которые используются для дальнейшего популяционного анализа. При изучении пространственной структуры населения каждая ловушка должна иметь свой порядковый номер, позволяющий регистрировать точные места поимки животных.

В случае безвозвратного изъятия животных для отловов используются *давилки различных конструкций* (ловушки Геро, проволочные капканчики, «коридорчики» и др.). Ловушки выставляют в линию по 50–100 штук через 5 м одну от другой, выбирая в радиусе не более 1 м наиболее подходящее место: у корней деревьев, вдоль лежащего дерева, у отверстия норы или на поверхностной дорожке (см.: Карасева, Телицина, 1996).

В качестве приманки чаще всего используют корку хлеба, смоченную подсолнечным маслом и разрезанную на квадратики величиной примерно по 1–1,5 см^2. Однако во время дождя они размокают и становятся непригодными. Вместо хлеба можно также использовать кусочки поролона и пенопласта, смоченные в растительном масле (см.: Воронцов, 1963). Хороши как приманка свежие кедровые орехи.

Проверяют давилки один раз в сутки в утренние часы. Продолжительность отловов во многом определяется задачами исследования: для оценки численности и основных популяционных характеристик достаточно 4–5 суток, при изучении миграционной активности населения ловушки экспонируют в течение 5–10 суток.

При изучении характера использования территории, подвижности и многих других аспектов жизнедеятельности мелких млекопитающих исследователь сталкивается с необходимостью добывать живых зверьков. В этом случае пользуются живоловками различных конструкций, в которые помещают немного пищи и сена (если отловы проводятся в сырую и/или холодную погоду). Летом в сильную жару попавшиеся зверьки могут погибнуть от перегрева, поэтому ловушки надо прикрывать травой либо закрывать совсем.

Как правило, *ловушки для живоотлова располагают на площадках*. Размер площадки зависит от образа жизни изучаемого вида и его численности. Для малоподвижных зверьков (например, серых полевок) площадка может занимать 2–3 га (см., например: Карасева, Ильенко, 1957 и др.), при работе с лесными полевками (рыжей, красной, красно-серой) – 5–8 га (см.: Кошкина, 1967; Окулова и др., 1971), для лесной мыши площадка должна быть не менее 15 га (Никитина, 1961). Живоловки расставляют в шахматном порядке на равных расстояниях друг от друга. При работе с лесными полевками и лесными мышами общепринятой дистанцией считают 10–20 м (см. об этом: Карасева, Телицина, 1996). Площадку обходят не менее двух раз в сутки – утром и вечером. Вынимают зверьков, каждого метят (например, путем ампутации пальцев, окрашиванием или выстриганием шерсти на разных участках тела, механическими маркерами и т. д.), определяют вид, пол и возраст, обследуют состояние репродуктивных органов, взвешивают и выпускают на месте отлова.

Наиболее распространенным в полевых условиях методом мечения зверьков является *метод ампутации пальцев* (см., например: Карасева, Тощигин, 1993), при котором на правой задней лапе отмечают единицы, на левой задней – десятки, на правой передней – сотни, на левой передней – тысячи (рис. 7). Поврежденные пальцы быстро заживают.

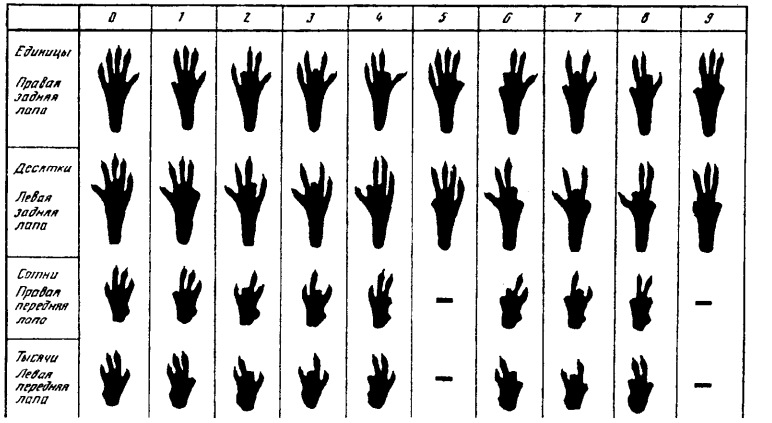

Рис. 7. Порядок ампутации пальцев при мечении грызунов

Кроме площадочного метода, в ряде случаев *живоловки* расставляют *линиями* на расстоянии 50–100 м одну от другой, в которых ло-

вушки располагаются через 10 м. С помощью этого метода нельзя охарактеризовать размеры индивидуальных участков, но зато можно определить характер участия в размножении, демографический состав населения и другие показатели.

Отлов животных с помощью ловушек имеет и свои недостатки. Во-первых, уловы мелких млекопитающих сильно зависят от погодных условий (сохранность приманки, подвижность зверьков). Во-вторых, представители разных видов неодинаково реагируют на предложенную приманку. Однако попадаемость в ловушки определяется не только привлекательностью приманки, но и видовыми различиями в подвижности зверьков. Виды с большей исследовательской активностью чаще попадаются в ловушки, чем менее активные. Примером может служить высокая попадаемость в давилки и живоловки землероек-бурозубок в годы их большой численности. Этих насекомоядных зверьков привлекает не запах растительного масла – они сами, беспрерывно снующие в разных направлениях в поисках живого корма, натыкаются на ловушки и попадают в них. Вследствие их высокой активности иногда они буквально забивают давилки, так что зверьки других видов попадаются меньше, поэтому реальное соотношение видов несколько искажается (см. об этом: Карасева, Телицина, 1996).

В качестве основного способа добывания насекомоядных млекопитающих следует назвать *метод ловчих канавок*. Ловчая канавка, в которую вкопаны ловчие цилиндры или конусы, представляет собой постоянно действующую ловушку. Стандартная канавка имеет длину 20–25 м, в некоторых случаях до 50 м. Ее копают глубиной на «штык» лопаты (25–30 см) и примерно такой же ширины, при этом землю выбрасывают на одну сторону. Дно делают ровным и чистым, шириной чуть больше верхнего обреза канавки. В дно каждой канавки на расстоянии 10 м один от другого вкапывают металлические цилиндры или конусы так, чтобы стенки канавки вплотную подходили к орудию лова, верхний край которого должен быть расположен на 1–2 см ниже уровня дна канавки. Для того чтобы судить о направлении передвигающихся зверьков, устанавливают двойные (параллельные) траншеи, которые располагают на расстоянии 1 м друг от друга, а землю из обеих сбрасывают в промежуток между ними.

Канавки осматривают каждое утро, извлекая из них зверьков и периодически их поправляя (приводят в порядок, чистят, выбирают из них земноводных, насекомых и пр.). Совершенно необходимым является поправление канавок после сильных или продолжительных дождей. В ряде случаев цилиндры (или конусы) заполняются жидкостью (водой, формалином и т. д.), что позволяет проводить проверки реже, но охватывать исследованиями более продолжительные промежутки времени и обследовать большую территорию.

Для отлова кротов имеются специальные приспособления, так называемые *кротоловки*. Перед началом отловов обследуют участок и там, где чаще встречаются кротовые ходы и кучки выброшенной земли, прокладывают маршрут. Кротоловки помещают во вновь появившихся кротовинах. Над кротовиной ножом вырезают пласт дерновины 20×10 см. Осыпавшуюся землю сгребают на середину вскрытого хода, входное кольцо кротоловки расширяют или сжимают так, чтобы оно плотно вошло внутрь неразрушенной части кротовины. Заднюю часть кротоловки с витком пружины вдавливают в земляной валик, но так, чтобы она оказалась приподнятой на 3–4 см над уровнем пола. Тогда насторожка нижней частью не будет касаться земли. Ловушки, направленные в одну сторону с интервалами в 0,5 м, устанавливают в ходы по 2–3 штуки, а затем также по 2–3 кротоловки, направленные в противоположную сторону; попавшего в первую ловушку крота обойдет следом идущий крот и попадет во вторую. Затем срезанные пласты дерна кладут на место, а по бокам щели над кротовиной прикрывают землей, взятой со стороны. В лесу с рыхлой подстилкой вскрытые ходы закрывают не срезанными дерновинами, а пучками скрученной свежей травы. Кротоловки проверяют ежедневно.

Отлов живых кротов целесообразно проводить в конце июня – начале июля, когда идет расселение молодых кротов – так называемый ход кротов. Для этого выбирают наиболее заселенный животными участок с множеством верховых кротовин и кротовых кучек и с удобным подъездом по проселочной дороге. Вдоль этой дороги отыскивают пересекающие ее наиболее торные кротовые ходы. С одной стороны от дороги такой ход на протяжении 1 м затаптывают так, чтобы было видно, когда по нему пройдет крот и станет его ремонтировать, поднимая потолок. На середине этот ход перегораживают, воткнув поперек в землю лопату, и ждут прихода крота. Как только крот достигнет преграды, второй лопатой ему преграждают путь к отступлению и вместе с землей выбрасывают на поверхность и немедленно сажают в ящик. Таким способом за несколько дней

удается отловить до 100 животных. Живых кротов можно содержать в фанерных ящиках с землей по 5–6 особей, 3–4 раза в день подкладывают дождевых червей или свежий мясной фарш из расчета 80–100 г в сутки на каждого животного. Землю меняют каждые 2 дня, воду – ежедневно.

Анализ структуры сообществ мелких млекопитающих

Анализируя состав отловов, исследователь получает информацию о животном населении. Для характеристики структуры сообществ мелких млекопитающих обычно используются показатели, обладающие определенными индикаторными свойствами: 1) список видов; 2) видовое разнообразие; 3) доля редких видов; 4) долевое участие и равномерность распределения в сообществе; 5) суммарное обилие видов.

Сравнивая число и набор видов, можно сделать заключение о том, насколько близки сравниваемые сообщества по своему составу. Для такой оценки в градиентном анализе часто используют *индекс сходства*

$$S = 2C/(A+B),$$

где A – число видов в пробе A, B – число видов в пробе B, C – число общих видов в обеих пробах.

В качестве мер видового разнообразия (M) и доли редких видов (h) зачастую используются показатели, предложенные Л. А. Животовским (1980). Они имеют достаточно хорошую «биологическую» интерпретацию: первый характеризует степень видового разнообразия, а второй оценивает структуру этого разнообразия.

Показатель видового разнообразия (M), представляющий собой среднее число видов в сообществе, рассчитывается по формуле

$$M = (\sqrt{p_1} + \ldots \sqrt{p_m})^2,$$

где $p_1 \ldots p_m$ – частота видов в сообществе, m – число видов.

Доля редких видов (h) вычисляется по формуле

$$h = 1 - M/m.$$

Когда $h = 0$, то распределение видов в сообществе равномерное, редкие виды отсутствуют; если одни виды в сообществе встречаются чаще других, то $h > 0$.

Долевое участие вида в сообществе (D) оценивали как соотношение количества особей данного вида в выборке (n) к общему числу

животных всех видов (N) в той же выборке

$$D = n/N.$$

Для характеристики *равномерности распределения видов в сообществе* (E) используются различные индексы, в том числе индекс Симпсона

$$\underset{i=1}{\overset{S}{E}} = 1/(S \sum P_i^2),$$

где S – общее число видов в сообществе, P_i – доля i-го вида. Показатель выравненности может принимать значения от 0 до 1.

Разнообразие сообществ тем выше, чем больше видов оно включает и чем больше они выровнены по обилию (см.: Бигон и др., 1989).

Оценка численности населения мелких млекопитающих и анализ пространственного размещения

Одним из основных показателей, использующихся при описании сообществ, является суммарное обилие видов, их составляющих. С одной стороны, он отражает сумму видовых реакций популяций на комплекс внешних воздействий, с другой – характер межвидовых взаимодействий внутри сообществ. Расчет *индекса суммарного относительного обилия* производится по формуле

$$I = (c/d) \times 100,$$

где c – общее количество отловленных животных, d – число отработанных ловушкосуток ($d = at$, где a – общее число ловушек; t – число суток отлова). Это относительная оценка численности животных, имеющая размерность «количество особей на 100 ловушкосуток».

Пространственную структуру населения животных одного вида можно довольно полно охарактеризовать с помощью четырех показателей: индексов общего (I) и частного (A) обилия, заселенности (F) и агрегированности (Ag) населения (см. об этом: Лукьянова, Лукьянов, 1992). Напомним, что для анализа распределения животных на исследуемой территории необходимо, чтобы каждая ловушка линии имела свой порядковый номер, позволяющий регистрировать места поимки животных.

Индекс общего обилия (I) рассчитывают обычным способом. Он регистрирует относительную численность животных на территории, включающей все типы микроучастков, часть из которых непригодна

для обитания вида и не заселена им. Таким образом, этот показатель в некотором смысле выражает емкость и пригодность среды обитания для населения вида в целом.

Частное обилие (A) – обилие вида на микроучастках, заселенных животными, – выражается количеством особей, отловленных на 100 ловушкосуток, и рассчитывается по формуле

$$A = (c/f)\times 100,$$

где c – количество отловленных животных, f – число ловушкосуток, отработанных в микростациях ($f = bt$, где b – частное число ловушек из общего количества d, в которые отлавливались животные, отражает число микроучастков территории, занятых зверьками; t – число суток отлова). Этот индекс отражает обилие животных на реально заселенных ими участках.

Если показатели общего и частного обилия в первую очередь характеризуют численность вида, то следующие два индекса – заселенность территории и агрегированность населения – используются для непосредственного описания пространственного размещения животных.

Заселенность территории (F) отражает совокупную емкость данного местообитания для особей данного вида. Этот индекс показывает долю (%) от обследованной территории, заселенную животными, и рассчитывается по формуле

$$F = (b/a)\times 100.$$

Если территория абсолютно непригодна для обитания животных, то $F = 0$, и, наоборот, в случае, когда зверьки осваивают всю территорию, $F = 100$.

В качестве меры *агрегированности* (Ag), или степени скученности, населения используют индекс Уитфорда, который равен отношению частного обилия (A) к заселенности территории (F):

$$Ag = A/F.$$

Этот показатель принимает наименьшее значение при выровненном размещении животных по территории и возрастает с увеличением мозаичности среды (когда небольшое число ловушек попадает на микроучастки, плотно заселенные животными, а оставшиеся – на территорию, не заселенную зверьками).

Изучение миграционной активности животных

Исходя из современных представлений и эмпирических данных, все большее значение в качестве одного из основных механизмов поддержания устойчивости популяций мелких млекопитающих отводится внутрипопуляционным миграциям. В литературе описаны факты, подтверждающие, что роль и интенсивность миграций широко распространенных видов мелких млекопитающих особенно усиливаются в неблагоприятных и нестабильных условиях (как естественного, так и антропогенного происхождения).

Анализ миграционной активности животных проводится на основе их многосуточного (5 суток и более) безвозвратного изъятия. При этом исходят из представлений о том, что характер кривых отлова мелких млекопитающих в существенной мере определяется численностью оседлых и мигрирующих животных в зоне вылова. При наличии в популяции особей обеих категорий их последовательные суточные уловы убывают за счет нарастающего изъятия резидентного населения, постепенно выходя на плато, величина которого пропорциональна потоку мигрантов через территорию отлова в единицу времени. В случае если популяция представлена только оседлыми особями, убывание последовательных суточных отловов аппроксимируется геометрической прогрессией, тогда как при наличии в популяции только мигрирующих особей последовательные отловы флуктуируют на постоянном уровне (рис. 8) (см.: Мухачева, Лукьянов, 1997). Для расчетов используется регрессионный анализ, которого здесь мы касаться не будем (о подробной методике расчетов см.: Лукьянов, 1993).

Определение пола и возраста отловленных животных

Процесс определения пола и возраста у животных при их безвозвратном изъятии не составляет особого труда. При работе с мечеными зверьками невозможность их вскрытия значительно осложняет определение пола, возраста, стадии полового цикла. Однако длительные наблюдения за отдельными особями при повторных поимках позволяют корректировать полученные данные.

Пол у грызунов определяется по длине промежности. Расстояние между мочеполовым и анальным отверстиями у самцов значительно (в 2–10 раз в зависимости от вида и стадии полового созревания) пре-

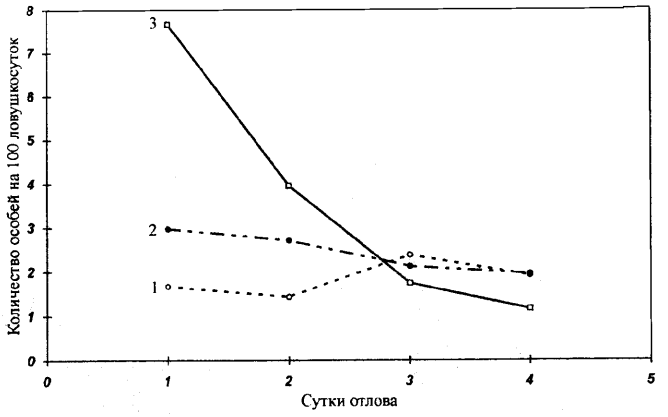

Рис. 8. Характер кривых вылова рыжей полевки в местообитаниях, расположенных на разном удалении от источника аэротехногенной эмиссии (Средний Урал, 1990–1994):

1 – удаление 1 км (импакт); 2 – удаление 4 км (буфер); 3 – удаление 20 км (фон)

вышает это же расстояние у самок. Если у последних это расстояние составляет 2–7 мм, то у самцов – 5–20 мм. У половозрелых особей наблюдается увеличение мочеполового сосочка и развитие мошонки у самцов (обычно темной и оголенной, особенно хорошо заметной у мышиных и беличьих). У самок хорошо видны припухлость или перфорация влагалища и увеличение сосков (Определитель, 1985). Определение пола у насекомоядных представляет очень непростую задачу и требует контроля при вскрытии.

Определение *возраста зверьков* в полевых условиях затруднено, но комплексное использование ряда признаков при известном навыке и наблюдательности позволяет в большинстве случаев отнести зверька к группе взрослых или прибылых особей. При этом необходимо также учитывать время года и продолжительность жизни особей данного вида.

Как правило, при работе с мышевидными грызунами достаточно различать зимовавших животных, половозрелых сеголетков и неполовозрелых прибылых зверьков. В большинстве случаев основные трудности появляются при разделении во второй половине лета сеголетков весенних генераций и перезимовавших особей. При вскрытии эти группы легко диагностируются по ряду морфофизиологических признаков, в первую очередь по наличию (или отсутствию) тимуса.

Более точно возраст определяют по черепным признакам: стертости жевательной поверхности, соотношению высоты коронки и длины корня, морфологическим особенностям черепа и др. – в настоящее время имеется много методик определения возраста зверьков.

Возрастная структура населения насекомоядных сложна, разными авторами выделяется от 2 до 6 возрастных классов. Для большинства исследований достаточным является рассмотрение двух возрастных групп: сеголетков и взрослых животных. Эти классы можно четко разделить на основании размерно-весовых характеристик, дополненных сведениями о состоянии шерстного покрова на хвосте, лапах и ушных раковинах.

Прижизненное определение возраста. Для определения возраста изучаемых животных ориентируются на несколько групп показателей:

1. Сравнение с диаграммой изменения соотношения веса и возраста, определенного по черепным признакам, в течение репродуктивного периода с разбивкой на возможно более короткие интервалы (не более 5 дней). Для построения этой диаграммы необходимо наличие контрольной выборки животных известного веса и возраста, полученной при массовом безвозвратном изъятии. Сравнение с диаграммой сведений о весе конкретного зверька с площадки мечения позволяет определить его принадлежность к той или иной генерации в 85–100 % случаев. Взвешивание при нескольких повторных поимках существенно повышает точность оценки возраста. Этот метод используют применительно к массовым видам грызунов. Несколько проще применение этого метода для исследований бурозубок, так как сеголетки, даже созревающие, на 1/5–1/3 легче и короче зимовавших. Однако его применение ограничено синхронностью и симпатричностью в сборе материала (см.: Определитель, 1985).

2. По состоянию мехового покрова можно различать зверьков возрастом до 1,5–2 месяцев (до прохождения ювенильной линьки). Детский наряд, как правило, более тусклой окраски, волосы короче и реже, чем у взрослых. У ряда видов отличается и цвет ювенильного меха. Так, например, у молодых рыжих полевок окраска боков и брюшка темная, без серебристого оттенка, характерного для взрослых. Брюхо и лапы детенышей полевой мыши темно-серые. Больше серых тонов и в окраске молодняка лесной мыши, тогда как у взрослых животных окраска спины и боков приобретает желтый оттенок.

Взрослый наряд сеголетка всегда ярче, чем у детенышей и перезимовавших особей. По строению взрослого меха (у старых зверьков он более тусклый, неровный, растрепанный) зимовавших от сеголетков можно отличить у одних видов до осени (рыжая полевка), у других – в более короткое время (мыши, серые полевки).

3. По вытертости меха на отдельных частях тела можно определить возраст у видов, которые не имеют смены меха на конечностях и хвосте, – крота и бурозубки. Так, отловленные летом и осенью бурозубки с хорошо опушенным хвостом (густые волосы совершенно скрывают кожные чешуйки, образуя на конце кисточку) и тыльной стороной лап, а также имеющие ушные раковины, не заметные в окружающей шерсти, имеют возраст 1–5 месяцев. Зимовавшие особи (возраст около 1 года), отловленные в эти же сроки, характеризуются совершенно голыми либо имеющими слабое опушение ушами, лапами и хвостом.

Исследование морфофизиологических параметров животных

Для характеристики состояния зверьков в природных популяциях используют *метод морфофизиологических индикаторов*, разработанный уральской школой экологов (см. об этом: Шварц и др., 1968). Метод основан на том, что размеры внутренних органов мелких млекопитающих непостоянны и быстро меняются в зависимости от условий обитания и физиологического состояния. Вместе с тем средние популяционные размеры внутренних органов в обычных условиях достаточно устойчивы. Метод индикаторов дает возможность по комплексу косвенных (экстерьерных и интерьерных) признаков оценить физиологические особенности животных, степень благополучия и интенсивность процессов жизнедеятельности. Этот метод позволяет уловить такие отличия между популяциями, которые другими способами установить трудно. Использование определенного набора показателей позволяет зафиксировать самые первые стадии нарушения нормального хода внутрипопуляционных процессов (см.: Шварц и др., 1968; Ивантер и др., 1985; Варшавский, 1991).

Морфофизиологическому анализу подвергают мелких млекопитающих, отловленных методами безвозвратного изъятия. Для этого используют линейные (длину тела, хвоста и задней ступни) и весовые (вес тела, сердца, селезенки, печени, почек, надпочечников,

тимуса, семенников) показатели. Рассматривают абсолютные размеры органов и их органометрические индексы. Последние вычисляют в промилле как отношение веса органа (мг) к весу тела (г). При этом в весе тела зверьков не учитывают массу содержимого желудка (если она превышает 500 мг). Вес беременных самок определяют вычитанием веса матки с эмбрионами во избежание ошибок в связи с несоответствием в выборках числа самок на разных стадиях беременности. В ряде случаев для характеристики состояния зверьков используют так называемый *индекс состояния* – отношение веса тела к его длине, который свидетельствует об упитанности животных.

Методы исследования основных репродуктивных показателей

Внешними признаками участия в размножении самцов служат увеличенные размеры мочеполового сосочка и степень развития мошонки. Внешне она отличается более темной окраской или более редкой шерстью над ней (особенно в околоанальной области), а также характерным видом бобовидных семенников, которые хорошо просматриваются под кожей. Установлению участия в размножении сеголетков (у которых мошонка часто еще не сформировалась) способствует пальпация области гениталий для ориентировочного определения размера и тургора семенников. У вступающих в размножение сеголетков семенники упругие, хорошо прощупываются и имеют размер 10 мм и более.

Участие в размножении самок определяют по состоянию сосков и внешнему виду влагалища, которое у особей в состоянии эструса (течки) и во второй половине беременности припухшее и открытое. В состоянии покоя и первой половине беременности влагалище, как правило, закрыто.

Дополнительную информацию получают на основании *анализа вагинальных мазков* (по консистенции и содержимому секрета влагалища). Мазки берут из влагалища тонким ватным помазком на отточенной спичке. Фиксацию мазков проводят смесью Никифорова, окрашивают по способу Романовского – Гимзы и просматривают при большом увеличении микроскопа (табл. 10; см.: Определитель, 1985).

Лактацию устанавливают *по состоянию сосков и млечных желез*. Наличие молока определяют надавливанием на млечную железу по направлению к соску. Если давить только сосок, молоко может и

Таблица 10

Определение репродуктивного состояния самок на основании анализа вагинальных мазков

Стадия цикла	Содержимое секрета	Консистенция секрета	Внешний вид влагалища
Диэструс (период покоя)	Слизь, эпителий[1], лейкоциты[2]	При взятии мазка тянутся нити слизи	Открыто или закрыто. Края не припухшие
Проэструс (период подготовительных активных изменений)	Эпителий	Мазок имеет вид сыворотки, не тягучий	Открыто или закрыто. Края чуть утолщены.
Эструс (течка), совпадает с овуляцией	Чешуйки[3]	Мазок имеет крупчатое строение	Широко открыто, стенка утолщена
Метэструс (период регрессии)	Эпителий, лейкоциты, чешуйки	Мазок сухой	Открыто, края не припухшие
Спаривание в истекшие сутки	Сперматозоиды	Мазок нетягучий	Закрыто или имеется пробка
Первая половина беременности	Слизь	Мазок тягучий	Закрыто
Вторая половина беременности	Эритроциты	Мазок тягучий	Закрыто, синяк
Сразу после родов	Форменные элементы крови	Мазок тягучий	Открыто, припухшее

[1] *Эпителий* – крупные клетки угловатой формы с ядром (цитоплазмы почти не видно).
[2] *Лейкоциты* – мелкие клетки, целиком заполненные ядром.
[3] *Чешуйки* – клетки такого же размера, как эпителий, но без ядра.

не выступить. При выдавливании молока сосок, в спокойном состоянии подтянутый в кожный карман, обычно расправляется. Как правило, исследователь сталкивается с одним из перечисленных ниже вариантов:

1. Соски маленькие, слабо заметные, скрыты в шерсти, вокруг них нет голого поля, молоко из них не выдавливается, и соски при этом не расправляются. Значит, такая самка в настоящий момент не лактирует и ни разу не кормила.

2. Соски небольшие и окружены голым полем, молочные железы увеличены, но молоко не выдавливается. Такие изменения наблюдаются в последние дни беременности.

3. Соски крупные, шерсть вокруг них разрежена, либо отсутствует. При надавливании на млечную железу соски выпячиваются и из них выступает молоко. Следовательно, мы имеем дело с кормящей самкой.

4. Самка, недавно кончившая кормить, характеризуется теми же признаками, что и кормящая, только вместо молока выступает мутноватая или прозрачная жидкость (молозиво).

5. Самку, давно завершившую лактацию, можно определить по отсутствию молока в сочетании с крупными сосками, поле вокруг которых начинает обрастать.

6. В некоторых случаях соски могут быть совсем спрятаны в шерсти, а при надавливании они выпячиваются. При наличии крупных эмбрионов, не позволяющих рассмотреть плацентарные пятна, такое состояние сосков и млечных желез указывает на повторную беременность.

Определение участия зверьков в размножении при вскрытии. *Бурозубки.* У неполовозрелых самцов семенники очень малы (1–5 мг), а придатки семенника и семенные пузырьки недоразвиты. У половозрелых перезимовавших зверьков семенники значительно крупнее, они имеют продолговатую форму и достигают веса 40–170 мг. Придатки, простатическая и куперова железы, так же как и семенные пузырьки, у этой возрастной группы хорошо выражены. У молодых неполовозрелых самок матка при визуальном определении выглядит полупрозрачной, тонкой и укороченной, по форме напоминает зонтик. При вскрытии ее трудно обнаружить, так как она сложена пополам и лежит в левой стороне заднего отдела полости тела. У перезимовавших самок она набухает, утолщается и становится шире. У беременных зверьков на ранних стадиях хорошо заметны желтые тела в яичниках (они розовые, около 1 мм в диаметре), позже – эмбрионы в рогах матки. При этом матка значительно увеличивается в размерах. В отличие от грызунов, у бурозубок плацента внедряется в стенку матки не вдоль линии ее прикрепления к брыжейке, а к противоположной стенке. Поэтому плацентарные пятна лежат в верхнем своде стенки матки. Сохраняются они непродолжительное время, по некоторым данным пятна исчезают уже на 2–3-й день после родов. У кор-

мящих или ранее кормивших самок соски хорошо заметны, волосяной покров вокруг них сильно вытерт. При вскрытии у бурозубок можно установить рождение только 2 пометов (кормящая и вновь беременная), о большем числе выводков судить невозможно вследствие быстрого исчезновения плацентарных пятен.

Мышевидные грызуны. После измерений, взвешивания и внимательного обследования наружных половых органов приступают к вскрытию животного и детальному изучению состояния системы воспроизводства.

С а м к и . Половая система самки состоит из яичников, фаллопиевых труб, двухраздельной матки и наружных половых органов. После вскрытия матку с яичниками осторожно вырезают и переносят на предметное стекло. Яичники освобождают от жира и брыжейки, их окружающих. Рога матки расправляют, следя чтобы они не были перекручены, а брыжейки лежали снаружи от рогов и не образовывали складок. Затем матку (при условии, что в ней отсутствуют эмбрионы на последних этапах развития) с яичниками помещают между двух предметных стекол и исследуют на предмет наличия плацентарных пятен (в матке) и желтых тел (в яичниках).

У неполовозрелых самок матка бывает тонкая и светлая, яичники – светлые, на их поверхности в лупу (при 5–10-кратном увеличении) видны мелкие округлые клетки – это созревающие фолликулы. При половом созревании на периферии яичника (ближе к поверхности) регистрируются крупные прозрачные граафовы пузырьки – это зрелые ооциты, содержащие готовые яйцеклетки. В момент наступления половозрелости у самки начинается течка, которую можно определить по открытому влагалищу, наружные края которого припухают, матка у зверьков в этот период слегка расширена.

Сразу после спаривания во влагалище самки образуется «пробка» из секрета семенных пузырьков самца. Через сутки после спаривания в яичнике становятся хорошо заметны желтые тела беременности. У полевок (лесных, серых) и мышей они розоватые или красные, диаметром около 1 мм. Желтые тела выполняют роль желез внутренней секреции, функционируют в течение всего периода беременности и видны невооруженным глазом или в лупу. В зоологических исследованиях среднее число желтых тел беременности, приходящееся на одну самку, используют в качестве показателя потенциальной плодовитости животных. Фактическая плодовитость животных характеризуется средним числом живых эмбрионов на самку.

В первые пять суток включительно беременность можно установить только по наличию желтых тел беременности, так как внешний вид, размеры и кровоснабжение матки остаются такими же, как и у небеременных самок. В возрасте шести дней зародыш попадает в полость матки и на седьмой день имплантируется. Для определения срока беременности (продолжительностью 21 день, не совмещенной с лактацией) можно воспользоваться табл. 11 и рис. 9 (см. об этом: Определитель, 1985).

Таблица 11

Описание матки в первой половине беременности

Срок беременности, дней	Описание матки и эмбрионов, просвечивающих через стенки матки
0 (день спаривания)	Во влагалище пробка. Матка нормальная либо растянутая, с мутно-белым содержимым. В мазке всегда есть сперматозоиды
1–5	Матка нормального размера без утолщения. В яичниках видны желтые тела беременности
6	Матка едва заметно равномерно утолщена. В расправленной между стекол матке заметен плод в виде поперечной розовой или темной полосы
7	Матка шире в тех местах, где находится плод, имеющий вид поперечной розовой или темной полосы
8	Матка четкообразно расширена в местах расположения эмбрионов. Плод шаровидный, плацента еще не видна.
9	Матка четкообразно расширена. Плод слегка яйцевидной формы, его тупой конец образован розовой плацентой и направлен к брыжейке. Эмбрион в оболочках мутно-белый, по размерам значительно меньше плаценты
10	Матка четкообразно расширена. Плод яйцевидный, его более острый конец обращен к брыжейке. Эмбрион в оболочках и плацента, которая приобрела заостренную форму, по размерам равны между собой.

Количество эмбрионов свидетельствует о фактической плодовитости животных. У самок, испытывающих какие-либо негативные воздействия, наблюдается частичная резорбция (рассасывание) эмб-

рионов. Гибель зародышей может происходить как до имплантации, так и после нее. В первом случае желтых тел в яичниках будет больше, чем эмбрионов, имплантированных в матке; во втором случае эмбрионы будут отличаться размерами, степенью развития, часть из них рассасывается и отмирает.

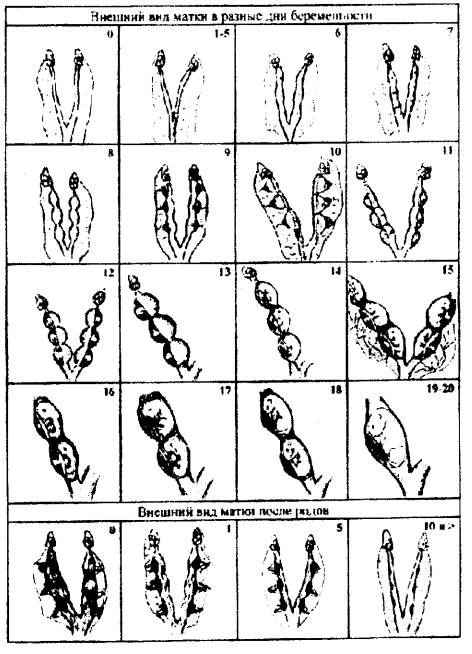

Рис. 9. Внешний вид матки самки в разные дни беременности и после родов: 0 – день спаривания и день родов; цифры 1...20 – дни беременности и первые дни после родов

Показатели эмбриональной гибели являются хорошим диагностическим признаком в экологических исследованиях. Общие эмбриональные потери рассчитываются как разность между числом желтых тел беременности и числом живых эмбрионов, выраженная в процентах от количества желтых тел. Величину доимплантационных потерь характеризуют отношением разности между количеством желтых тел беременности и числом мест имплантации к числу желтых тел беременности, умноженному на 100 %. Постимплантационная смертность рассчитывалась как процентная разница между общим

количеством эмбрионов и числом нормально развивающихся (живых) эмбрионов к числу мест имплантации.

У животных с полиэстральным циклом, к которым относятся и мышевидные грызуны, за сезон наступает 2–3 беременности. Очередное спаривание происходит либо сразу после родов предыдущего помета, либо с перерывом около 2 недель. По косвенным признакам, регистрируемым при вскрытии зверьков, можно (хотя и очень приблизительно) установить промежутки между беременностями. Если у беременной самки молоко обильно, значит, она спарилась сразу же после родов. Если у беременной самки из сосков выдавливается только мутная жидкость, а млечные железы опали, значит, она либо спарилась через 2 недели после родов, либо у нее сильно затягивается повторная беременность. Если соски пустые, значит самка забеременела после окончания лактации.

Таким образом, повторная беременность либо совмещается с кормлением предыдущего выводка, либо наступает незадолго до окончания лактации молодняка. Продолжительность повторной беременности, не совмещенной с лактацией, не зависит ни от возраста самки, ни от числа вскармливаемых детенышей, а связана напрямую с упитанностью самки. То, что беременность повторная, устанавливают по развитым молочным железам и состоянию сосков, а также по плацентарным пятнам в матке. Последние хорошо заметны лишь на ранних стадиях беременности, затем ориентируются только на внешние признаки.

Плацентарные пятна представляют собой не что иное, как следы кровоизлияний на месте разрывов кровеносных сосудов, снабжавших каждый зародыш кровью, остающиеся в стенке матки на месте имплантации эмбрионов после родов. Иногда встречаются зверьки с плацентарными пятнами, но совершенно необсосанными сосками. Это особи, у которых выводок в силу каких-то причин погиб. В годы высокой численности такое встречается нередко.

Для того чтобы метод подсчета плацентарных пятен можно было применять при определении ряда репродуктивных показателей, необходимо знать, как изменяется матка после родов (см. рис. 9). Ниже приведем сведения, полученные для степной пеструшки (см.: Определитель, 1985), которые можно использовать для ориентира при работе с животными сходных размеров.

В день родов матка в 2–5 раз шире (3–7 мм), чем у яловой самки, и всегда внутри содержит сгустки крови. Стенки ее сильно утолще-

ны, в них видны продольные мышечные волокна. На месте имплантации эмбрионов можно видеть или кровоизлияния, или сероватые уплотнения в виде бугорков длиной около 5 мм (см. рис. 9). Часто самок с такими матками можно принять за беременных, поскольку сгустки крови и бугорки похожи на эмбрионы, а растянутая матка еще сохраняет форму бывшего в ней плода. Желтые тела беременности (в яичниках) по внешнему виду еще почти не изменены. Однако у беременной самки в матке никогда не бывают видны мышечные волокна, стенки ее всегда тонкие. Часто у только что родившей самки во влагалище бывает пробка, а в мазке из матки – сперматозоиды. Кровеносные сосуды матки сильно гиперемированы.

Через сутки после родов матка либо равномерно (4–7 мм), либо четкообразно расширена, причем больше в месте прикрепления эмбрионов (3–4 мм) и меньше между ними (около 2 мм). Сгустков крови в матке не бывает. Стенки матки утолщены, и в них видны продольные мышечные волокна. На месте прикрепления эмбрионов имеются утолщения в виде бугров. Кровеносные сосуды брыжейки матки сильно гиперемированы. Желтые тела беременности начинают рассасываться, становятся меньше и бледнее.

Через 5 суток после родов по некоторым признакам у части животных матки по внешнему виду неотличимы от таковых у давно рожавших самок, однако по отдельным признакам видно, что роды были недавно. Встречаются четкообразные расширения, слабо заметные мышечные волокна. Плацентарные пятна всегда очень яркие, в некоторых матках на месте имплантации эмбрионов еще сохраняются бугорки. Гиперемия сосудов еще сохраняется, но может быть слабо выраженной. На месте желтых тел – рубцы.

Через 10 суток после родов матка принимает нормальные размеры и внешний вид. В дальнейшем изменяются только плацентарные пятна, которые со временем бледнеют и уменьшаются в размерах.

На основании подсчетов числа плацентарных пятен оценивают продуктивность животных (число пометов и количество детенышей в них). Однако следует заметить, что после родов они постепенно дегенерируют и сохраняются у разных видов неодинаковое время. Для родивших один раз полевок и мышей, вероятно, можно принять, что бледные плацентарные пятна сохраняются в течение 5 месяцев; через 6 месяцев они исчезают у части самок, а к 8-месячному сроку исчезают у всех самок.

У зверьков, имевших несколько выводков за сезон, регистрируются несколько генераций плацентарных пятен. Пятна более поздних пометов крупнее и ярче. По некоторым наблюдениям повторная беременность ускоряет процесс рассасывания плацентарных пятен. Как правило, у животных, отловленных в течение мая – сентября, можно четко выделить до трех генераций плацентарных пятен.

С а м ц ы . Сперматозоиды образуются в парных яйцевидных семенниках. К семеннику прилегает, охватывая его полукольцом с внутренней стороны, придаток семенника – эпидидимис, обычно окруженный слоем жировой ткани. Концевая часть придатка, прилегающая к заднему концу семенника, состоит из клубочка извитых канальцев. Придаток семенника служит местом хранения зрелых сперматозоидов. От каждого придатка семявыносящий проток ведет в общий непарный семявыносящий канал. Перед самым впадением в него семявыносящие протоки принимают в себя протоки парных желез – семенных пузырьков, секрет которых входит в состав жидкости, в которой взвешены сперматозоиды и образует «пробку» во влагалище самки.

У неполовозрелых зверьков при вскрытии хорошо заметны только семенники, которые лежат в полости тела. Семенные пузырьки совершенно неразвиты и имеют вид двух маленьких прозрачных или беловатых крючочков. Обнаружить их можно только при тщательном осмотре, раздвинув основание семявыносящих протоков. Эпидидимис очень маленький и прозрачный.

Если в год рождения зверек не достигает половозрелости, то с возрастом несколько увеличиваются только семенники, а остальные железы остаются в зачаточном состоянии. По окончании сезона размножения семенники становятся дряблыми и плоскими.

Если происходит половое созревание зверька, то развиваются и семенники, и семенные пузырьки. Увеличение последних особенно заметно, так как они становятся крупными заметными органами. Несколько увеличиваются придатки семенника, и в концевой части становятся заметны извитые канальцы, наполняющиеся спермой. У только что созревших молодых зверьков все железы, как правило, несколько мельче, канальцы слабее заметны и почти лишены окраски, в то время как у вполне зрелых самцов все железы крупные, семенники, как правило, опускаются в мошонку, а канальцы окрашены в желтый или кремовый цвета.

К концу сезона размножения первыми начинают дегенерировать семенные пузырьки и несколько позже – семенники. Сначала и те и другие становятся дряблыми, затем семенные пузырьки пустеют, а семенники уменьшаются и уплощаются. Сперматозоиды сохраняются в эпидидимисе довольно долго уже при дряблых семенниках и семенных пузырьках, но, по-видимому, в это время самцы уже не способны к спариванию. В период полового покоя эпидидимис не содержит сперматозоидов. Весной при созревании зимовавших зверьков происходит очень быстрое увеличение всех половых желез.

Таблица 12

Стадии половой активности самцов

Состояние половой активности самца	Сперматозоиды в придатке семенника	Внешний вид придатков семенника	Размер семенных пузырьков	Тургор семенников
Неполовозрелый	Нет	Прозрачные (канальцы не видны)	Не развиты (до 2 мм и менее)	Округлые, тугие, маленькие
Созревающий	»	Прозрачные (канальцы слабо заметны)	Средних размеров, тугие	Округлые, тугие, средних размеров
Созревающий	Есть	Канальцы заметны, имеют мутное содержимое	Средних размеров, тугие	Округлые, тугие, средних размеров
В состоянии половой активности	»	Канальцы заметны, содержимое желтоватого цвета	Крупных размеров с сильным тургором	Крупных размеров с сильным тургором
С затухающим сперматогенезом	»	То же	Крупных размеров, дряблые	Крупных размеров, дряблые
В состоянии покоя	Нет	Канальцы не заметны	Дряблые, пустые, маленькие	Дряблые, плоские, маленькие

При изучении размножения у самцов необходимо различать 5 стадий половой активности (табл. 12; см.: Определитель, 1985). Объек-

тивным показателем половой активности самцов во все сезоны, кроме периода затухания размножения, является наличие сперматозоидов в эпидидимисе. Обнаружить их можно, только сделав мазок из придатка семенника и просмотрев его под микроскопом при малом или большом увеличении. Чтобы сделать мазок, надо тонким пинцетом захватить придаток семенника, разрезать его ножницами и срезанной поверхностью провести по предметному стеклу. Мазки можно сразу просмотреть или подсушить, пометив этикетками. Фиксации и окрашивания не требуется. В засохшем состоянии мазки могут сохраняться несколько лет.

Величина половых желез зависит от состояния половой активности самцов. Однако ни у одного вида абсолютные размеры семенников и семенных пузырьков не могут служить точным показателем участия самца в размножении, так как в разные сезоны и годы у зверьков разного возраста созревание происходит при неодинаковой величине вышеуказанных желез.

В связи с этим целесообразно совмещать измерение размеров семенников и семенных пузырьков со взятием мазка из придатка семенника, чтобы эмпирически устанавливать соответствие между определенными размерами органов репродукции и половой активностью самцов.

Семенники измеряют по длинной и короткой оси штангенциркулем. Семенные пузырьки измеряют от места их впадения в семяпровод до самой отдаленной точки верхнего края, не разворачивая завитка. Сначала делают промеры семенников у 50–100 самцов. На основании полученных данных строят диаграммы распределения и по ним выделяют три группы самцов с разным состоянием половой активности (неполовозрелые, созревающие, в состоянии половой активности) и соответствующими им размерами половых желез.

После этого у первой и третьей группы зверьков половая активность или ее отсутствие устанавливаются только по размерам указанных органов. У животных, отнесенных ко второй группе, всегда необходимо брать мазки.

Проверить соответствие размеров указанных желез той или иной стадии половой активности самцов путем наличия сперматозоидов необходимо дважды в год: ранней весной (в период вступления в размножение зимовавших самцов) и в начале лета (когда начинают со-

зревать сеголетки). В период затухания размножения молодые самцы, как правило, уже не созревают, а у половозрелых зверьков отмечаются дряблые семенники и семенные пузырьки. Точного критерия для отнесения зверька к размножающемуся или уже закончившему размножаться пока нет.

Состояние населения мелких млекопитающих в районе стационара

Краткая характеристика участков отлова животных

Для исследований сообществ мелких млекопитающих, обитающих в условиях техногенного загрязнения среды, были отобраны пробные участки, располагающиеся последовательно на разном удалении от источника техногенных выбросов и характеризующие собой серию местообитаний разных видов в градиенте нагрузки. В зависимости от интенсивности техногенного воздействия и степени трансформации фитоценозов были выбраны четыре пробных площади, расположенных на расстоянии 1, 2, 4 и 20 км соответственно в западном направлении от завода. При этом в качестве контроля используется участок, находящийся в 20 км от факела выбросов, техногенная нагрузка на котором была принята в качестве минимальной (на уровне регионального фона). Количественное описание фитоценотической и техногенной характеристик исследованных территорий, находящихся на разном удалении от завода, приведено в табл. 13 (см.: Мухачева, Лукьянов, 1997).

Исходным типом лесных сообществ на всех изученных территориях является пихтово-еловый лес. В районе действия медеплавильного комбината наблюдается значительная деградация лесных фитоценозов. По мере приближения к факелу выбросов закономерно ухудшается жизненное состояние древостоя, активизируются процессы его гибели, замедляется возобновление, инсуляризируется горизонтальная структура. Обедняется видовой состав травостоя, лесные виды замещаются луговыми и сорными. В зоне максимального загрязнения (1–2 км) травяной ярус либо отсутствует, либо состоит из хвоща и злаков. Сильное развитие здесь получает моховый покров, который занимает свободное пространство, освободившееся вследствие деградации травяно-кустарничкового яруса.

Таблица 13

Фитоценотическая и техногенная характеристики участков исследований, расположенных на разном удалении от СУМЗа

Исследуемые характеристики				
Параметр	Среднее удаление от завода, км			
	1	2	4	20
Древостой				
Доля здоровых особей, %				
– ель	21–70	32–67	22–55	49–91
– пихта	17–44	16–44	34–53	35–82
Средний диаметр, см				
– ель	10–12	11–16	18–25	12–19
– пихта	8–11	7–9	10–14	10–15
Сомкнутость крон, %	15–34	28–51	42–52	34–57
Запас, $м^3$/га	28–88	71–216	180–302	170–314
Травостой				
Биомасса, г/$м^2$	0,8–47	0,3–13	6–35	5–21
Доля в биомассе, %				
– злаки	0–5	0–15	6–16	2–20
– крупнотравье	0–2	0–11	6–37	15–55
– мелкотравье	0	0	10–31	31–69
– лесные травы (без хвоща)	0	0–3	18–61	75–98
– сорные травы	до 100	до 100	39–84	9–39
Покрытие мхом, %	34–75	56–77	51–64	11–41
Концентрация металлов в почве, мкг/г				
Медь	134–177	137–177	86–164	16–45
Свинец	187–325	106–230	30–195	16–27
Кадмий	6–22	9–24	3–10	1–2
Суммарная концентрация металлов в кормовых объектах рыжих полевок				
Отношение к фону	4,6	3,0	2,4	1,0

Видовой состав сообществ

Сообщества мелких млекопитающих представляют собой совокупность популяций разных видов мышевидных грызунов и насекомоядных, сосуществующих в пространстве и времени. Любое антропогенное вмешательство изменяет среду обитания животных: обеспеченность кормами, характер и количество убежищ, микро-

климат, ландшафт и т. д. Однако одно и то же воздействие сказывается на разных видах неодинаково: одни виды исчезают совсем, другие заселяют освободившиеся участки, третьи адаптируются к изменившимся условиям, становясь доминирующими. Для характеристики сообществ мелких млекопитающих в градиентном анализе традиционно используют ряд показателей, перечисленных нами выше.

Видовой состав сообществ мелких млекопитающих, обитающих на разных участках в районе исследования, представлен в табл. 14. Общее количество видов, населяющих изученные пихтоельники, – четырнадцать, в том числе девять видов мышевидных грызунов, принадлежащих к четырем родам (лесные и серые полевки, лесные и домовые мыши), и пять видов насекомоядных млекопитающих, относящихся к двум родам (землеройки-бурозубки и кроты).

Таблица 14

Видовой состав сообществ мелких млекопитающих нарушенных и фоновой территорий (данные за 1990–1998 гг.)

Видовой состав	Удаление от завода, км			
	1	2	4	20
Рыжая полевка	+	+	+	+
Красная полевка	+	+	+	–
Красно-серая полевка	–	+	+	–
Обыкновенная полевка	–	+	+	+
Пашенная полевка	–	+	+	+
Полевка-экономка	–	–	+	+
Лесная мышь	+	+	+	+
Полевая мышь	+	+	+	+
Домовая мышь	+	+	–	–
Обыкновенная бурозубка	+	+	+	+
Равнозубая бурозубка	+	+	+	+
Средняя бурозубка	+	+	+	+
Малая бурозубка	+	+	+	+
Крот европейский	–	–	–	+
Всего отмечено видов	9	12	12	12

Из таблицы видно, что в градиенте техногенного загрязнения среды обитания население мелких млекопитающих претерпевает существенные изменения. При удалении от завода по мере восстановления качества местообитаний наблюдается увеличение числа зарегистрированных видов. На расстоянии 2–4 км от факела выбросов среда характеризуется высокой мозаичностью: здесь имеются участки, удовлетворяющие потребности как типично лесных (рыжая полевка, лесная мышь), так и видов открытых и разреженных пространств (серые полевки, полевая мышь), а также приверженцев антропогенных ландшафтов (домовая мышь). «Выпадение» группы серых полевок (типичных зеленоядов) в непосредственной близости от завода (1 км) связано с деградацией на этих участках травянистой растительности и сильным развитием мохового покрова.

Видовой состав насекомоядных на сравниваемых участках сходен, за исключением того, что в уловах зон загрязнения не был обнаружен крот. Это связано в первую очередь с резким падением численности основного кормового объекта (дождевых червей) по мере приближения к заводу. На удалении 5–6 км кротовины уже отмечаются.

Изменение набора видов в сравниваемых сообществах мелких млекопитающих регистрируются показателем видового разнообразия (M), величина которого в пространстве «техногенный источник – фон» при удалении от медеплавильного завода уменьшается на 25 % (рис. 10). Доля редких видов (h) составляет в импакте 64 % от фонового, а показатель выравненности (E) менялся от 0,4 на участках вблизи факела выбросов до 0,2 на ненарушенных территориях.

Изменение структуры местообитаний в градиенте техногенного загрязнения приводит к существенным сдвигам в структуре сообществ. На всех участках в отловах преобладает рыжая полевка, однако ее доля в населении заметно снижается по мере увеличения нагрузки. В то же время доля других видов существенно возрастает (рис. 11).

Так, вблизи завода лесная мышь становится содоминантом рыжей полевки, а в отдельные годы (например, в 1990-м) ее доля в населении достигает 40 %, значительно опережая рыжую полевку.

Обилие мелких млекопитающих в градиенте техногенного загрязнения. Показатель общего обилия представляет собой интегральную характеристику сбалансированности процессов воспроизводства, с одной стороны, и экологической емкости местообитаний для особей данного вида, с другой (см.: Коли, 1979; Одум, 1986).

Суммарное обилие видов, составляющих сообщество, во-первых, отражает сумму видовых реакций на комплекс внешних воздействий,

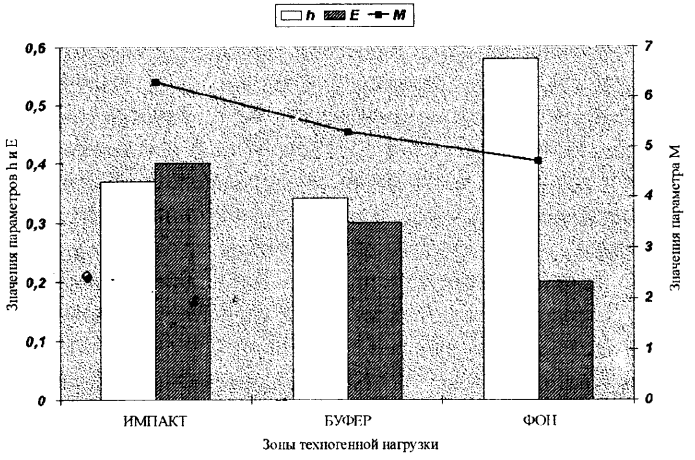

Рис. 10. Изменение индексов видового разнообразия (*M*), доли редких видов (*h*) и выравненности (*E*) сообществ мелких млекопитающих в градиенте техногенной нагрузки (данные за 1990–1994 гг.)

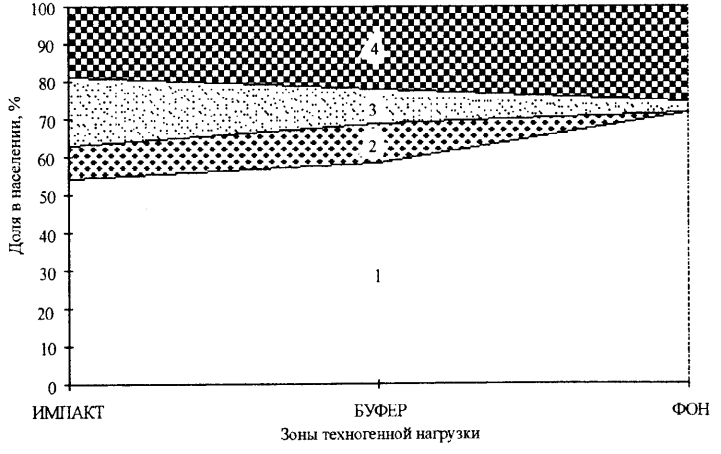

Рис. 11. Изменение структуры сообществ мелких млекопитающих в градиенте техногенного загрязнения среды обитания:

1 – рыжая полевка, 2 – красная полевка, 3 – лесная мышь, 4 – прочие

во-вторых, характер межвидовых взаимодействий внутри сообществ. Совокупное воздействие факторов техногенной природы сказывается как на отдельных видах, так и на сообществах в целом. Техногенные нарушения приводят к существенному снижению численности населения мелких млекопитающих в целом: с 8,6 до 4,5–3,6 особей на 100 ловушкосуток на фоновой, буферной и импактной территориях соответственно.

Еще более наглядным подтверждением общего снижения емкости и пригодности среды для обитания мелких млекопитающих (о чем в некотором смысле и свидетельствует показатель суммарного обилия) выступает информация о численности населения мелких млекопитающих на разном удалении от источника выбросов (рис. 12).

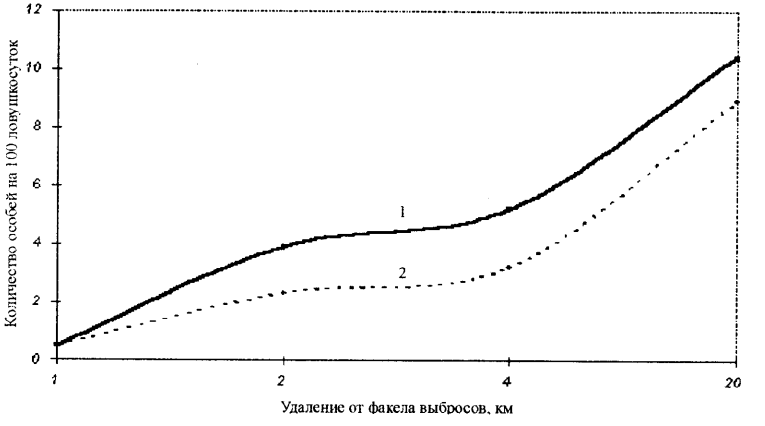

Рис. 12. Изменение индексов относительного обилия сообществ мелких млекопитающих в целом (1) и рыжей полевки (2) в градиенте техногенного загрязнения (данные 1997 г.)

Для доминирующего вида (рыжей полевки) изменения индекса обилия еще более ощутимы.

Исследование пространственной структуры населения

Неизбежным следствием деградации пихтоельников является разрушение местообитаний для типично лесных видов. При этом доля фрагментов с благоприятными для существования условиями по сравнению с исходной зоной снижается (в случае предельных нагрузок – до 0).

Вид сохраняется лишь на тех участках местообитаний, где их емкость позволяет поддерживать нормальную жизнедеятельность (см.: Лукьянова, Лукьянов, 1992). Это находит отражение в характере распределения животных по территории, меняется пространственная структура населения.

Как уже отмечалось нами ранее, население нарушенных территорий характеризуется более низким уровнем общего обилия по сравнению с фоновым участком (рис. 13). Это связано с ограниченным числом пригодных для животных местообитаний при одновременном снижении их экологической емкости, о чем свидетельствуют показатели частного обилия и заселенности территории.

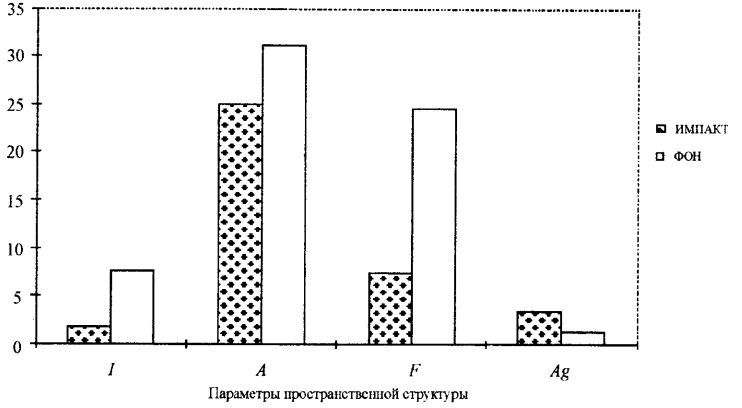

Рис. 13. Характеристика показателей обилия и пространственной структуры населения рыжей полевки в импактной зоне и на фоновой территории (данные за 1998 г.):

показатели общего (*I*) и частного (*A*) обилия имеют размерность «число особей на 100 ловушкосуток», заселенность территории (*F*) и агрегированность населения (*Ag*) дается в процентах

Специальные исследования миграционной подвижности населения были выполнены для доминирующей на сравниваемых территориях рыжей полевки (см.: Мухачева, Лукьянов, 1997). Анализ численности оседлых и мигрирующих особей свидетельствует о существовании значительных различий в структуре населения: доминировании мигрирующих особей в сильно деградированных местообитаниях (в 1 км от факела выбросов); наличии в населении как оседлых, так

и мигрирующих особей в местообитаниях со средним (2 км) и слабым (4 км) уровнем нарушенности; преобладании оседлых особей в ненарушенных местообитаниях (20 км). В ходе исследований было показано, что вблизи медеплавильного комбината (1 км) создание стабильных поселений оседлых особей исключается, что свидетельствует о крайнем неблагополучии среды обитания для данного вида и невозможности существования как отдельных особей в течение полного жизненного цикла, так и населения в целом. По мере удаления от факела выбросов и восстановления качества среды обитания устойчивое существование населения рыжей полевки становится возможным.

Морфофизиологические особенности мелких млекопитающих на техногенно загрязненных и фоновых территориях

Анализ экстерьерных признаков (вес тела и линейные характеристики) показывает, что животные, обитающие на фоновых участках, отличаются в целом более крупными размерами, причем в наибольшей степени различия проявляются в группах перезимовавших зверьков. Об ухудшении условий существования на нарушенной территории свидетельствует изменение индекса состояния: при удалении от факела выбросов он увеличивался. О напряженном состоянии животных, населяющих загрязненные участки, свидетельствовали и более высокие значения индексов надпочечников, сердца и печени.

Важным фактором, влияющим на морфофизиологические особенности мелких млекопитающих, является продолжительность обитания животных на загрязненных участках. Так, в группе перезимовавших рыжих полевок (обоих полов) более половины анализируемых признаков обнаруживают различия при сравнении зверьков из фоновых и загрязненных зон. Для сеголетков существенные отличия интерьерных признаков и их органометрических показателей отмечены лишь в 25 % случаев. Интересно отметить, что животные, обитающие на техногенных участках, характеризовались большей (в 1,6 раза) индивидуальной изменчивостью морфофизиологических признаков в сравнении с таковой у животных сравнимого возраста с ненарушенной территории.

На основе морфофизиологического анализа животных из разных зон техногенной нагрузки можно заключить, что зверьки, населяющие участки вблизи медеплавильного комбината, в целом характери-

зуются более высоким уровнем обмена веществ, повышенной двигательной активностью, мобилизацией внутренних резервов. Это находит выражение в повышении индексов сердца, почки, надпочечника и семенника у животных из зон промышленного воздействия.

Демографическая структура населения мелких млекопитающих

Структурированность – непременная черта всякой популяции. Она проявляется в разделении популяционного населения на отдельные группы особей, однородных между собой по полу, возрасту, экологии, генетике, занимаемому пространству, и является отражением основных процессов, происходящих в популяции: размножение, смертность, миграция.

Согласно современным представлениям, разнокачественность половозрастного состава можно рассматривать как одну из форм экологической адаптации к определенным условиям среды обитания. Исследования популяций мелких млекопитающих, находящихся в условиях естественного экстремума или под действием антропогенного пресса различного происхождения, свидетельствуют о том, что в ряду традиционно анализируемых биологических показателей популяционно-экологические и демографические характеристики наиболее чутко улавливают изменения среды обитания. Основные результаты были получены для доминирующего в районе исследований вида – рыжей полевки.

Анализ половой структуры населения рыжей полевки техногенных и фоновой территорий показал, что на всех участках соотношение полов было смещено в сторону самцов, доля которых существенно возрастала с увеличением техногенной нагрузки с 0,55 на фоновом участке до 0,62 в импактной зоне. Максимальный дисбаланс в половой структуре наблюдался в группе неполовозрелых сеголетков из импактной зоны, где на самцов приходилось около 70 % состава выборки (на фоне – 58 %). Таким образом, была отмечена устойчивая тенденция роста доли самцов в населении рыжей полевки при приближении к факелу выбросов. Предполагается, что основной причиной этого является специфика формирования населения техногенных участков, проявляющаяся в превалировании здесь мигрирующих особей, среди которых преобладают самцы.

Население рыжей полевки сравниваемых территорий существенно различалось по соотношению составляющих его функционально-возрастных групп (рис. 14). Было показано, что соотношение перезимовавших и прибылых зверьков не зависит от степени техногенной нагрузки: доля сеголетков в населении поддерживалась на одном уровне и составляла около 3/4 общей численности животных в выборках.

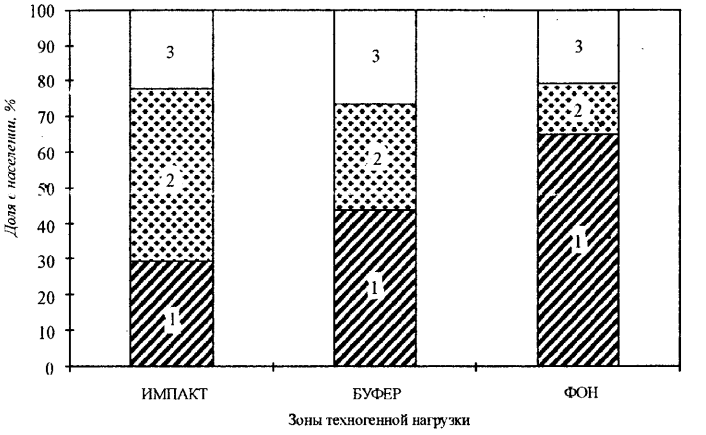

Рис. 14. Изменение долей неполовозрелых прибылых зверьков (1), половозрелых сеголетков (2) и перезимовавших особей (3) в населении рыжей полевки при удалении от факела выбросов (данные за 1990–1994 гг.)

Наиболее серьезные различия отмечены в составе прибылых особей: по мере приближения к источнику выбросов доля неполовозрелых сеголетков, составляющих «резерв» популяции, ее зимующую часть, существенно (более чем в 2 раза) падает.

Результаты исследований показывают, что на нарушенных территориях преобладают размножающиеся зверьки. Так, в импактной зоне эта группа составляла более 70 % общей численности отловленных животных, в буферной зоне – 56 %, на фоновом участке в размножении участвовало около 1/3 зверьков.

Анализ демографической структуры населения рыжей полевки позволяет заключить, что изменения, наблюдаемые в половозрастной структуре населения рыжей полевки нарушенных территорий, обусловлены воздействием факторов техногенной природы.

Показатели популяционного воспроизводства в градиенте загрязнения среды

Ход процесса воспроизводства мелких млекопитающих был детально изучен на примере рыжей полевки. Для оценки успешности размножения мы использовали следующие показатели: сроки репродукции, интенсивность размножения (плодовитость, эмбриональные потери), скорость полового созревания сеголетков, участие в размножении животных разных демографических групп.

Проводимые нами многолетние исследования показали, что в отдельные годы период размножения на участках, подверженных интенсивному техногенному воздействию, сокращен за счет запаздывания массового размножения.

Потенциальная плодовитость зверьков не обнаруживала достоверных различий, тогда как фактическая изменялась в градиенте техногенной нагрузки: при улучшении условий существования наблюдали ее достоверное снижение с 6,19 (в импактной зоне) до 5,76 (на фоновом участке) эмбрионов на самку.

Общая эмбриональная смертность по мере удаления от источника загрязнения возрастает почти в 3 раза (с 5 % в импакте до 13 % на фоне). Ведущая роль в структуре эмбриональных потерь принадлежит доимплантационной гибели, на которую в среднем приходилось от 70 до 90 % общей эмбриональной смертности. Причем при пессимизации среды обитания размер доимплантационных потерь достоверно снижается. Смертность эмбрионов после имплантации у самок рыжей полевки на всех участках отмечалась значительно реже и составляла около 1,5 % от общего количества имплантировавшихся эмбрионов.

На основании полученных нами данных можно сделать вывод о том, что потенциальная плодовитость максимально реализуется у животных из пессимальных местообитаний. Закономерное изменение величины доимплантационных потерь является ответной реакцией на условия существования, которую можно рассматривать как приспособление, направленное на выживание вида в неблагоприятных условиях.

Дополнительный анализ показал, что плодовитость самок (как потенциальная, так и фактическая) в значительной степени зависит от возраста: перезимовавшие самки отличались большей величиной

перечисленных показателей. Было также показано, что качество среды обитания оказывает существенное влияние на размер эмбриональных потерь в доимплантационный период и общее число имплантировавшихся эмбрионов, тогда как количество желтых тел беременности, приходящееся на одну самку, не зависело от условий существования.

Оценки скорости полового созревания прибылых животных и участия в размножении зверьков разных половозрастных групп показали следующее. Существенных различий в развитии молодняка отмечено не было, в то же время интенсивность процессов полового созревания (доля животных, достигших половой зрелости в год рождения) при пессимизации условий существенно (более чем в 3 раза) возрастает. Вероятно, наблюдаемые эффекты являются ответной реакцией на пониженную численность животных в зоне сильного техногенного загрязнения.

Исследования, выполненные нами в районе экотоксикологического стационара, позволяют заключить, что в градиенте техногенного загрязнения среды население мелких млекопитающих претерпевает существенные структурные перестройки. Приспособление популяций эврибионтных видов к существованию в нарушенных условиях осуществляется на основе компенсаторных демографических реакций, которые следует рассматривать в качестве неспецифической реакции населения на пессимизацию среды обитания. Сосуществование популяций разных видов мелких млекопитающих на техногенно нарушенных территориях становится возможным благодаря, с одной стороны, наличию разнообразных микроместообитаний, с другой – асинхронности динамики численности отдельных видов и целых трофических групп (т. е. периоды депрессии и пика численности отмечаются у них в разные сроки). Все это в конечном итоге способствует более полному использованию ресурсов, имеющихся на нарушенных территориях в ограниченном количестве.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время задача индикации состояния природной среды ориентируется главным образом на использование физико-химических методов, позволяющих определять концентрации токсических агентов в объектах окружающей среды. Однако точность аналитических методов и оперативность подобного анализа еще не позволяют ответить на основной вопрос подобной диагностики: что означают определяемые уровни токсикантов с точки зрения судьбы соответствующего компонента и экосистемы в целом? Приблизиться к решению этой проблемы можно при использовании методов биологической индикации. Именно эти методы рассмотрены в настоящей публикации. Мы старались на примере конкретной экотоксикологической ситуации с возможной полнотой рассмотреть методы оценки состояния отдельных, наиболее значимых для судьбы экосистемы компонентов.

Следует признать существенные трудности при решении этой задачи, которые связаны с неспецифичностью реакции природных экосистем на влияние токсического стресса. Природные экосистемы и их отдельные звенья эволюционно не готовы к повышенным уровням токсического загрязнения окружающей среды. Однотипность реакции природных систем на действие естественных природно-климатических факторов и токсических веществ создает трудности однозначной диагностики последствий только антропогенного загрязнения. В этом случае параллельное использование физико-химических методов контроля содержания токсических веществ в природных объектах может облегчить задачу диагностики прямых изменений, вызванных токсическим загрязнением среды.

Особая сложность заключается в необходимости по состоянию отдельных звеньев оценить состояние целостной экосистемы. Эти аспекты проблемы нами не рассматриваются, поскольку методы подобной экстраполяции (состояние организма или популяции особей – состояние ценоза) в настоящее время практически не разработаны.

Единственная возможность подобных прогнозов основана на экспертных оценках соответствующих специалистов.

Изложенные в публикации биологические методы анализа состояния природных систем и приводимые фактические данные получены для конкретного района, подверженного влиянию аэротехногенных выбросов предприятия цветной металлургии (СУМЗ, г. Ревда Свердловской области). Это обстоятельство не исключает возможности широкого использования упомянутых методик и полученных данных для иных ситуаций, характерных для других районов Среднего Урала, и при влиянии других токсических факторов.

Отмеченный выше общий характер реакции биологических систем на воздействие природно-климатических и антропогенных факторов позволяет рекомендовать настоящие методики и методические подходы для практического использования не только в рамках курса «Экологическая токсикология», но и при практических занятиях по курсам общей и прикладной экологии.

При необходимости более подробного знакомства с методами анализа состояния отдельных звеньев природных экосистем можно воспользоваться подробным списком литературы, приведенным в конце книги.

Авторы материалов будут благодарны за любые замечания и критику в адрес настоящего издания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

К главе 1. **Преобразование свойств почвы под влиянием атмосферных выбросов токсических веществ**

Агрохимические методы исследования почв. М.: Наука, 1965. 436с.

Аринушкина Е. В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1970. 489 с.

Базовые шкалы свойств морфологических элементов почв: Метод. руководство по описанию почв в поле. М.: ВАСХНИЛ, 1982. 56 с.

Кайгородова С. Ю. Влияние структуры аэрогенных выбросов на степень трансформациии свойств почв Среднего Урала // Устойчивое развитие: Загрязнение окруж. среды и эколог. безопасность: Тез. Первой Междунар. науч.-практ. конф. Т. 2. Днепропетровск, 1995. С. 107–108.

Кайгородова С. Ю. Действие аэрогенных выбросов медеплавильных заводов на биологическую активность почв // Третья Молодеж. науч. конф. Ин-та биологии: Тез. докл. Сыктывкар, 1995. С. 23–24.

Кайгородова С. Ю., Воробейчик Е. Л. Трансформация морфологии лесных подстилок в зоне действия медеплавильных заводов (Свердловская область) // Третья Молодеж. науч. конф. Ин-та биологии: Тез. докл. Сыктывкар, 1995. С. 24–25.

Кайгородова С. Ю. Влияние аэрогенных выбросов Кировградского промузла на почвы сопряженных ландшафтов // Проблемы заповедного дела: 25 лет Висимскому заповеднику. Екатеринбург, 1996. С. 52–54.

Кайгородова С. Ю. Влияние аэротехногенных выбросов на устойчивость южнотаежных почв // Проблемы общей и прикладной экологии: Матер. молодеж. конф. Екатеринбург, 1996. С. 92–102.

Кайгородова С. Ю., Воробейчик Е. Л. К вопросу о диагностике химически-загрязненных почв // Тез. докладов II Съезда почвоведов (27–30 июня 1996 г., Санкт-Петербург). Кн. 2. М., 1996. С. 60–61.

Кайгородова С. Ю., Воробейчик Е. Л. Трансформация некоторых свойств серых лесных почв под действием выбросов медеплавильного комбината // Экология. 1996. № 3. С. 187–193.

Кайгородова С. Ю. Особенности трансформации южнотаежных почв в зоне воздействия Среднеуральского медеплавильного комбината // Тез. докл. междунар. конф. «Проблемы антропогенного почвообразования» (16–21 июня 1997 г.). Т. 3. М., 1997. С. 144–147.

Кобзев В. А. Взаимодействие загрязняющих почву тяжелых металлов и почвенных микроорганизмов: (Обзор) // Загрязнение атмосферы, почвы и растительного покрова. М., 1980. С. 51–66.

Методические указания по определению содержания и состава гумуса в почвах (минеральных и торфяных). Л.: ВИР, 1975. 106 с.

Орлов Д. С., Гришина Л. А. Практикум по химии гумуса: Учеб. пособие. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981. 271 с.

Практикум по агрохимии. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989. 304 с.

Физико-химические методы исследования почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. 382 с.

К главе 2. **Состояние лесных фитоценозов**

Алексеев В. А. Некоторые вопросы диагностики и классификации поврежденных загрязнением лесных экосистем // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л., 1990. С. 38–51.

Анучин Н. П. Лесная таксация. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 552 с.

Василевич В. И. Статистичекие методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.

Василевич В. И. Альфа-разнообразие растительных сообществ и факторы, его определяющие // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению: Мат-лы конф. БИН РАН и ЗИН РАН. СПб., 1992. С. 162–171.

Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова / Под ред. Б. Н. Норина, В. Т. Ярмишко. Л., 1990. 196 с.

Воздействие металлургических производств на лесные экосистемы Кольского полуострова / Под ред. В. В. Сычева. СПб., 1995. 253 с.

Воробейчик Е. Л. и др. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем: (Локальный уровень) / Е. Л. Воробейчик, О. Ф. Садыков, М. Г. Фарафонтов. Екатеринбург: Наука, 1994. 80 с.

Воробейчик Е. Л., Хантемирова Е. В. Реакция лесных фитоценозов на техногенное загрязнение: зависимость доза – эффект // Экология. 1994. № 3. С. 31–43.

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 359 с.

Карпенко А. Д. Оценка состояния древостоев, находящихся под воздействием промышленных эмиссий // Экология и защита леса. Вып. 6. Л., 1981. С. 39–43.

Лукьянец А. И. Состояние загазованных лесов в районе городов Верхнего Тагила и Кировграда // Популяционные и биогеоценологические исследования в горных темнохвойных лесах Среднего Урала. Свердловск, 1979. С. 147–165.

Мелехов И. С. Лесоведение. М.: Лесн. пром-ть, 1980. 408 с.

Миркин Б. М. и др. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг, Л. Г. Наумова. М.: Наука, 1989. 223 с.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях // Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. биол. 1973. Т. 78, вып. 4. С. 67–76.

Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3.

Программа и методика биогеоценологических исследований / Под ред. Н. В. Дылиса. М.: Наука, 1974. 403 с.

Прокаев В. И. Физико-географический характеристика юго-западной части Среднего Урала и некоторые вопросы охраны природы этой территории. Свердловск, 1963. 186 с.

Санитарные правила в лесах СССР. М.: Гослесхоз СМ СССР, 1970. 16 с.

Справочное пособие по таксации и устройству лесов Сибири. Красноярск, 1966. 376 с.

Ставрова Н. И. Влияние атмосферного загрязнения на возобновление хвойных пород // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л.: Наука, 1990. С. 121–144.

Сукачев Н. И. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.: Гослестехиздат, 1934. 614 с.

Сукачев В. И., Зонн С. В. Методические указания к исследованию типов леса. М.: АН СССР, 1961. 144 с.

Третьяков Н. В. и др. Справочник таксатора / Н. В. Третьяков, П. В. Горский, Г. Г. Самойлович. М., 1965.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.

Хантемирова Е. В. Реакция травянистой растительности на выбросы медеплавильного завода: (Ценотические и популяционные аспекты): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1997. 27 с.

Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.

Цыганов Д. Н. Экоморфы флоры хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1976. 60 с.

Ярмишко В. Т. Состояние сосновых древостоев // Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. Л., 1990. С. 104–109.

Miller P. R., McBride J. R. Effects of Air Pollutants on Forest // Responses of Plants to Air Pollution. N. Y., 1975. P. 196–236.

Miller P. R., Millecan A. A. Extent of oxidant air pollution damage to some pines and other conifers in California // Plant disease. 1971. Vol. 55. P. 555–559.

Whittaker R. H. Evolution and measurement of species diversity // Taxon. 1972. Vol. 21, N 2–3. P. 213–251.

К главе 3. **Состояние сообществ эпифитных лишайников**

Голубкова Н. С., Малышева Н. В. Влияние роста города на лишайники и лихеноиндикация атмосферных загрязнений г. Казани // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 8. С. 1145–1154.

Горшков В. В. Эпифитные лихеносинузии сосновых лесов Кольского полуострова (формирование, экология, влияние антропогенных факторов): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1986. 21 с.

Горшков В. В. Влияние атмосферного загрязнения окислами азота на эпифитный лишайниковый покров северотаежных лесов // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л., 1990. С. 144–159.

Мартин Ю. Л. Динамика лишайниковых синузий и их биогеохимическая роль в экстремальных условиях среды: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1987. 32 с.

Трасс Х. Х. Классы полеотолерантности лишайников и экологический мониторинг // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1985. Т. 7. С. 122–137.

Brodo I. M. Lichens and cities // Intern. sympos. on identification and measurment of environmental pollutants. Ottawa, 1972. P. 325–328.

De Sloover J., Leblanc F. Mapping of atmospheric pollution on the basis of lichen sensitivity // Proc.of the Symp. on recent advances in tropical ecology. Varansi, 1968. P. 42–56.

Gilbert O. L. A biological scale for the estimation of sulphur dioxide pollution // New Phytologist. 1970. Vol. 69. P. 629–634.

Hawksworth D. L., Rose F. Qualitative scale for estimating sulphur dioxide pollution in England and Wales using epiphytic lichens // Nature. 1970. Vol. 227. P. 145–148.

Kauppi M., Halonen P. Lichens as indicators of air pollution in Oulu, Nothern Finland // Ann.Bot.Fenn. 1992. Vol. 29, N 1. P. 1–9.

Lang G. E., Reiners W. A., Heier R. K. Potential alternation of precipitation chemistry by epiphytic lichenes // Oecologia. 1976. Vol. 25, N 3. P. 229–241.

Nash T. H., Boucher V. L. The potential role of fruticose lichens in ecosystem processes // Amer. J. Biol. 1989. Vol. 76, N 6. Suppl. P. 2.

Nylander W. Les lichens du Jardin de Luxemburg // Bull. bot. France. 1866. Vol. 13. P. 364–372.

Richardson D. H. S. Photosynthesis and carbogydrate movement // The Lichens. N. Y.; L., 1973. P. 249–288.

Sigal L. L., Nash T. H. Lichen communities on conifers in southern California mountains: an ecological survey relative to oxidant air pollution // Ecology. 1983. Vol. 64. P. 1343–1354.

К главе 4. **Исследование микоризных ассоциаций в зоне стационара (на примере эктомикороз)**

Весёлкин Д. В. Микоризные грибы как индикаторы техногенных нарушений экосистем // Проблемы общей и прикладной экологии. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 1996. С. 29–40.

Весёлкин Д. В. Разнообразие микориз темнохвойных видов при загрязнении // Проблемы изучения разнообразия на популяционном и экосистемном уровне. Екатеринбург, 1997. С. 45–51.

Доминик Т. Классификация микориз // Микориза растений. М.: Сельхозгиз, 1963. С. 245–258.

Каратыгин И. В. Коэволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. 115 с.

Красильников П. К. Методика полевого изучения подземных частей растений (с учетом специфики ресурсоведческих исследований). Л.: Наука, 1983. 208 с.

Лобанов Н. В. Микоторофность древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1971. 216 с.

Мартикайнен Н. Ф. Микоризообразование у сеянцев под пологом удобряемых культур сосны // Микосимбиотрофизм и другие консортивные отношения в лесах Севера. Петрозаводск, 1985. С. 32–57.

Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.

Семенова Л. А. Морфология микориз сосны обыкновенной в спелых лесах // Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, 1980. С. 103–132.

Шемаханова Н. М. Микотрофия древесных пород. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 374 с.

Danielson R. M., Pruden M. The ectomycorrhizal status of urban spruce // Mycologia. 1989. Vol. 81. P. 335–341.

Dighton J., Skeffington R. A. Effects of artificial acid precipitation on the mycorrhizas of scots pine seedlings // New Phytol. 1987. Vol. 107. P. 191–202.

Read D. Plants on the web // Nature. 1998. Vol. 396. P. 22–23.

Heijden M. G. A. van der, Klironomos J. N., Ursic M., et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity // Nature. 1998. Vol. 396. P. 69–72.

К главе 5. **Состояние почвенной биоты**

Аристовская Т. В. Микробиология процессов почвообразования. Л.: Наука, 1980. 187 с.

Атлавините О. Влияние дождевых червей на агроценозы. Вильнюс: Мокслас, 1990. 179 с.

Безель В. С. и др. Популяционная экотоксикология / В. С. Безель, В. Н. Большаков, Е. Л. Воробейчик. М.: Наука, 1994. 83 с.

Воробейчик Е. Л. Изменение интенсивности деструкции целлюлозы под воздействием техногенной нагрузки // Экология. 1991. № 6. С. 73–76.

Воробейчик Е. Л. и др. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень) / Е. Л. Воробейчик, О. Ф. Садыков, М. Г. Фарафонтов. Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.

Воробейчик Е. Л. Изменение мощности лесной подстилки в условиях химического загрязнения // Экология. 1995. № 4. С. 278–284.

Воробейчик Е. Л. Реакция почвенной биоты лесных экосистем Среднего Урала на выбросы медеплавильных комбинатов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1995. 24 с.

Воробейчик Е. Л. К методике измерения мощности лесной подстилки для целей диагностики техногенных нарушений экосистем // Экология. 1997. № 4. С. 265–269.

Воробейчик Е. Л. Население дождевых червей (Lumbricidae) лесов Среднего Урала в условиях загрязнения выбросами медеплавильных комбинатов // Экология. 1998. № 2. С. 102–108.

Гельцер Ю. Г. Биологическая диагностика почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. 80 с.

Гиляров М. С., Стриганова Б. Р. Роль почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков и круговороте веществ // Зоология беспозвоночных. М., 1978. С. 8–69. (Итоги науки и техники; Вып. 5).

Зражевский А. И. Дождевые черви как фактор плодородия лесных почв. Киев: Изд-во АН УССР, 1957. 271 с.

Кайгородова С. Ю., Воробейчик Е. Л. Изменение некоторых свойств серых лесных почв под действием выбросов медеплавильного комбината // Экология. 1996. № 3. С. 187–193.

Козловская Л. С. Роль беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв. М.: Наука, 1976. 212 с.

Количественные методы в почвенной зоологии / Под ред. М. С. Гилярова, Б. Р. Стригановой. М.,1987. 288 с.

Криволуцкий Д. А. Почвенная фауна в экологическом контроле. М.: Наука, 1994. 269 с.

Перель Т. С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М.: Наука, 1979. 272 с.

Покаржевский А. Д. Геохимическая экология наземных животных. М.: Наука, 1985. 298 с.

Санников С. Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М.: Наука, 1992. 264 с.

Соколов А. А. Значение дождевых червей в почвообразовании. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1956. 262 с.

Стриганова Б. Р. Зоогенная деструкция органических остатков в почве // Механизмы биотической деструкции органических веществ в почве: Чтения памяти академика В. Н. Сукачева. Вып. 7. М., 1989. С. 33–62.

Стриганова Б. Р. Питание почвенных сапрофагов. М: Наука, 1980. 243 с.

Тейт Р. Органическое вещество почвы. Биологические и экологические аспекты. М.: Мир, 1991. 400 с.

Фасулати К. К. Полевое изучение наземных беспозвоночных. М.: Высш. шк., 1971. 424 с.

Edwards C. A. Earthworms, soil fertility and plant growth // Workshop on the role of earthworms in the stabilization of organic residues. Kalamazoo; Michigan, 1981. Vol. 1. P. 61–85.

Hooff P. Earthworm activity as a cause of splash erosion in a Luxembourg forest // Geoderma. 1983. Vol. 31, N 3. P. 195–204.

Methods in soil biology / F. Schinner et al. (Eds). B. etc.: Springer, 1996. 426 p.

Moore J. C., Walter D. E. Arthropod regulation of micro- and mesobiota in belowground detrital food webs // Ann. Rev. Entomol. 1988. Vol. 33. P. 419–439.

Scheu S. The role of substrate feeding earthworms (Lumbricidae) for bioturbation in a beechwood soil // Oecologia. 1987. Vol. 72, N 2. P. 192–196.

Sharma N., Madan M. Earthworms for soil health and pollution control // J. Sci. and Ind. Res. 1983. Vol. 42, N 10. P. 575–583.

Sydes C., Grime T. P. Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. 1. Field investigations // J. Ecol. 1981a. Vol. 69, N 1. P. 237–248.

К главе 6. **Состояние орнитофауны**

Анорова Н. С. Размножение популяции мухоловки-пеструшки в зависимости от возраста птиц // Орнитология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1976. Вып. 12.

Биоиндикация загрязнений наземных экосистем / Под ред. Р. Шуберта. М.: Мир, 1988. 348 с.

Венгеров П. Д. Эколого-ооморфологическая оценка состояния популяций птиц в трансформированных экосистемах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 24 с.

Воробейчик Е. Л. и др. Экологическое нормирование техногенных загрязнений экосистем / Е. Л. Воробейчик, О. Ф. Садыков, М. Г. Фарафонтов. Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.

Высоцкий В. Г. Определение возраста у мухоловок-пеструшек (Ficedula hypoleuca) в период размножения // Труды ЗИН АН СССР. 1989. Т. 197. С. 49–52.

Гилязов А. С., Катаев Г. Д. Опыт зооиндикации промышленных загрязнений в условиях Кольского Севера // Антропогенные воздействия на природу заповедников. М., 1990. С. 5–25.

Иванов А. И., Штегман Б. К. Краткий определитель птиц СССР. М.; Л.: Наука, 1964. 528 с.

Иноземцев А. А. Роль насекомоядных птиц в лесных биоценозах. Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1978. 264 с.

Климов С. М. Форма яйца птиц и метод ее расчета // Современные проблемы оологии: Мат-лы I Междунар. совещания. Липецк, 1993(а). С. 63–65.

Климов С. М. Методические подходы к оценке окраски птичьего яйца // Современные проблемы оологии: Мат-лы I Междунар. совещания. Липецк, 1993(б). С. 66–70.

Книстаутас А. Ю. Гнездование большой синицы в условиях загрязненной воздушной среды // Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. биол. 1983. Т. 88, вып. 2. С. 17–21.

Кузякин А. П. Метод учета лесных птиц // География и экология наземных позвоночных Нечерноземья: Птицы. Владимир, 1981. С. 38–48.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.

Мянд Р. Внутрипопуляционная изменчивость птичьих яиц. Таллинн: Валгус, 1988. 195 с.

Наумов Р. Л. Методика абсолютного учета птиц в гнездовой период на маршрутах // Зоолог. журн. 1965. № 1. С. 81–92.

Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.

Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР: Справочник. М.: Наука, 1976. 189 с.

Паевский В. А. Демография птиц. Л.: Наука, 1985. 285 с.

Познанин Л. П. Эколого-морфологический анализ онтогенеза птенцовых птиц. М.: Наука, 1979. 296 с.

Степанян Л. С. Конспект орнитологической фауны СССР. М., 1990. 726 с.

Щеголев В. И. Количественный учет птиц в лесной зоне // Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. Ч. 1. Вильнюс: Мокслас, 1977. С. 95–102.

Blondel J., Ferry C., Frochot B. Censusing breeding birds by the I. P. A. method // Pol. Ecol. Stud. 1977. Vol. 3, N 4.

Cooke A. S. Schell thinning in avian eggs by environmental pollutant // Environ. Pollut. 1973. Vol. 4. P. 85–152.

Eeva T., Lehikoinen E. Egg shell quality, clutch size and hatching success of the great tit (Parus major) and the pied flycatcher (Ficedula hypoleuca) in an air pollution gradient // Oecologia. 1995. Vol. 102. P. 312–323.

Järvinen O., Väisänen R. A. Line transect method: a standard for field-work // Pol. Ecol. Stud. 1977. Vol. 3. N 4.

Järvinen O., Väisänen R. A. Methodology for censusing land bird faunas in large regions // Studies in Avian Biology. 1981. N 6.

Jenni L., Winkler R. Moult and Ageing of European Passerines. L.: Academic Press, 1994.

Karlsson L., Persson K., Walinder G. Ålders- och könsbestämning av svartvit flugsnappare Ficedula hypoleuca // Vår Fågelvärld. 1986. N 45. P. 131–146.

Nyholm N. E. Monitoring of terrestrial environmental metal pollution by means of free-living insectivorous birds // Annali di chimica . 1995. Vol. 85. P. 343–351.

Robbins C. S., Van Velzen W. T. Progress report on the North American breeding bird survey // Acta Ornithol. 1974. Vol. 14.

Svensson S. Do transect counts monitor abundance trends in the same way as territory mapping in study plots? // Studies in Avian Biology. 1981. N 6.

Masatoshi Yui, Yoshinori Suzuki, Ichiro Aoyama // J. Jamashina Inst. Ornithol. 1989. Vol. 21, N 2. P. 208–223.

К главе 7. **Состояние населения мелких млекопитающих**

Абатуров Б.Д. Млекопитающие как компонент экосистем. М.: Наука, 1984. 286 с.

Башенина Н. В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: Особи, популяции и сообщества. Т. 2. М.: Мир, 1989. 477 с.

Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 199 с.

Большаков В. Н., Васильев А. Г., Шарова Л. П. Фауна и популяционная экология землероек Урала. Екатеринбург, 1996. 268 с.

Варшавский А. А. Морфофизиологические показатели в мониторинге мелких млекопитающих // Биоиндикаторы и биомониторинг: Междунар. симпоз., Загорск, 1991: Тез. докладов. Загорск, 1991. С. 183–184.

Воронцов Н. Н. Применение губчатых приманок с наполнителями для отлова мелких грызунов // Зоол. журн. 1963. Т. 42, № 2. С. 306–307.

Герасимов Ю. А. Охотничьи самоловы и самоловный промысел: Справочник. М.: Агропромиздат, 1990. 192 с.

Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1975. 352 с.

Животовский Л. А. Показатель внутрипопуляционного разнообразия // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41, № 6. С. 828–836.

Ивантер Э. В. Адаптивные особенности мелких млекопитающих / Э. В. Ивантер, Т. В. Ивантер, И. Л. Туманов. Л.: Наука, 1985. 318 с.

Карасева Е. В., Ильенко А. И. Некоторые особенности биологии полевки-экономки, изучаемые методом мечения зверьков // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1957. Вып. 5. С. 171–185.

Карасева Е. В., Телицына А. Ю. Методы изучения грызунов в полевых условиях: Учеты численности и мечение. М.: Наука, 1996. 227 с.

Карасева Е. В., Тощигин Ю. В. Грызуны России. М., 1993. 166 с.

Кошкина Т. В. Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности // Фауна и экология грызунов. М., 1967. Вып. 8. С. 5–27.

Кошкина Т. В. Сравнительная экология рыжих полевок в северной тайге // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1957. Вып. 5. С. 3–65.

Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 364 с.

Лукьянов О. А. Анализ процессов миграции в популяциях мелких млекопитающих // Экология. 1993. № 1. С. 47–62.

Лукьянова Л. Е. Экологическая характеристика и особенности населения мелких млекопитающих в условиях техногенного воздействия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1990. 24 с.

Лукьянова Л. Е., Лукьянов О. А. Характеристика обилия и пространственной структуры населения рыжей полевки на техногенных территориях // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург, 1992. С. 85–95.

Мухачева С. В. Специфика воспроизводства в популяции рыжей полевки в условиях техногенного воздействия // Механизмы поддержания биологического разнообразия. Екатеринбург, 1995. С. 189–193.

Мухачева С. В. Экотоксикологические особенности и структура населения мелких млекопитающих в градиенте техногенного загрязнения среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1996. 25 с.

Мухачева С. В., Лукьянов О. А. Миграционная подвижность населения рыжей полевки в градиенте техногенных факторов // Экология. 1997. № 1. С. 34–37.

Наумов Н. П. Очерки сравнительной экологии у мышевидных грызунов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 203 с.

Никитина Н. А. Абсолютный учет грызунов с помощью мечения и сравнение его с данными относительного учета // Вопр. организации и методы учета ресурсов фауны наземных позвоночных. М., 1961. С. 75–76.

Одум Ю. Экология: В 2 т. М.: Мир, 1986.

Окулова Н. М., Мясников Ю. А. Род Clethrionomys – рыжие, или лесные, полевки // Медицинская териология. М.: Наука, 1979. С. 158–165.

Определитель пола и возраста мелких млекопитающих Прикамья: Метод. указания для летней и производственной практик / Сост. В. В. Демидов, А. И. Шепель. Пермь, 1985. 42 с.

Тупикова Н. В. Изучение размножения и возрастного состава популяций мелких млекопитающих // Методы изучения природных очагов болезней человека. М.: Медицина, 1964. С. 155–186.

Щварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.

Шварц С. С. и др. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных / С. С. Шварц, В. С. Смирнов, Л. Н. Добринский. Свердловск. 1968. 387 с.

Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977. 262 с.

Учебное издание

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ТОКСИКОЛОГИЯ

Учебное пособие

Редактор и корректор Р. Н. Кислых
Компьютерная верстка – Н. В. Комардина

ЛР № 020257 от 22.11.96. Подписано к печати 28.05.2001. Формат 60x84 $^{1}/_{16}$.
Гарнитура *Times*. Бумага офсетная.
Уч.-изд. л. 7,6. Усл. печ. л. 7,9. Заказ 178. Тираж 200 экз.
Издательство Уральского университета. 620083, Екатеринбург, пр. Ленина, 51.

Отпечатано в ИПЦ «Издательство УрГУ». 620083, Екатеринбург, ул. Тургенева, 4.