

КОМПЛЕКСЫ ЭПИГЕЙНЫХ ПАУКООБРАЗНЫХ И ЖУЖЕЛИЦ В ЗАГРЯЗНЕННЫХ МЕТАЛЛАМИ ЛЕСАХ: ЕСТЬ ЛИ ПРИЗНАКИ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ПОСЛЕ СНИЖЕНИЯ ВЫБРОСОВ СРЕДНЕУРАЛЬСКОГО МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА?

© 2025 г. Е. А. Бельская^а, А. Н. Созонтов^а, М. П. Золотарев^а,
Е. Л. Воробейчик^а, *

^а Институт экологии растений и животных УрО РАН,

Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*e-mail: ev@ipa.uran.ru

Поступила в редакцию 25.06.2024 г.

После доработки 26.09.2024 г.

Принята к публикации 03.11.2024 г.

Информация об естественном восстановлении сообществ герпетобионтных беспозвоночных после сокращения промышленных выбросов фрагментарна. Мы анализировали комплексы эпигейных паукообразных (пауки и сенокосцы) и жужелиц елово-пихтовых лесов южной тайги на двух участках – фоновом и загрязненном многолетними выбросами Среднеуральского медеплавильного завода. Сравнивали два периода – относительно высоких (2005 г.) и почти прекратившихся в 2010 г. выбросов (2018 г.). Тестирували гипотезу о слаживании различий между участками ко второму периоду по сравнению с первым. Оценивали динамическую плотность, видовое богатство и структуру таксоценов, а также обилие групп, выделенных на основе экологических свойств (размер тела, преферендумы к влажности, ярусу обитания и типу местообитания, способ охоты (для паукообразных), степень мобильности и тип питания (для жужелиц)). Гипотеза не подтвердилась: различия между участками сохранились по общему обилию, видовому богатству и видовой структуре таксоценов. Отмечены некоторые признаки восстановления комплекса паукообразных – «линифицидация» (замещение видов семейства *Lycosidae* видами семейства *Linyphiidae*), увеличение обилия сенокосцев, появление видов, ранее характерных только для фоновых лесов. Для жужелиц такие признаки отсутствуют: сохраняются черты, присущие комплексам загрязненных территорий – повышенная доля миксифитофагов, отсутствие видов с крупными особями.

Ключевые слова: Aranei, Opliones, Carabidae, герпетобионтные членистоногие, Средний Урал, южная тайга, промышленное загрязнение, тяжелые металлы, естественное восстановление, обилие, динамическая плотность, разнообразие, структура сообщества, экологические свойства видов

DOI: 10.31857/S0367059725010032 **EDN:** UTNBWZ

В последнее время во многих странах атмосферные выбросы от точечных источников загрязнения снижаются, что инициирует естественное восстановление экосистем, ранее подвергавшихся воздействию промышленных предприятий. Несмотря на значительный интерес к этой проблематике и ее очевидную практическую значимость, закономерности восстановления изучены пока очень слабо [1]. Ситуация осложняется тем, что траектории и скорости восстановления, скорее всего, различаются в зависимости от типа предприятия и длительности его воздействия, природных условий района и анализируемой группы организмов.

Рассматриваемые в данной работе паукообразные и жужелицы, как и в целом герпетобионтные беспозвоночные, – одни из наименее изученных

групп с точки зрения анализа восстановительных сукцессий после прекращения промышленных выбросов [1]. Для этих групп нам известны результаты лишь однократных обследований окрестностей металлургических предприятий в период уже сниженных выбросов, т.е. без прямого сравнения с состоянием, которое было до снижения выбросов [2, 3]. Повторные, т.е. до и после снижения выбросов, исследования на одних и тех же участках были выполнены лишь вблизи одного предприятия с очень локальной (протяженностью не более 1 км) зоной воздействия – завода по производству фосфорных удобрений [4–6].

Интерес экотоксикологов к хищным напочвенным членистоногим, в частности к паукообразным и жужелицам, обусловлен их высоким обилием

и разнообразием, существенным вкладом в экосистемные функции [7]. Эти группы чувствительны к абиотическим и биотическим факторам [8–10], в том числе к загрязнению [11–16]. К числу основных факторов относят химизм и структуру почвы, влажность и мощность подстилки, видовой состав и обилие растений [17–21]. Считают, что изменение параметров среды в первую очередь влияет на соотношение жизненных форм и экологических групп [22–25]. Помимо паукообразных и жужелиц, в районе наших исследований высоко обилие и разнообразие стафилинид. Однако включение этой группы в анализ затруднено сложностями их видовой идентификации и фрагментарностью данных о свойствах видов [26]. Другие таксоны, например хищные многоножки, малочисленны.

Восстановление экосистем после сокращения выбросов изучено очень неравномерно не только в отношении разных таксонов, но и с точки зрения широты охвата объектов биоты в пределах конкретного района [1]. В число лидеров по числу исследований, охватывающих несколько групп организмов, входит территория в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), выбросы которого почти полностью прекратились около 15 лет назад. Сравнение с периодом высоких выбросов завода (конец 1980-х годов) показало медленное очищение верхних почвенных горизонтов от металлов [27]. Из-за этого на наиболее сильно загрязненных участках пока нет заметного восстановления травяно-кустарничкового яруса [28, 29], населения моллюсков [30], почвенной макрофaуны [31, 32], мелких млекопитающих [33]. В то же время признаки восстановления отмечены для эпифитных лишайников [34], насекомых-филлофагов [35], птиц-дуплогнездников [36], крота [37], а также многих групп на участках с умеренным загрязнением [28, 29, 31, 32, 38–40]. Кроме того, связанное с сокращением выбросов СУМЗа смещение pH почвы в щелочную сторону [27] обусловливает меньшую токсичность металлов при сохранении их высокого валового содержания, из-за чего некоторые признаки восстановления отмечены для почвенной макрофaуны даже на участках с сильным загрязнением [31, 32, 39, 40]. Эти наблюдения дают основание предполагать возможность таких изменений и у герпетобионтов.

Напочвенных беспозвоночных в районе СУМЗа изучали с 1998 г. [41–45], но не в контексте посттехногенного восстановления. Наличие ранее заложенных постоянных пробных площадей позволяет охарактеризовать динамику их комплексов после снижения выбросов. Вместе с тем важно огово-

рить следующее обстоятельство. Использованные в данной работе пробные площади (точки в узлах регулярной сетки) исходно были заложены для решения другой задачи – анализа пространственного распределения герпетобионтов. В масштабе всего градиента загрязнения на их основе возможны статистические выводы о различии участков, но не о влиянии собственно загрязнения. С другой стороны, повторное обследование таких «исторических» площадок позволило исключить смешение пространственной и временной изменчивости, поскольку места расположения почвенных ловушек строго совпадали в сравниваемые периоды. Учитывая крайнюю скучность информации о посттехногенном восстановлении комплексов герпетобионтов, сравнение участков может быть полезным даже при указанном ограничении [46], особенно в случае продолжения на них мониторинга.

Цель данной работы – сравнение обилия, разнообразия и структуры комплексов герпетобионтных паукообразных и жужелиц в период относительно высоких (2005 г.) и почти прекратившихся (2018 г.) выбросов СУМЗа. Мы предполагали выявить начальные признаки восстановления комплексов. Другими словами, мы тестировали гипотезу о сглаживании различий между загрязненным и фоновым участками ко второму периоду по сравнению с первым.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований. СУМЗ расположен на окраине г. Ревды Свердловской обл., в 50 км к западу от г. Екатеринбурга. Предприятие функционирует с 1940 г., основные ингредиенты его выбросов – газообразные соединения серы, фтора и азота, металлы (Cu, Pb, Zn, Cd, Fe, Hg и др.) и металлоиды (As). В 1980-х годах валовые выбросы завода достигали 150–225 тыс. т/год, что делало его одним из крупнейших источников промышленного загрязнения в России. С начала 1990-х годов выбросы постепенно снижались: в 1999 г. они составили 65 тыс. т, в 2005 г. – 27 тыс. т, а после коренной реконструкции предприятия в 2010 г. – 3–5 тыс. т/год [1, 27].

Исследование проведено на двух стационарных участках, каждый площадью около 0.4 га, в период относительно высоких выбросов СУМЗа (2005 г.) и через 8 лет после их сокращения до минимума (2018 г.). Участки расположены в массивах коренного елово-пихтового леса, типичного для района: относительно незагрязненный (фоновый) – в 20 км к западу от завода, сильно загрязненный (импактный) – в 2 км к юго-западу. Расположение участков против направления господствующих

в районе ветров (западных) позволило уменьшить протяженность градиента загрязнения, исключив влияние на фоновый участок г. Екатеринбурга.

По данным 2010 г. концентрации кислотоустойчивых форм металлов в лесной подстилке на импактном участке превышали фоновый уровень для Cu в 86.4 раза, Pb – в 35.2, Cd – в 10.6; pH был смещен на единицу в кислую сторону [47]. По сравнению с фоновыми значениями на импактном участке были ниже высота, полнота и сомкнутость крон древостоя, проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса (подробнее см. [48]).

Сбор материала. Беспозвоночных учитывали почвенными ловушками Барбера, в качестве которых использовали пластиковые стаканы с диаметром горловины 8.5 см (фиксатор – 3%-ная уксусная кислота). На каждом участке была заложена площадка размером 60×60 м. Ловушки устанавливали в узлах регулярной сетки 7×7 через 10 м (всего 49 ловушек на участок). Места установки ловушек в 2005 и 2018 гг. строго совпадали.

Отловы проводили два раза за сезон, в период высокой активности весенне-летних и осенних видов: в 2005 г. – 23–26 мая и 1–4 августа, в 2018 г. – 24–29 мая и 2–7 августа. По данным ближайшей к району исследований метеостанции (г. Ревда), среднесуточная температура воздуха в 2005 г. в мае составляла 13.1 °C, в августе – 15.4 °C, в 2018 г. – 8.9 и 14.9 °C соответственно. В даты учетов разница между годами была еще больше: в 2005 г. в мае – 16.2 °C, в августе – 19.3 °C, в 2018 г. – 9.4 и 17.2 °C соответственно.

В оба года возле каждой ловушки визуально определяли сомкнутость крон деревьев (на площадке 5×5 м) и общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса (на площадке 2×2 м). Сомкнутость крон почти не различалась между годами (среднее ± ошибка, $n = 49$): на фоновом участке в 2005 г. она была равна $55.1 \pm 3.8\%$, в 2018 г. – $50.8 \pm 3.1\%$, на импактном – $45.2 \pm 3.8\%$ и $51.6 \pm 3.5\%$. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса на фоновом участке в 2005 г. составляло $44.3 \pm 4.6\%$, в 2018 г. – $50.2 \pm 3.1\%$, на импактном – $5.5 \pm 2.0\%$ и $5.6 \pm 1.2\%$. Все различия между годами статистически незначимы: по древостою для фонового участка t -критерий Стьюдента равен 0.9 ($p = 0.38$), импактного – 1.2 ($p = 0.22$), по травостою – 1.1 ($p = 0.29$) и 0.02 ($p = 0.98$) соответственно.

За два года отловлено 1223 половозрелых особей пауков, 243 – сенокосцев, 2989 – жужелиц.

В лабораторных условиях проводили видовую идентификацию материала, используя ключи по паукам (<https://araneae.nmbe.ch>), сенокосцам [49], жужелицам [50], а также эталонные коллекции музея ИЭРИЖ УрО РАН. Номенклатура таксонов пауков указана по Каталогу пауков мира (<https://wsc.nmbe.ch>), сенокосцев – [51], жужелиц – [52].

Экологические свойства видов паукообразных приведены в табл. 1. Информация извлечена из сводок для фауны Урала и сопредельных территорий [49, 53–55]. Размерные характеристики (раздельно для самцов и самок) указаны по сводке <https://araneae.nmbe.ch>. По ярусу преимущественного обитания выделены три группы: эпигеобионты (активно перемещаются по поверхности почвы), стратобионты (обитают внутри лесной подстилки), обитатели растительности (травяного, кустарничкового и древесного ярусов). По биотопической преференции виды объединены в три группы: лесные, эвритопные (лесо-луговые), открытых местообитаний (луговые). По способу добывания пищи виды разделили на четыре группы: не использующие сети (охотники, засадники), тенетники, т.е. использующие ловчие сети (воронкопряды, кругопряды, балдахинники и др.), падальщики-охотники (исключительно сенокосцы). Отдельно выделили группу «бродячие охотники-тенетники» как смешанный тип, с единственным представителем *Allotomenga scopigera* (Grube, 1859), поскольку молодые особи этого вида для ловли добычи строят тенета, а взрослые становятся охотниками [54]. Характеристики всех учтенных видов приведены в Приложении (табл. S1).

Экологические свойства видов жужелиц. Информация извлечена из сводки по фауне Урала [56], в ряде случаев с укрупнением категорий (см. табл. 1). В качестве характеристики размера особи использовали сумму длины переднеспинки и усредненной длины обоих надкрылий. Средние размеры каждого вида были измерены ранее [44]. По биотопической преференции выделили три группы видов: лесные (лесные, лиственно-лесные и лесо-болотные), эвритопные (лесо-луговые), открытых местообитаний (лугово-полевые). По типу питания различали облигатных хищников (зоофаги) и растительноядные виды на стадии имаго (миксофитофаги). Характеристики видов по локомоции составлены по [57–59]. По степени мобильности выделены три группы на основе классификации [60]: низкая (бескрылые и с неразвитой крыловой мускулатурой, передвигающиеся по поверхности почвы), умеренная (ди- и полиморфные и длиннокрылые, у которых часть особей способна

Таблица 1. Кодировка и градации свойств экологических групп

| Свойство (обозначение) | Градации |
|--|--|
| Размер тела (Size) * | S – мелкие особи: < 3 мм / < 9 мм M – средние особи: 3–6 мм / 9–11 мм B – крупные особи: > 6 мм / > 11 мм |
| Отношение к влажности (Moisture) | hyg – гигрофильный mes – мезофильный xer – ксерофильный |
| Ярус обитания (Stratum) | LS – лесная подстилка, гумусовый горизонт почвы (стратобионт) SS – поверхность почвы (эпигеобионт) HSD – растительность (хорто-, тамно- и дендробионт) |
| Биотопический преферендум (Habitat) | F – лесной E – эвритопный Oh – открытых местообитаний (для Arachnida – луговой, для Carabidae – лугово-полевой) |
| Способ охоты (Hunting) ** | H – бродячий охотник W – тенетник HW – бродячий охотник-тенетник SH – падальщик-охотник |
| Тип питания (Feeding) *** | Z – зоофаг Mx – миксофитофаг |
| Мобильность (Mobility) *** | lm – низкая mm – умеренная hm – высокая |

Примечание: * – до черты указан диапазон для Arachnida, после черты – для Carabidae; ** – только для Arachnida; *** – только для Carabidae.

к полету), высокая (длиннокрылые с функционирующей крыловой мускулатурой, хорошо летающие). Характеристики всех учтенных видов приведены в Приложении (табл. S2).

Анализ данных. Для всех параметров данные по двум турам объединяли. Чтобы избежать искусственного завышения количества повторностей, статистической единицей во всех случаях была линия ловушек, т.е. среднее по 7 ловушкам. Поскольку для квадратной сетки усреднение можно проводить и по строкам, и по столбцам, мы использовали оба варианта группировки. Результаты по обоим вариантам практически полностью совпали, что свидетельствует об отсутствии выраженной анизотропности участков и может служить определенной гарантией надежности выводов. В статье приведены результаты при усреднении по строкам (т.е. по тем линиям ловушек, которые закладывали в поле), а в Приложении (рис. S1 и S2) – по столбцам.

Если не оговорено иное, в тексте обсуждаются только статистически значимые эффекты с $p < 0.05$. Доминирующими считали виды, доля которых в общем обилии составляла 5% и более. При анализе видовой и экологической структур таксоценов использовали как абсолютные значения

динамической плотности (экз/100 лов.-сут), так и относительные (доля в общем обилии).

Из-за значительных различий в обилии между участками в качестве показателя видового богатства использовали не только наблюдаемое число видов (Sp), но и интерполированное к 100 особям (Sp') методом разрежения [61] (с использованием пакета iNEXT v. 3.0 [62]). Ординацию выборок выполнили методом главных координат (PCoA) на основе расстояния Брея-Кертиса (пакет aape v. 5.8 [63]). Дистанции между участками и годами и статистическую значимость различий структуры таксоценов оценивали алгоритмом PERMANOVA [64], реализованным в пакете vegan 2.6. Величину эффекта (effect size) рассчитывали функцией LRRi пакета SingleCaseES v. 0.7 [65] как отношение откликов (log Response Ratio), т.е. логарифм отношения значения на импактном участке к значению на фоновом. Если 95%-ный доверительный интервал величины эффекта не включал ноль, его значение считали статистически значимым.

Лепестковые диаграммы (spider chart) подготовлены при помощи оригинальных скриптов (<https://github.com/ANSozontov/SpiderCharts>), остальные иллюстрации – ggplot2 v. 3.3.5. На всех этапах анализа данных использовали функции коллекции

пакетов tidyverse 1.3.1. Расчеты реализованы в среде программирования R v. 4.3. Код и исходные данные размещены в репозитории (https://github.com/ANSozontov/Revda_2024).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Паукообразные

Всего за два года обнаружено 83 вида паукообразных (78 видов пауков и 5 – сенокосцев), из которых 54 вида – на фоновом участке, 60 – на импактном. Обилие паукообразных в 2018 г. было ниже по сравнению с 2005 г. на обоих участках (рис. 1, табл. 2). Вблизи завода обилие было меньше по сравнению с фоновой территорией в оба

года, причем разница была больше в 2018 г. (57%) по сравнению с 2005 г. (38%). Несмотря на разницу в обилии, в эти периоды участки не различались ни по наблюдаемому (Sp), ни по интерполированному (Sp') числу видов.

Структура комплексов существенно различалась между участками в оба года, причем таксоцен импактного участка был более вариабельным по сравнению с фоновым (рис. 2, табл. 3). На фоновом участке за 13 лет состав доминантного комплекса изменился несущественно: он включал характерные для елово-пихтовых лесов виды пауков (*A. scopigera*, *T. insecta*, *A. paganus*) и сенокосцев (*L. ephippiatus*, *N. lugubre*) (табл. 4).

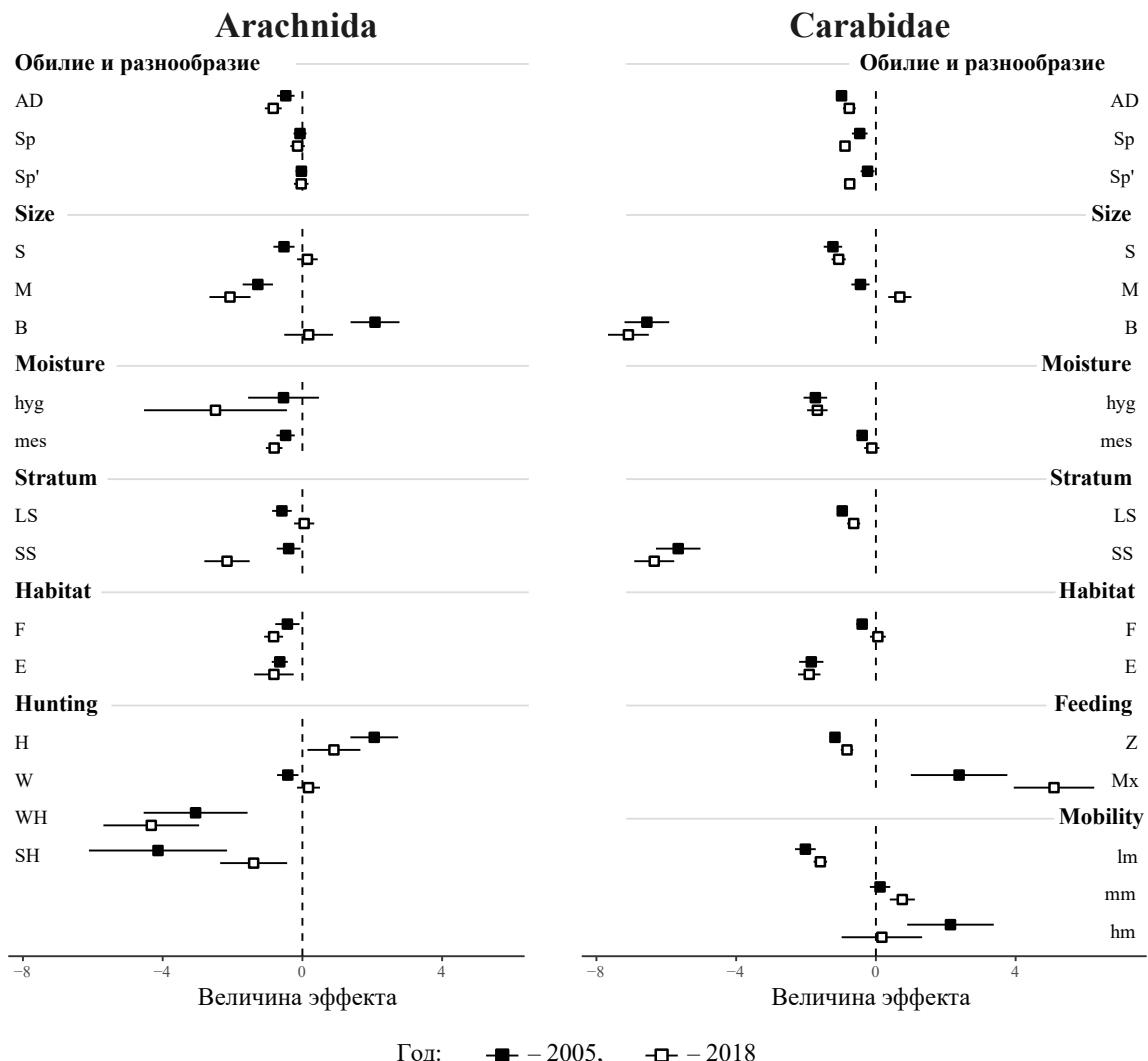


Рис. 1. Величина эффекта и ее 95%-ный доверительный интервал для сравниваемых периодов (2005 г. и 2018 г.). Обозначения экологических групп паукообразных (Arachnida) и жужелиц (Carabidae) указаны в табл. 1. Параметры разнообразия и обилия: AD – динамическая плотность, Sp – наблюдаемое число видов, Sp' – интерполированное к 100 особям число видов.

Таблица 2. Разнообразие и динамическая плотность (среднее \pm стандартное отклонение) экологических групп паукообразных, жужелиц и прочих беспозвоночных на фоновом и импактном участках

| Группа | Год и участок | | | |
|-------------------------------------|---------------|--------------|--------------|--------------|
| | 2005 г. | | 2018 г. | |
| | фоновый | импактный | фоновый | импактный |
| Arachnida | | | | |
| Разнообразие: | | | | |
| Наблюданное число видов (Sp) | 17.3 | 16.1 | 17.3 | 15.0 |
| Интерполированное число видов (Sp') | 16.4 | 16.0 | 15.5 | 14.9 |
| Плотность, экз / 100 лов.-сут: | | | | |
| Все Arachnida, имаго | 271 \pm 61 | 168 \pm 43 | 237 \pm 37 | 102 \pm 29 |
| Aranei, ювенильные | 8 \pm 7 | 33 \pm 16 | 14 \pm 7 | 48 \pm 16 |
| Opiliones, ювенильные | 51 \pm 24 | 9 \pm 6 | 43 \pm 15 | 139 \pm 59 |
| Linyphiidae | 184 \pm 38 | 69 \pm 17 | 177 \pm 30 | 82 \pm 25 |
| Lycosidae | 6 \pm 7 | 79 \pm 30 | 0 \pm 1 | 5 \pm 3 |
| Размер тела: В | 7 \pm 6 | 57 \pm 18 | 4 \pm 3 | 5 \pm 3 |
| Размер тела: М | 144 \pm 37 | 39 \pm 21 | 166 \pm 40 | 20 \pm 15 |
| Размер тела: S | 120 \pm 42 | 71 \pm 15 | 67 \pm 18 | 77 \pm 23 |
| Отношение к влажности: hyg | 18 \pm 6 | 10 \pm 13 | 8 \pm 6 | — |
| Отношение к влажности: mes | 252 \pm 57 | 156 \pm 43 | 229 \pm 33 | 102 \pm 29 |
| Отношение к влажности: xer | — | 2 \pm 4 | — | + |
| Ярус обитания: SS | 136 \pm 34 | 91 \pm 35 | 158 \pm 42 | 17 \pm 15 |
| Ярус обитания: HSD | 5 \pm 5 | 4 \pm 4 | 5 \pm 2 | 7 \pm 6 |
| Ярус обитания: LS | 129 \pm 40 | 72 \pm 16 | 75 \pm 18 | 78 \pm 24 |
| Биотопический преферендум: Е | 122 \pm 34 | 64 \pm 9 | 69 \pm 25 | 30 \pm 20 |
| Биотопический преферендум: F | 147 \pm 28 | 95 \pm 41 | 161 \pm 26 | 70 \pm 23 |
| Биотопический преферендум: Oh | 2 \pm 4 | 7 \pm 5 | 7 \pm 3 | 2 \pm 3 |
| Способ охоты: Н | 11 \pm 9 | 89 \pm 29 | 3 \pm 3 | 8 \pm 5 |
| Способ охоты: SH | 69 \pm 24 | 1 \pm 2 | 47 \pm 28 | 11 \pm 13 |
| Способ охоты: W | 114 \pm 40 | 76 \pm 17 | 69 \pm 22 | 82 \pm 26 |
| Способ охоты: WH | 76 \pm 23 | 3 \pm 5 | 117 \pm 27 | 1 \pm 2 |
| Carabidae | | | | |
| Разнообразие: | | | | |
| Наблюданное число видов (Sp) | 12.3 | 7.7 | 13.9 | 5.7 |
| Интерполированное число видов (Sp') | 9.3 | 7.3 | 11.8 | 5.6 |
| Плотность, экз / 100 лов.-сут: | | | | |
| Все Carabidae, имаго | 847 \pm 143 | 317 \pm 34 | 359 \pm 58 | 168 \pm 31 |
| Carabidae, личинки | 13 \pm 6 | 15 \pm 8 | 32 \pm 18 | 33 \pm 9 |
| Размер тела: В | 52 \pm 22 | + | 89 \pm 20 | + |
| Размер тела: М | 245 \pm 38 | 156 \pm 49 | 45 \pm 16 | 90 \pm 23 |
| Размер тела: S | 550 \pm 123 | 161 \pm 44 | 226 \pm 49 | 78 \pm 13 |
| Отношение к влажности: hyg | 499 \pm 122 | 88 \pm 34 | 209 \pm 50 | 39 \pm 12 |
| Отношение к влажности: mes | 334 \pm 42 | 225 \pm 42 | 145 \pm 24 | 128 \pm 31 |
| Отношение к влажности: xer | 14 \pm 10 | 4 \pm 6 | 6 \pm 4 | + |
| Ярус обитания: SS | 21 \pm 9 | — | 42 \pm 7 | — |

Таблица 2. Окончание.

| Группа | Год и участок | | | |
|-------------------------------|---------------|-----------|----------|-----------|
| | 2005 г. | | 2018 г. | |
| | фоновый | импактный | фоновый | импактный |
| Ярус обитания: HSD | — | 1 ± 2 | — | — |
| Ярус обитания: LS | 826 ± 141 | 316 ± 32 | 317 ± 54 | 168 ± 31 |
| Биотопический преферендум: E | 496 ± 129 | 78 ± 30 | 233 ± 63 | 34 ± 12 |
| Биотопический преферендум: F | 348 ± 44 | 235 ± 44 | 126 ± 27 | 133 ± 29 |
| Биотопический преферендум: Oh | 3 ± 3 | 3 ± 5 | — | — |
| Мобильность: hm | 5 ± 9 | 55 ± 21 | 10 ± 7 | 11 ± 15 |
| Мобильность: mm | 152 ± 41 | 171 ± 49 | 44 ± 19 | 95 ± 23 |
| Мобильность: lm | 690 ± 141 | 91 ± 31 | 305 ± 58 | 62 ± 11 |
| Тип питания: Mx | 4 ± 7 | 56 ± 18 | — | 11 ± 15 |
| Тип питания: Z | 843 ± 140 | 261 ± 33 | 359 ± 58 | 157 ± 28 |
| Прочие беспозвоночные | | | | |
| Staphylinidae, имаго | 807 ± 81 | 103 ± 26 | 249 ± 65 | 164 ± 56 |
| Coleoptera прочие, имаго | 47 ± 14 | 26 ± 14 | 31 ± 7 | 16 ± 6 |
| Formicidae | 120 ± 57 | 434 ± 94 | 91 ± 45 | 245 ± 106 |
| Hemiptera | 16 ± 13 | 17 ± 15 | 5 ± 4 | 26 ± 17 |
| Lithobiomorpha, взрослые | 15 ± 7 | — | 34 ± 11 | 6 ± 5 |
| Lithobiomorpha, ювенильные | 9 ± 3 | — | 5 ± 4 | 0.8 ± 1 |
| Geophilomorpha | — | — | 0.4 ± 1 | — |
| Diplopoda | 6 ± 5 | — | 3 ± 3 | — |
| Lumbricidae | 5 ± 4 | — | 9 ± 6 | — |
| Mollusca | 1 ± 2 | — | 19 ± 8 | 0.4 ± 1 |
| Прочие, имаго * | 441 ± 97 | 210 ± 54 | 147 ± 24 | 246 ± 80 |
| Прочие, личинки * | 42 ± 24 | 22 ± 14 | 36 ± 11 | 23 ± 9 |

Примечание. Обозначения экологических групп приведены в табл. 1. Прочерк означает отсутствие группы; знак «+» – единичные находки, не позволяющие надежно оценить плотность; * – Diptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Homoptera, Neuroptera, Thysanoptera, Mecoptera.

На импактном участке таксоцен за рассматриваемый период изменился радикально: дистанция между годами (как по абсолютному, так и относительному обилию) столь велика, что сопоставима с дистанцией между участками (см. рис. 2 и табл. 3). На импактном участке в 2005 г. преимущественно доминируют ликозиды (*A. taeniana*, *P. lugubris*, *A. pulverulenta*) и в меньшей степени линиифиды (*A. affinis*, *T. insecta*, *D. bidentata*) (см. табл. 4). В 2018 г. ликозиды оказались полностью вытеснены из доминантного комплекса линиифидами (*C. brevis* и *T. mengeri*) и сенокосцем *L. ephippiatus*. Все эти виды отмечались на импактном участке и ранее, но в 2005 г. они совокупно составляли не более 2% от общего обилия паукообразных.

В 2005 г. обилие многих экологических групп было ниже на импактном участке по сравнению с фоновыми. Такой негативный эффект отмечен для групп, выделенных по ярусным (страто- и эпигеобионты) и биотопическим (лесные и эвритопные) предпочтениям, а также мезофилов, мелких и средних видов, тенетников, тенетников-охотников и падальщиков (см. рис. 1). Однако для охотников и крупных видов эффект, напротив, был положительным, а для гигрофилов отсутствовал.

После сокращения выбросов различия между участками частично сгладились (см. табл. 3). Обилие большинства экологических групп по-прежнему было меньше на импактном участке, однако сравнялось обилие стратобионтов, тенетников,

Таблица 3. Внутри- и межгрупповые расстояния между таксоценами сравниваемых участков и периодов

| Участок (год) | Arachnida | | Carabidae | |
|-------------------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| | AD | Fr | AD | Fr |
| Среднее внутригрупповое расстояние | | | | |
| Фоновый (2005) | 0.37 | 0.36 | 0.20 | 0.15 |
| Фоновый (2018) | 0.32 | 0.29 | 0.22 | 0.18 |
| Импактный (2005) | 0.49 | 0.48 | 0.26 | 0.25 |
| Импактный (2018) | 0.51 | 0.50 | 0.22 | 0.18 |
| Среднее межгрупповое расстояние * | | | | |
| Фоновый (2005) – фоновый (2018) | 0.47 (0.36) | 0.47 (0.43) | 0.54 (0.76) | 0.29 (0.53) |
| Импактный (2005) – импактный (2018) | 0.87 (0.55) | 0.86 (0.56) | 0.39 (0.51) | 0.29 (0.33) |
| Фоновый (2005) – импактный (2005) | 0.89 (0.65) | 0.89 (0.67) | 0.66 (0.80) | 0.60 (0.81) |
| Фоновый (2018) – импактный (2018) | 0.83 (0.63) | 0.81 (0.64) | 0.75 (0.85) | 0.71 (0.89) |

Примечание. AD – ординация на основе абсолютных значений динамической плотности, Fr – ординация на основе долей видов; * – в скобках приведен R^2 (доля объясняемой ординацией дисперсии по результатам PERMANOVA, все различия между внутри- и межгрупповыми расстояниями статистически значимы, как минимум $p < 0.003$).

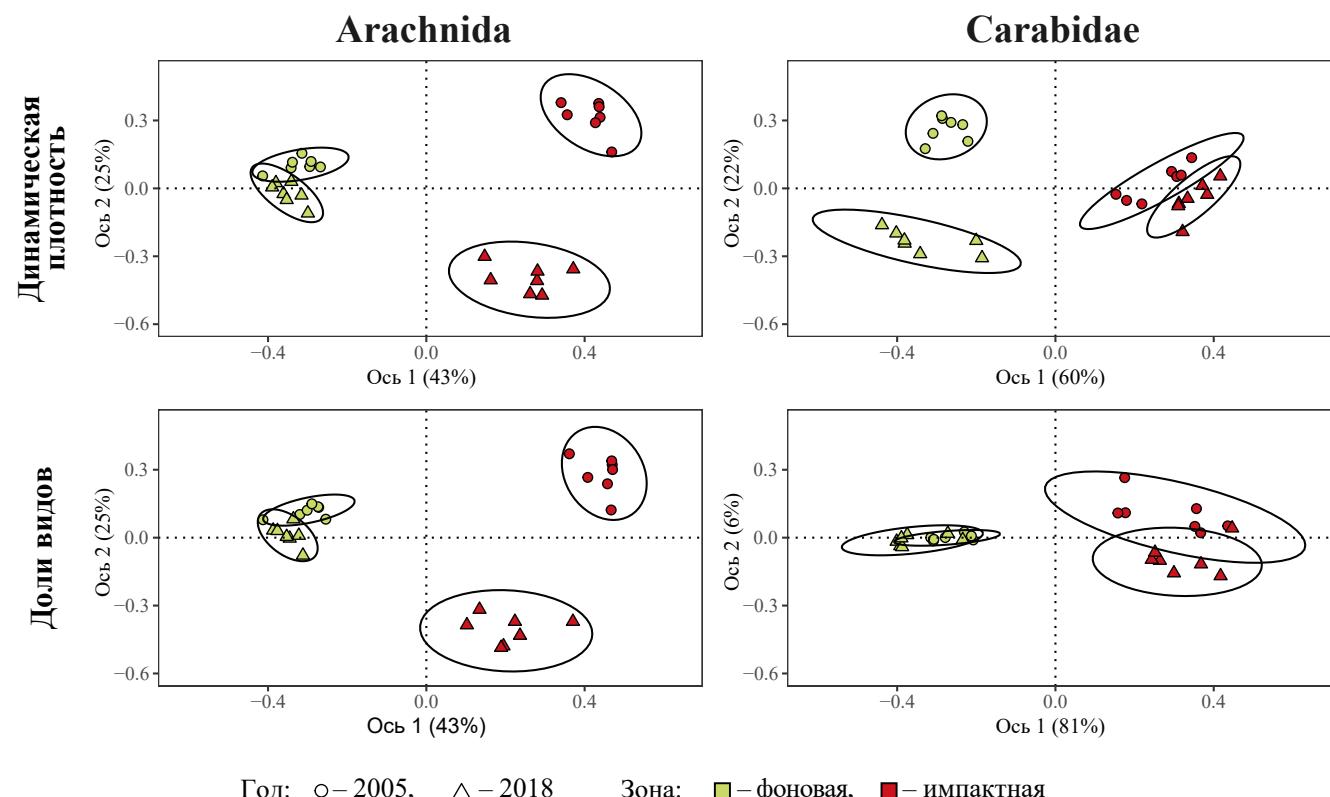


Рис. 2. Ординация (на основе расстояния Брэя-Кертиса) комплексов паукообразных (Arachnida) и жужелиц (Carabidae) сравниваемых участков и периодов по абсолютному (динамическая плотность) и относительному (доли видов) обилию. Показаны 95%-ные эллипсы, в скобках – доля объясняемой дисперсии, %.

Таблица 4. Динамическая плотность (экз/100 лов.-сут, среднее \pm стандартное отклонение, в скобках $-\%$ от общего количества) видов паукообразных и жукалиц на фоновом и импактном участках

| Вид | Год и участок | | | |
|-----------------------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|
| | 2005 г. | | 2018 г. | |
| | фоновый | импактный | фоновый | импактный |
| Arachnida | | | | |
| <i>Доминантный комплекс</i> | | | | |
| <i>Allomenea scopigera</i> | 38 \pm 17 (28.1) | 1 \pm 3 (1.6) | 58 \pm 31 (49.4) | 1 \pm 2 (1.2) |
| <i>Lacinius ephippiatus</i> | 20 \pm 9 (14.6) | + (0.4) | 16 \pm 12 (13.8) | 5 \pm 6 (10.1) |
| <i>Alopecosa taeniata</i> | — | 16 \pm 17 (19.4) | — | + (0.8) |
| <i>Ceratinella brevis</i> | + (0.3) | 1 \pm 2 (0.8) | 2 \pm 4 (1.9) | 16 \pm 20 (31.0) |
| <i>Asthenargus paganus</i> | 9 \pm 9 (6.5) | — | 1 \pm 2 (0.5) | — |
| <i>Nemastoma lugubre</i> | 9 \pm 8 (6.5) | — | 4 \pm 4 (3.3) | — |
| <i>Pardosa lugubris</i> | 2 \pm 4 (1.3) | 9 \pm 9 (10.1) | + (0.2) | — |
| <i>Tapinocyba insecta</i> | 9 \pm 7 (6.3) | 5 \pm 8 (5.7) | + (0.3) | + (0.4) |
| <i>Tenuiphantes mengei</i> | — | 1 \pm 3 (1.2) | + (0.2) | 7 \pm 7 (12.9) |
| <i>Agyneta affinis</i> | — | 6 \pm 7 (7.3) | — | — |
| <i>Alopecosa pulverulenta</i> | — | 6 \pm 7 (7.3) | — | — |
| <i>Diplocentria bidentata</i> | + (0.3) | 5 \pm 5 (6.1) | — | 2 \pm 3 (4) |
| <i>Прочие виды</i> | | | | |
| <i>Agroeca brunnea</i> | + (0.3) | — | — | — |
| <i>Agyneta conigera</i> | — | 3 \pm 4 (3.6) | + (0.2) | — |
| <i>Agyneta olivacea</i> | 2 \pm 4 (1.8) | + (0.4) | + (0.3) | — |
| <i>Alopecosa aculeata</i> | — | + (0.4) | — | — |
| <i>Alopecosa pinetorum</i> | 1 \pm 2 (0.5) | + (0.4) | — | — |
| <i>Anguliphantes angulipalpis</i> | — | — | — | 1 \pm 1 (2.0) |
| <i>Antistea elegans</i> | — | + (0.4) | — | — |
| <i>Araneus sturmi</i> | — | + (0.4) | — | — |
| <i>Bathyphantes nigrinus</i> | + (0.3) | — | — | — |
| <i>Bathyphantes parvulus</i> | 1 \pm 3 (0.8) | — | — | — |
| <i>Bolyphantes alticeps</i> | — | — | 1 \pm 1 (0.9) | + (0.4) |
| <i>Centromerus arcanus</i> | 9 \pm 10 (6.8) | — | 1 \pm 1 (0.7) | — |
| <i>Centromerus clarus</i> | 2 \pm 5 (1.8) | — | 4 \pm 7 (3.3) | 1 \pm 2 (2.4) |
| <i>Centromerus incilium</i> | — | — | — | + (0.4) |
| <i>Centromerus sylvaticus</i> | + (0.3) | — | 2 \pm 2 (1.4) | — |
| <i>Cercidia prominens</i> | — | + (0.4) | — | — |
| <i>Clubiona caerulescens</i> | + (0.3) | + (0.4) | — | — |
| <i>Cnephalocotes obscurus</i> | + (0.3) | + (0.4) | — | — |
| <i>Cryphoeca silvicola</i> | + (0.3) | — | + (0.2) | + (0.4) |
| <i>Deciphantes decipiens</i> | — | — | 1 \pm 1 (0.5) | — |
| <i>Diplocephalus picinus</i> | 2 \pm 4 (1.8) | + (0.4) | — | — |
| <i>Diplostyla concolor</i> | 1 \pm 2 (0.8) | — | + (0.3) | — |
| <i>Drapetisca socialis</i> | — | + (0.4) | — | + (0.4) |
| <i>Erigonella hiemalis</i> | — | + (0.4) | 1 \pm 2 (0.7) | 1 \pm 1 (1.2) |
| <i>Ero furcata</i> | — | — | + (0.3) | — |

Таблица 4. Продолжение.

| Вид | Год и участок | | | |
|----------------------------------|---------------|-------------|-------------|-------------|
| | 2005 г. | | 2018 г. | |
| | фоновый | импактный | фоновый | импактный |
| <i>Euophrys frontalis</i> | — | — | — | + (0.4) |
| <i>Evarcha falcata</i> | — | + (0.4) | — | + (0.4) |
| <i>Hahnia ononidum</i> | + (0.3) | 4 ± 5 (4.5) | — | — |
| <i>Hahnia pusilla</i> | + (0.3) | — | 2 ± 3 (1.6) | — |
| <i>Haplodrassus soerensenii</i> | — | + (0.4) | — | — |
| <i>Hypselistes jacksoni</i> | — | — | — | + (0.4) |
| <i>Macrargus multesimus</i> | — | — | — | + (0.8) |
| <i>Macrargus rufus</i> | + (0.3) | 1 ± 2 (0.8) | 1 ± 2 (0.5) | + (0.8) |
| <i>Maro pansibiricus</i> | — | 2 ± 3 (2.8) | + (0.2) | 1 ± 1 (1.2) |
| <i>Micrargus herbigradus</i> | 1 ± 2 (0.5) | — | — | + (0.4) |
| <i>Microneta viaria</i> | 4 ± 5 (3.0) | 3 ± 5 (4.0) | 5 ± 6 (4.4) | 2 ± 3 (3.6) |
| <i>Minyriolus pusillus</i> | + (0.3) | — | + (0.3) | 1 ± 2 (2.4) |
| <i>Mitopus morio</i> | 3 ± 4 (2.0) | — | 3 ± 2 (2.6) | — |
| <i>Neriene emphana</i> | 1 ± 3 (1.0) | + (0.4) | — | 1 ± 3 (2.0) |
| <i>Oligolophus tridens</i> | 3 ± 4 (2.3) | — | — | — |
| <i>Oryphantes geminus</i> | 2 ± 3 (1.3) | — | 1 ± 2 (0.9) | — |
| <i>Ozyptila trux</i> | + (0.3) | — | + (0.2) | — |
| <i>Pachygnatha listeri</i> | + (0.3) | — | + (0.2) | — |
| <i>Palliduphantes alutacius</i> | — | — | 1 ± 2 (0.5) | — |
| <i>Piratula hygrophila</i> | + (0.3) | 4 ± 7 (4.5) | — | — |
| <i>Pocadicnemis pumila</i> | — | + (0.4) | — | — |
| <i>Rilaena triangularis</i> | + (0.3) | — | + (0.3) | — |
| <i>Robertus lividus</i> | 2 ± 4 (1.8) | — | 1 ± 2 (1.0) | — |
| <i>Semljicola faustus</i> | — | — | + (0.2) | — |
| <i>Tenuiphantes cristatus</i> | — | + (0.4) | — | + (0.4) |
| <i>Tenuiphantes nigriventris</i> | 1 ± 2 (1.0) | + (0.4) | 5 ± 5 (4) | 1 ± 2 (2.0) |
| <i>Tenuiphantes tenebricola</i> | 5 ± 6 (3.5) | 1 ± 2 (1.6) | 4 ± 4 (3.3) | 2 ± 2 (3.6) |
| <i>Tetragnatha pinicola</i> | — | — | — | + (0.4) |
| <i>Tibioplus diversus</i> | + (0.3) | + (0.4) | + (0.3) | 1 ± 2 (1.6) |
| <i>Trochosa ruricola</i> | — | + (0.4) | — | — |
| <i>Trochosa spinipalpis</i> | — | 1 ± 2 (0.8) | — | + (0.4) |
| <i>Trochosa terricola</i> | + (0.3) | 2 ± 4 (2.4) | — | 2 ± 2 (3.6) |
| <i>Walckenaeria alticeps</i> | — | — | — | 1 ± 2 (1.2) |
| <i>Walckenaeria antica</i> | — | 1 ± 2 (0.8) | — | 1 ± 2 (2.4) |
| <i>Walckenaeria atrotibialis</i> | + (0.3) | — | — | + (0.4) |
| <i>Walckenaeria cucullata</i> | — | — | — | + (0.8) |
| <i>Walckenaeria lepida</i> | — | — | — | + (0.4) |
| <i>Walckenaeria obtusa</i> | 1 ± 3 (0.8) | — | 0 ± 1 (0.3) | — |
| <i>Xerolycosa nemoralis</i> | — | 1 ± 3 (1.2) | — | — |
| <i>Xysticus audax</i> | + (0.3) | — | — | — |

Таблица 4. Окончание.

| Вид | Год и участок | | | |
|--------------------------------------|------------------|-----------------|-----------------|----------------|
| | 2005 г. | | 2018 г. | |
| | фоновый | импактный | фоновый | импактный |
| <i>Xysticus cristatus</i> | + (0.3) | — | 1 ± 1 (0.5) | 1 ± 2 (2.0) |
| <i>Xysticus luctuosus</i> | — | + (0.4) | — | — |
| <i>Zelotes subterraneus</i> | — | 3 ± 4 (4.0) | — | + (0.4) |
| <i>Zora spinimana</i> | + (0.3) | + (0.4) | — | — |
| Carabidae | | | | |
| <i>Доминантный комплекс</i> | | | | |
| <i>Trechus secalis</i> | 490 ± 124 (57.8) | 71 ± 32 (22.3) | 190 ± 53 (53.6) | 33 ± 13 (19.6) |
| <i>Pterostichus oblongopunctatus</i> | 119 ± 37 (14.1) | 152 ± 50 (47.9) | 24 ± 15 (6.7) | 89 ± 23 (53.4) |
| <i>Pterostichus urengaiicus</i> | 125 ± 40 (14.8) | — | 21 ± 8 (6.0) | — |
| <i>Amara brunnea</i> | 4 ± 7 (0.5) | 54 ± 19 (17.2) | — | 11 ± 15 (6.4) |
| <i>Pterostichus niger</i> | 6 ± 6 (0.7) | — | 36 ± 14 (10.2) | — |
| <i>Cyclus caraboides</i> | 4 ± 6 (0.5) | — | 33 ± 7 (9.4) | — |
| <i>Calathus micropterus</i> | 17 ± 12 (2.0) | 14 ± 8 (4.5) | 6 ± 7 (1.6) | 27 ± 7 (16.4) |
| <i>Прочие виды</i> | | | | |
| <i>Agonum fuliginosum</i> | 1 ± 2 (0.1) | 1 ± 2 (0.4) | + (0.1) | 3 ± 2 (2) |
| <i>Agonum gracilipes</i> | — | 1 ± 2 (0.2) | — | — |
| <i>Amara ovata</i> | — | 1 ± 2 (0.2) | — | — |
| <i>Badister lacertosus</i> | 6 ± 8 (0.7) | — | 1 ± 1 (0.2) | — |
| <i>Bembidion guttula</i> | — | 1 ± 2 (0.4) | — | — |
| <i>Bembidion mannerheimi</i> | — | 3 ± 5 (0.9) | — | — |
| <i>Carabus aeruginosus</i> | — | — | + (0.1) | — |
| <i>Carabus glabratus</i> | 3 ± 5 (0.4) | — | 3 ± 2 (0.8) | — |
| <i>Carabus granulatus</i> | — | — | + (0.1) | — |
| <i>Carabus schoenherri</i> | 14 ± 9 (1.6) | — | 4 ± 4 (1.3) | — |
| <i>Harpalus laevipes</i> | — | 1 ± 2 (0.2) | — | — |
| <i>Leistus terminatus</i> | 3 ± 4 (0.3) | — | 1 ± 2 (0.3) | — |
| <i>Loricera pilicornis</i> | 1 ± 2 (0.2) | — | 10 ± 8 (2.8) | — |
| <i>Notiophilus biguttatus</i> | 14 ± 10 (1.6) | 3 ± 5 (1.1) | 5 ± 4 (1.5) | + (0.2) |
| <i>Notiophilus palustris</i> | — | 3 ± 4 (1.1) | — | 1 ± 3 (0.7) |
| <i>Notiophilus reitteri</i> | 8 ± 7 (1.0) | — | 4 ± 3 (1.3) | — |
| <i>Platynus assimile</i> | — | — | 0 ± 1 (0.1) | — |
| <i>Platynus mannerheimi</i> | 1 ± 2 (0.1) | — | — | — |
| <i>Poecilus versicolor</i> | — | 3 ± 4 (0.9) | — | — |
| <i>Pterostichus aethiops</i> | 24 ± 19 (2.9) | — | 5 ± 3 (1.5) | — |
| <i>Pterostichus diligens</i> | 1 ± 2 (0.1) | 5 ± 5 (1.5) | — | 1 ± 1 (0.5) |
| <i>Pterostichus melanarius</i> | — | — | 4 ± 4 (1.0) | — |
| <i>Pterostichus quadrifoveolatus</i> | — | 1 ± 2 (0.2) | — | 1 ± 1 (0.5) |
| <i>Pterostichus strenuus</i> | 3 ± 7 (0.4) | 3 ± 5 (1.1) | 4 ± 5 (1.3) | + (0.2) |
| <i>Synuchus vivalis</i> | 3 ± 3 (0.3) | — | — | — |

Примечание. Прочерк означает отсутствие вида, знак «+» — единичные находки, не позволяющие надежно оценить плотность.

мелких видов (ранее был отрицательный эффект) и крупных видов (ранее был положительный эффект), а на загрязненной территории стало ниже обилие гигрофилов (см. рис. 1).

Отдельно стоит оговорить обилие падальщиков-охотников (т.е. сенокосцев). До снижения выбросов на импактном участке была поймана лишь одна особь (отрицательный эффект, см. рис. 1). После снижения эффект остался отрицательным, однако было обнаружено уже 25 особей, среди которых отмечены неполовозрелые.

Экологические профили фонового и импактного участков существенно различались в оба года (рис. 3). До снижения выбросов доля бродячих охотников-тенетников, падальщиков-охотников и средних видов была больше на фоновом участке, а крупных и бродячих охотников – на загрязненном. После снижения выбросов на загрязненном участке уменьшились доли эпигеобионтов (стала меньше, чем на фоновом) и крупных видов (стала сопоставимой с таковой на фоновом в 2005 г.). На загрязненном участке в 2018 г. основу населения стали составлять тенетники; доля охотников снизилась, но все равно осталась выше, чем на фоновом

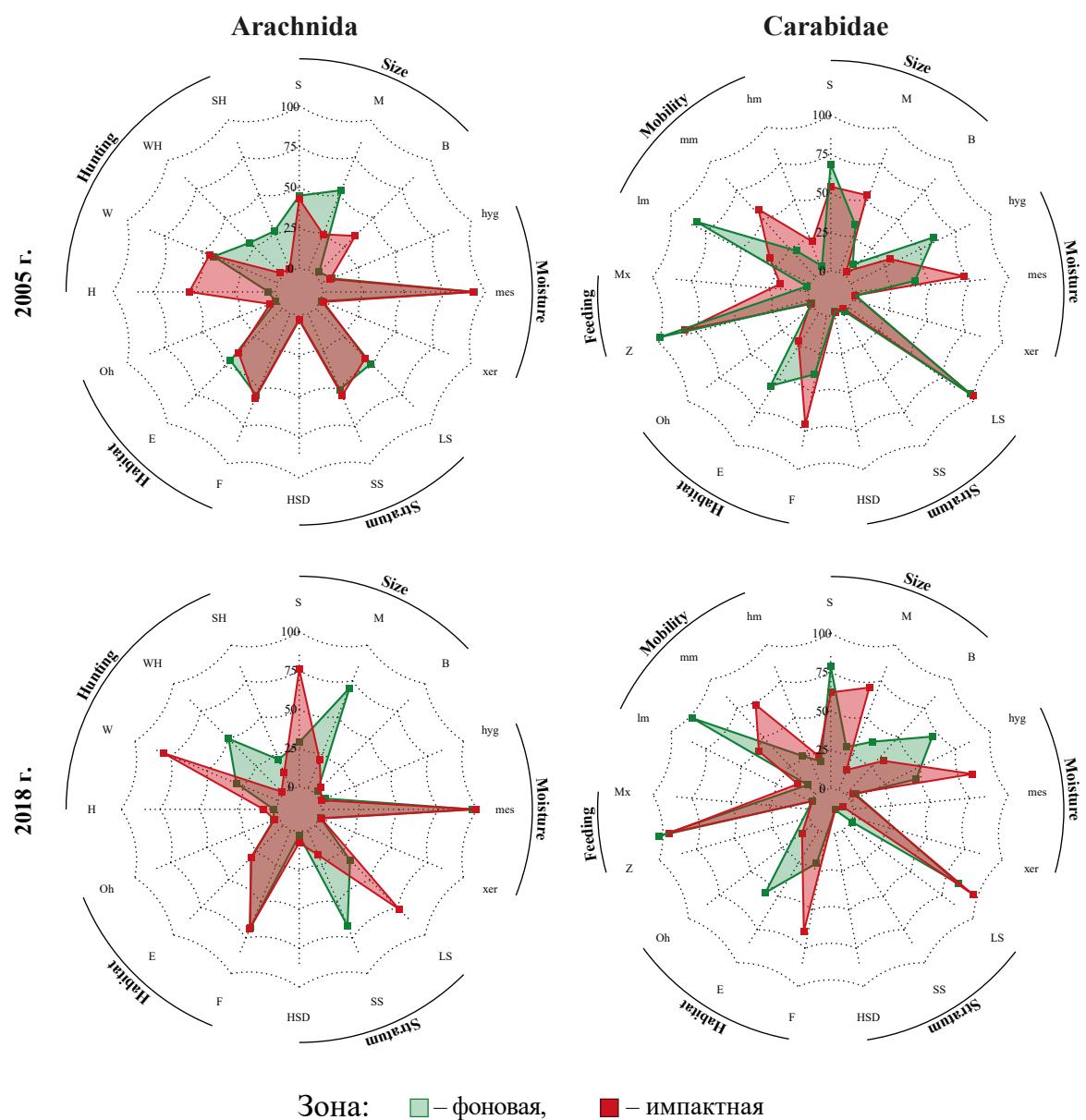


Рис. 3. Экологические профили (доли групп, %) комплексов паукообразных (Arachnida) и жужелиц (Carabidae) сравниваемых участков и периодов. Обозначения свойств и экологических групп указаны в табл. 1.

участке. Также увеличились доли стратобионтов и мелких видов.

Жужелицы

Всего за два года обнаружены 32 вида, из них 24 – на фоновом участке и 16 – на импактном. Как и у паукообразных, обилие жужелиц вблизи завода было меньше (в 2.1–2.6 раза) в эти годы (см. рис. 1 и табл. 2). До снижения выбросов наблюдаемое и интерполированное видовое богатство было статистически значимо ниже на импактном участке по сравнению с фоновым, в 2018 г. различия между участками усилились.

Структура таксоцена существенно различалась между участками в оба года (см. рис. 2). На фоновом участке дистанция между годами была значительно больше для ординации по абсолютному обилию по сравнению с ординацией по долям видов (см. табл. 3). При использовании долей межгодовая вариабельность структуры таксоцена больше на импактном участке, но при ординации по абсолютным значениям вариабельность участков сопоставима (см. рис. 2). Основу доминантного комплекса на обоих участках составляли два вида – *Trechus secalis* и *Pterostichus oblongopunctatus* (см. табл. 4), однако первый преобладал на фоновом участке, а второй – на импактном.

Как и у паукообразных, в период высоких выбросов обилие многих экологических групп жужелиц было меньше на импактном участке по сравнению с фоновым. Это касалось всех групп, выделенных по размеру (мелкие, средние, крупные), ярусным (стратобионты и эпигеобионты) и биотическим (лесные и эвритопные) предпочтениям, по отношению к влажности (мезофилы и гигрофилы) (см. рис. 1). Также отрицательный эффект отмечен для зоофагов и бескрылых видов. Обилие видов с умеренной мобильностью не различалось между участками, а миксофитофагов и высокомобильных видов было выше на импактном участке.

После сокращения выбросов негативное влияние загрязнения по-прежнему сохранялось для большинства экологических групп. Однако некоторые отрицательные эффекты исчезли (для мезофилов и лесных видов) или даже стали положительными (для маломобильных и средних видов). Обилие высокомобильных видов на импактном участке, напротив, снизилось до фонового уровня (см. рис. 1).

Экологические профили таксоцена различались между участками (см. рис. 3). В 2005 г. на фоновом

участке преобладали эвритопные, гигрофильные, бескрылые, мелкие виды и присутствовали крупные. Доли эпигеобионтов и стратобионтов были сопоставимы между участками. Зоофаги составляли основу таксоцена на обоих участках, но на фоновом их доля была выше. На импактном участке была больше доля лесных, умеренно и высокомобильных, мезофильных и средних видов; крупные виды отсутствовали.

Экологические профили мало различались между годами на обоих участках. Межгодовые различия касались групп, выделенных по размеру, мобильности и ярусу обитания. Так, на фоновом участке доля видов с крупными особями и стратобионтов несколько увеличилась в 2018 г. по сравнению с 2005 г., а доля видов с особями средних размеров и эпигеобионтов, напротив, уменьшилась (см. рис. 3), что усилило различия между участками. На импактном участке заметно некоторое уменьшение доли высокомобильных видов и миксофитофагов, что, напротив, сгладило различия между участками.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Обилие и разнообразие

В противоположность ожидаемому не было выявлено существенного увеличения обилия паукообразных и жужелиц вблизи СУМЗа после сокращения его выбросов: в оба года динамическая плотность на импактном участке была ниже, чем на фоновом. Негативное влияние загрязнения на рассматриваемые группы было неоднократно описано для других загрязненных территорий. Так, в субарктических сосновых лесах в районе г. Печенганикель и еловых лесах в районе г. Мончегорска (Кольский п-ов) динамическая плотность пауков вблизи металлургических заводов была в 6–10 раз ниже, чем на контрольных участках [66, 67]. Аналогичное снижение плотности жужелиц на загрязненных участках по сравнению с фоновыми отмечено вблизи металлургических заводов в окрестностях г. Олькуш (Польша) [68] и г. Тула [69].

Важно подчеркнуть, что снижение динамической плотности паукообразных и жужелиц в 2018 г. по сравнению с 2005 г. было отмечено не только на импактном участке, но и на фоновом. Одной из причин наблюдаемого эффекта могла быть более холодная погода в период учетов и, как следствие, снижение двигательной активности членистоногих [10], что и сказалось на их попадании в ловушки. Во время учетов в мае среднесуточные температуры в 2018 г. были ниже на 6.8 °C по сравнению с 2005 г., в августе – на 2.1 °C.

К сожалению, ограничение метода почвенных ловушек, оценивающего динамическую, а не собственно плотность членистоногих, не позволяет устраниТЬ влияние погодного фактора при анализе восстановления таксоценов.

Также не было выявлено увеличения разнообразия паукообразных и жужелиц вблизи СУМЗа после сокращения выбросов. Отмеченные нами различия между фоновым и импактным участками совпадают с выводами предыдущих исследований этих групп в районе СУМЗа [41–44, 70]. Видовое богатство пауков не различалось между участками в оба года, а число видов жужелиц на импактном участке не только не увеличилось, а даже уменьшилось после сокращения выбросов, тогда как на фоновом участке этот показатель остался без изменений. В окрестностях заводов цветной металлургии и для паукообразных (Санто Амаро, Бразилия) [3], и для жужелиц (Садбери, Канада) [2] не было выявлено признаков восстановления комплексов в течение нескольких десятилетий после прекращения (существенного сокращения) промышленных выбросов: обилие и разнообразие этих групп оставались значительно ниже на загрязненных территориях. Единственное свидетельство посттехногенного увеличения обилия и видового богатства жужелиц получено для района воздействия выбросов завода по производству фосфорных удобрений (Штойдниц, Германия) [5, 6]. Однако длительность удержания в почвах эмитируемых этим предприятием поллютантов несопоставимо мала по сравнению с металлами, поступающими от выбросов металлургических заводов.

Структура таксоцена паукообразных

В отличие от динамической плотности и видового богатства изменения в структуре таксоцена паукообразных можно трактовать как признаки восстановления. В определенной степени это имеет отношение к уменьшению дистанции между импактным и фоновым участками во втором периоде по сравнению с первым (см. табл. 3), что с осторожностью можно интерпретировать как некоторое нивелирование различий между ними. Однако более показательна динамика обилия индикаторных групп.

В первую очередь это касается четко выраженной смены видов в составе доминантов, в частности «линифицизацию» комплекса – замещение видами семейства *Linyphiidae* видов семейства *Lycosidae*. Ранее для района СУМЗа было установлено, что с увеличением загрязнения возрастает доля охот-

ников семейств *Lycosidae* и *Gnaphosidae* [43, 45]. Доминирование сем. *Lycosidae* на сильно загрязненной территории отмечено и в окрестностях медно-никелевого комбината в г. Харьковалте [71], тогда как преобладание сем. *Linyphiidae* рассматривают как индикатор ненарушенности территории [72].

Представители семейств *Lycosidae* и *Gnaphosidae* предпочитают открытые местообитания: их долевое участие в биотопах с луговой растительностью значительно выше, чем в лесных биотопах [54, 55]. Именно изменением растительности ранее объясняли специфичную структуру комплекса паукообразных на загрязненных участках [45, 71]. Вызванное загрязнением угнетение древесного и травяно-кустарничкового ярусов нейтрально или даже благоприятно для пауков-охотников, но негативно влияет на тенетников, зачастую строящих свои ловчие сети среди растительности.

Теоретически причиной описанной «линификации» могло бы быть восстановление растительного покрова после сокращения выбросов. Однако по состоянию на 2013 г. лесная растительность в зоне сильного загрязнения СУМЗа оставалась в угнетенном состоянии, что связано с сохранением высокой токсичности почвы и значительной мощности лесной подстилки, а также отсутствием достаточного количества диаспор [27–29]. Наши измерения проективного покрытия травянисто-кустарничкового яруса и крон древостоя также свидетельствуют об отсутствии восстановления (см. раздел «Материал и методы»). Учитывая это, остается открытым вопрос о механизмах обсуждаемых изменений в соотношении функциональных и таксономических групп паукообразных.

Помимо «линификации», заслуживают внимания и другие признаки восстановления. К ним можно отнести появление на импактном участке в 2018 г. паука *C. clarus*, ранее встречавшегося только на незагрязненных территориях (неопубликованные данные М.П. Золотарева). Кроме того, важно высокое обилие вблизи завода в 2018 г. сенокосца *L. ephippiatus* – типично фонового вида, а также десятикратное увеличение на импактном участке обилия сенокосцев в целом, причем последнее касается не только взрослых, но и ювенильных особей (см. табл. 2).

Подробное обсуждение причин различий в реакции пауков и сенокосцев на загрязнение выходит за рамки нашей работы. Отметим, что они могут быть связаны с особенностями биологии этих групп. В отличие от пауков у сенокосцев пищеварение

не полностью внешнее [73], поэтому вместе с пищей они могут поглощать содержащие потенциально токсичные металлы частицы почвы. Кроме того, сенокосцы делают кладки непосредственно в почву и подстилку [73], где яйца менее защищены от действия неблагоприятных факторов (например, иссушения) по сравнению с кладками пауков, которые окружены коконом и не соприкасаются с субстратом даже у оседлых видов. Увеличение обилия сенокосцев на импактном участке может свидетельствовать об улучшении для них условий обитания.

Структура таксоцена жужелиц

В отличие от паукообразных для комплекса жужелиц отсутствуют признаки восстановления не только по интегральным параметрам (общее обилие и разнообразие), но и по структурным. О сглаживании различий речь не идет: дистанция между комплексами фонового и импактного участков не только не уменьшилась к 2018 г. по сравнению с 2005 г., но даже увеличилась (см. табл. 3).

Ранее в литературе был описан феномен увеличения среднего для сообщества размера хищных жужелиц в ходе посттехногенной сукцессии [6]. По аналогии с этим можно было ожидать появления крупных видов на импактном участке после сокращения выбросов, тем более с учетом восстановления почвенной макрофауны, в частности продвижения ближе к СУМ3 дождевых червей [31, 39, 40], составляющих существенную долю в рационе крупных жужелиц [74]. Однако мы не обнаружили предполагаемых изменений в размерной структуре на импактном участке. Более того, различия между участками в обилии крупных жужелиц даже усилились из-за его увеличения на фоновом участке в 2018 г.

Возможно, отсутствие крупных жужелиц на импактном участке связано не только с недостаточным обилием жертв, но и с их малой доступностью. Черви могут обитать здесь в гниющих стволах валежных деревьев и под ними, причем в основном в пойменных биотопах [32]. Обилие других беспозвоночных, которые могут быть пищевыми объектами крупных жужелиц, здесь по-прежнему значительно ниже, чем на фоновом участке [31, 75].

После сокращения выбросов таксоцен жужелиц на импактном участке сохранил выявленные ранее черты, типичные для загрязненных территорий. Помимо указанного выше практически полного отсутствия видов с крупными особями [44], к ним можно отнести сниженное обилие зоофагов и соответственно повышенное обилие миксофитофагов [41, 42]. Хотя можно отметить некоторые положительные тенденции в изменении соотношения функциональных групп жужелиц на импактном участке в 2018 г. по сравнению с 2005 г. (уменьшение доли миксофитофагов и высокомобильных видов), их масштаб несопоставимо мал по сравнению с перестройками в комплексе паукообразных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Увеличения обилия паукообразных и жужелиц вблизи Среднеуральского медеплавильного завода через 8 лет после почти полного прекращения его выбросов не обнаружено. В 2018 г. отмечено снижение динамической плотности рассматриваемых групп по сравнению с 2005 г., причем параллельно на обоих участках – импактном и фоновом. Исходя из такого параллелизма можно заключить, что снижение обусловили низкие температуры 2018 г. К сожалению, непреодолимые ограничения метода почвенных ловушек, совокупно оценивающего численность членистоногих и их подвижность, напрямую зависящую от температуры, требуют значительного большего времени наблюдений, чтобы можно было отличить восстановление обилия от обусловленных погодой флуктуаций. Это заставляет осторожно относиться к использованию динамической плотности при анализе восстановительных процессов в комплексах герпетобионтов. Более информативны структурные показатели – изменение соотношения экологических групп и появление ранее исчезнувших индикаторных таксонов. Оказалось, что выводы о восстановлении структуры комплексов различались для двух рассмотренных групп.

Таксоцен жужелиц импактного участка сохранил черты, характерные для загрязненных территорий, – сниженное обилие зоофагов и отсутствие видов с крупными особями, а соотношение экологических групп мало различалось между периодом высоких и сниженных выбросов. Поэтому можно заключить, что для комплекса жужелиц признаки посттехногенного восстановления пока не выражены. Этот вывод согласуется с отсутствием существенного улучшения состояния древесного и травяно-кустарничкового ярусов вблизи завода.

В противоположность жужелицам структура комплекса паукообразных импактного участка претерпела сильные изменения после снижения выбросов. Часть из них – «линифицизацию», повышение обилия сенокосцев, появление видов, ранее характерных только для незагрязненных территорий, – можно трактовать как начало восста-

новительных процессов. Об этом же свидетельствует и некоторое сглаживание различий в структуре комплекса между импактным и фоновым участками во втором периоде по сравнению с первым. Дальнейшее продолжение мониторинга может подтвердить или опровергнуть справедливость такой интерпретации.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны двум анонимным рецензентам за конструктивные замечания к первоначальному варианту статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Анализ данных и подготовка статьи выполнены в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (проект № 122021000076-9).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Сбор и анализ беспозвоночных выполнен с одобрения Комиссии по биоэтике Института экологии растений и животных УрО РАН (протокол № 13 от 1 ноября 2022 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Приложение доступно по адресу:

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Воробейчик Е.Л.* Естественное восстановление наземных экосистем после прекращения промышленного загрязнения. 1. Обзор современного состояния исследований // Экология. 2022. № 1. С. 3–41. <https://doi.org/10.31857/S0367059722010115>
2. *Babin-Fenske J., Anand M.* Terrestrial insect communities and the restoration of an industrially perturbed landscape: Assessing success and surrogacy // Restoration Ecology. 2010. V. 18. № s1. P. 73–84. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2010.00665.x>
3. *Niemeyer J.C., Nogueira M.A., Carvalho G.M. et al.* Functional and structural parameters to assess the ecological status of a metal contaminated area in the tropics // Ecotoxicology and Environmental Safety. 2012. V. 86. P. 188–197. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2012.09.013>
4. *Perner J., Voigt W., Bährmann R. et al.* Responses of arthropods to plant diversity: changes after pollution cessation // Ecography. 2003. V. 26. № 6. P. 788–800. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2003.03549.x>
5. *Braun S.D., Jones T.H., Perner J.* Shifting average body size during regeneration after pollution – a case study using ground beetle assemblages // Ecological Entomology. 2004. V. 29. № 5. P. 543–554. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2004.00643.x>
6. *Lövei G.L., Magura T.* Body size changes in ground beetle assemblages – a reanalysis of Braun et al. (2004)'s data // Ecological Entomology. 2006. V. 31. № 5. P. 411–414. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2006.00794.x>
7. *Lavelle P., Decaëns T., Aubert M. et al.* Soil invertebrates and ecosystem services // European Journal of Soil Biology. 2006. V. 42. P. S3–S15. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.10.002>
8. *Niemelä J., Haila Y., Halme E. et al.* Small-scale heterogeneity in the spatial distribution of carabid beetles in the southern Finnish taiga // Journal of Biogeography. 1992. V. 19. P. 173–181. <https://doi.org/10.2307/2845503>
9. *Koivula M., Punttila P., Haila Y., Niemelä J.* Leaf litter and the small-scale distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in the boreal forest // Ecography. 1999. V. 22. № 4. P. 424–435.
10. *Magura T., Tóthmérész B., Molnár T.* Changes in carabid beetle assemblages along an urbanisation gradient in the city of Debrecen, Hungary // Landscape Ecol. 2004. V. 19. № 7. P. 747–759.
11. *Paoletti M.G., Bressan M., Edwards C.A.* Soil invertebrates as bioindicators of human disturbance // Critical Reviews in Plant Sciences. 1996. V. 15. № 1. P. 21–62. <https://doi.org/10.1080/07352689609701935>
12. *Afgin S.S., Luff M.L.* Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators of human impact // Munis Entomol. Zool. 2010. V. 5. № 1. P. 209–215.
13. *Koivula M.J.* Useful model organisms, indicators, or both? Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) reflecting environmental conditions // Zookeys. 2011. № 100. P. 287–317. <https://doi.org/10.3897/zookeys.100.1533>
14. *Zmudzki S., Laskowski R.* Biodiversity and structure of spider communities along a metal pollution gradient // Ecotoxicology. 2012. V. 21. P. 1523–1532. <https://doi.org/10.1007/s10646-012-0906-3>
15. *Yang H., Peng Y., Tian J. et al.* Spiders as excellent experimental models for investigation of heavy metal impacts on the environment: A review // Environmental Earth Sciences. 2016. V. 75. № 13. Art. 1059. <https://doi.org/10.1007/s12665-016-5828-6>
16. *Migliorini M., Pigino G., Bianchi N. et al.* The effects of heavy metal contamination on the soil arthropod community of a shooting range // Environmental

- Pollution. 2004. V. 129. № 2. P. 331–340. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2003.09.025>
17. *Walsh P.J., Day K.R., Leather S.R., Smith A.* The influence of soil type and pine species on the carabid community of a plantation forest with a history of pine beauty moth infestation // *Forestry*. 1993. V. 66. № 2. P. 135–146. <https://doi.org/10.1093/forestry/66.2.135>
18. *Antvogel H., Bonn A.* Environmental parameters and microspatial distribution of insects: a case study of carabids in an alluvial forest // *Ecography*. 2001. V. 24. № 4. P. 470–482. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2001.tb00482.x>
19. *Magura T., Lövei G.L., Tóthmérész B.* Time-consistent rearrangement of carabid beetle assemblages by an urbanisation gradient in Hungary // *Acta Oecologica*. 2008. V. 34. № 2. P. 233–243. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2008.05.010>
20. *Ziesche T.M., Roth M.* Influence of environmental parameters on small-scale distribution of soil-dwelling spiders in forests: What makes the difference, tree species or microhabitat? // *For. Ecol. Manage.* 2008. V. 255. № 3. P. 738–752. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.060>
21. *Entling W., Schmidt M.H., Bacher S. et al.* Niche properties of Central European spiders: shading, moisture and the evolution of the habitat niche // *Global Ecol. Biogeogr.* 2007. V. 16. № 4. P. 440–448. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00305.x>
22. *Ribera I., Dolédec S., Downie I.S., Foster G.N.* Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages // *Ecology*. 2001. V. 82. № 4. P. 1112–1129. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1112:EO LDAS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1112:EO LDAS]2.0.CO;2)
23. *Gobbi M., Fontaneto D.* Biodiversity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in different habitats of the Italian Po lowland // *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 2008. V. 127. № 3-4. P. 273–276. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.04.011>
24. *Pizzolotto R.* Characterization of different habitats on the basis of the species traits and eco-field approach // *Acta Oecologica*. 2009. V. 35. № 1. P. 142–148. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2008.09.004>
25. *Gallé R., Elek M., Gallé-Szpisiak N.* The effects of habitat parameters and forest age on the ground dwelling spiders of lowland poplar forests (Hungary) // *J. Insect Conserv.* 2014. V. 18. P. 791–799. <https://doi.org/10.1007/s10841-014-9686-9>
26. *Бельская Е.А., Колесникова А.А.* Видовой состав и экологические характеристики стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) южной тайги Среднего Урала // *Энтомол. обозр.* 2011. Т. 90. № 1. С. 123–137.
27. *Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю.* Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период сокращения объемов его выбросов // *Почвоведение*. 2017. № 8. С. 1009–1024. <https://doi.org/10.7868/S0032180X17080135>
28. *Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е.* Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // *Экология*. 2014. № 6. С. 448–458. <https://doi.org/10.7868/S0367059714060158>
29. *Трубина М.Р.* Уязвимость видов травяно-кустарникового яруса к загрязнению выбросами медеплавильного завода: роль различий в способе распространения диаспор // *Экология*. 2020. № 2. С. 90–100. <https://doi.org/10.31857/S0367059720020122>
30. *Нестерков А.В., Гребенников М.Е.* Сообщества моллюсков лугового травостоя в условиях снижения выбросов медеплавильного производства // *Экология*. 2020. № 6. С. 471–480. <https://doi.org/10.31857/S0367059720060062>
31. *Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Гребенников М.Е.* Начальные этапы восстановления сообществ почвенной мезофауны после сокращения выбросов медеплавильного завода // *Экология*. 2019. № 2. С. 133–148. <https://doi.org/10.1134/S0367059719020112>
32. *Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Нестеркова Д.В., Гребенников М.Е.* Крупные древесные остатки как микростации обитания почвенной мезофауны на загрязненных территориях // *Изв. Российской академии наук. Серия биологическая*. 2020. № 1. С. 85–95. <https://doi.org/10.31857/S0002332920010178>
33. *Мухачева С.В.* Многолетняя динамика сообществ мелких млекопитающих в период снижения выбросов медеплавильного завода. 1. Состав, обилие и разнообразие // *Экология*. 2021. № 1. С. 66–76. <https://doi.org/10.31857/S0367059721010108>
34. *Михайлова И.Н.* Динамика границ распространения эпифитных макролишайников после снижения выбросов медеплавильного завода // *Экология*. 2022. № 5. С. 321–333. <https://doi.org/10.31857/S0367059722050080>
35. *Бельская Е.А.* Динамика трофической активности филлофагов бересклета в период снижения атмосферных выбросов медеплавильного завода // *Экология*. 2018. № 1. С. 74–80. <https://doi.org/10.7868/S0367059718010092>
36. *Бельский Е.А., Ляхов А.Г.* Динамика населения птиц-дуплогнездников в условиях сокращения промышленных выбросов (на примере Среднеуральского медеплавильного завода) // *Экология*. 2021. № 4. С. 278–288. <https://doi.org/10.31857/S0367059721040041>
37. *Воробейчик Е.Л., Нестеркова Д.В.* Техногенная граница распространения крота в районе воздействия медеплавильного завода: смещение в период сокращения выбросов // *Экология*. 2015.

- № 4. С. 308–312.
<https://doi.org/10.7868/S0367059715040162>
38. Нестерков А.В. Признаки восстановления сообществ беспозвоночных травостоя после снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2022. № 6. С. 468–478.
<https://doi.org/10.31857/S0367059722060130>
39. Korkina I.N., Vorobeichik E.L. Non-typical degraded and regraded humus forms in metal-contaminated areas, or there and back again // Geoderma. 2021. V. 404. Art. 115390.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.115390>
40. Vorobeichik E.L., Korkina I.N. A bizarre layer cake: Why soil animals recolonizing polluted areas shape atypical humus forms // Sci. Total Environ. 2023. V. 904. Art. 166810.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.166810>
41. Ермаков А.И. Изменение структуры населения жужелиц лесных экосистем под действием токсической нагрузки // Экология. 2004. № 6. С. 450–455.
42. Бельская Е.А., Зиновьев Е.В. Структура комплексов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в природных и техногенно-нарушенных лесных экосистемах на юго-западе Свердловской области // Сибирский экол. журн. 2007. № 4. С. 533–543.
43. Золотарев М.П. Изменение таксономической структуры населения паукообразных-герпетобионтов в градиенте загрязнения от выбросов медеплавильного комбината // Экология. 2009. № 5. С. 378–382.
44. Бельская Е.А., Золотарев М.П. Изменение размерной структуры сообществ жужелиц при техногенной трансформации лесных экосистем // Экология. 2017. № 2. С. 107–115.
45. Золотарев М.П., Бельская Е.А. Влияние техногенных и природных факторов на обилие беспозвоночных герпетобионтов // Евразиатский энтомологич. журн. 2012. № 1. С. 19–28.
46. Davies G.M., Gray A. Don't let spurious accusations of pseudoreplication limit our ability to learn from natural experiments (and other messy kinds of ecological monitoring) // Ecology and Evolution. 2015. V. 5. № 22. P. 5295–5304.
<https://doi.org/10.1002/ece3.1782>
47. Smorkalov I.A., Vorobeichik E.L. Does long-term industrial pollution affect the fine and coarse root mass in forests? Preliminary investigation of two copper smelter contaminated areas // Water, Air, Soil Pollut. 2022. V. 233. № 2. Art. 55.
<https://doi.org/10.1007/s11270-022-05512-0>
48. Belskaya E., Gilev A., Belskii E. Ant (Hymenoptera, Formicidae) diversity along a pollution gradient near the Middle Ural Copper Smelter, Russia // Environ. Sci. Pollut. Res. 2017. V. 24. № 11. P. 10768–10777.
<https://doi.org/10.1007/s11356-017-8736-8>
49. Farzalieva G.S., Esyunin S.L. The harvestman fauna of the Urals, Russia, with a key to the Ural species (Arachnida: Opiliones) // Arthropoda Selecta. 2000. V. 8. P. 183–199.
50. Крыжановский О.Л. Сем. Carabidae – Жужелицы // Определитель насекомых европейской части СССР. Т.2. М.; Л.: Наука, 1965. С. 29–77.
51. de Jong Y., Verbeek M., Michelsen V. et al. Fauna Europaea – all European animal species on the web // Biodiversity data journal. 2014. № 2. Art. e4034.
<https://doi.org/10.3897/BDJ.2.e4034>
52. Kryzhanovskij O.L., Belousov I.A., Kabak I.I. et al. A checklist of the ground-beetles of Russia and adjacent lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae). Sofia–Moscow: Pensoft publishers, 1995. 271 p.
53. Ухова Н.Л., Есюнин С.Л. Пауки природного парка «Кондинские озера» // Вестник экологии и ландшафтования. 2009. № 9. С. 63–76.
54. Есюнин С.Л. Анnotated список пауков Республики Башкортостан // Материалы по флоре и фауне Республики Башкортостан. 2015. № 9. С. 3–91.
55. Sozontov A.N., Esyunin S.L. Spiders of the Udmurt Republic: fauna, ecology, phenology and distribution. Moscow: KMK Scientific Press, 2022. 285 p.
56. Воронин А.Г. Fauna и комплексы жужелиц (Coleoptera, Trachypachidae, Carabidae) лесной зоны Среднего Урала (эколого-зоогеографический анализ). Пермь: Изд-во Пермского ун-та, 1999. 244 с.
57. Ribera I., McCracken D.I., Foster G.N. et al. Morphological diversity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in Scottish agricultural land // Journal of Zoology. 1999. V. 247. № 1. P. 1–18.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1999.tb00188.x>
58. Matalin A.V. Variations in flight ability with sex and age in ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of south-western Moldova // Pedobiologia. 2003. V. 47. № 4. P. 311–319.
<https://doi.org/10.1078/0031-4056-00195>
59. Homburg K., Homburg N., Schäfer F. et al. Carabids.org – a dynamic online database of ground beetle species traits (Coleoptera, Carabidae) // Insect Conservation and Diversity. 2014. V. 7. № 3. P. 195–205.
<https://doi.org/10.1111/icad.12045>
60. Hendrickx F., Maelfait J.P., Desender K. et al. Pervasive effects of dispersal limitation on within- and among-community species richness in agricultural landscapes // Global Ecology and Biogeography. 2009. V. 18. № 5. P. 607–616.
<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00473.x>
61. Chao A., Gotelli N.J., Hsieh T.C. et al. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies // Ecological Monographs. 2014. V. 84. № 1. P. 45–67.
<https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
62. Hsieh T.C., Ma K.H., Chao A. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers) // Methods in Ecology and Evolution. 2016. V. 7. № 12. P. 1451–1456.

- <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
63. *Paradis E., Schliep K.* ape 5.0: An environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R // *Bioinformatics*. 2019. V. 35. P. 526–528. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>
64. *Anderson M.J.* A new method for non-parametric multivariate analysis of variance // *Austral Ecology*. 2001. V. 26. № 1. P. 32–46. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2001.01070.x>
65. *Pustejovsky J.E.* Using response ratios for meta-analyzing single-case designs with behavioral outcomes // *Journal of School Psychology*. 2018. V. 68. P. 99–112. <https://doi.org/10.1016/j.jsp.2018.02.003>
66. *Koponen S., Koneva G.G.* Spiders along a pollution gradient (Araneae) // *Acta Zoologica Bulgarica*. 2005. Suppl. № 1. P. 131–136.
67. *Koponen S.* Ground-living spiders (Araneae) at polluted sites in the Subarctic // *Arachnologische Mitteilungen*. 2011. V. 40. P. 80–84. <https://doi.org/10.5431/aramit4009>
68. *Skalski T., Stone D., Kramarz P., Laskowski R.* Ground beetle community responses to heavy metal contamination // *Baltic Journal of Coleopterology*. 2010. V. 10. № 1. P. 1–12.
69. *Gongalsky K.B., Butovsky R.O.* The impact of a metallurgical plant on ground beetle (Coleoptera, Carabidae) communities // *Pollution-Induced Changes in Soil Invertebrate Food-Webs*. Amsterdam, 1999. P. 71–76.
70. *Золотарев М.П., Нестерков А.В.* Паукообразные (Aranei, Opiliones) лугов: реакция на загрязнение выбросами Среднеуральского медеплавильного завода // *Экология*. 2015. № 1. С. 48–56. <https://doi.org/10.7868/S036705971406016X>
71. *Koponen S., Niemela P.* Ground-living arthropods along pollution gradient in boreal pine forest // *Entomol. Fenn.* 1995. V. 6. № 2–3. P. 127–131. <https://doi.org/10.33338/ef.83849>
72. *Jung M.P., Kim S.T., Kim H., Lee J.H.* Species diversity and community structure of ground-dwelling spiders in unpolluted and moderately heavy metal-polluted habitats // *Water, Air, and Soil Pollution*. 2008. V. 195. P. 15–22. <https://doi.org/10.1007/s11270-008-9723-y>
73. *Hillyard P.D., Sankey J.H.P.* Harvestman: Synopses of the British Fauna. London: Linnean Society of London, 1989. 120 p.
74. *Грюнталь С.Ю., Сергеева Т.К.* Зависимость питания подстиlocных видов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) от состава и структуры почвенного населения в лесах Подмосковья // *Энтомологическое обозрение*. 1994. Т. 73. № 1. С. 44–56.
75. *Воробейчик Е.Л., Бергман И.Е.* Bait-lamina test в оценке загрязненных почв: выбор длительности экспонирования // *Экология*. 2020. № 5. С. 354–364. <https://doi.org/10.31857/S0367059720050133>

ASSEMBLAGES OF GROUND-DWELLING ARACHNIDS AND CARABIDS IN METAL-POLLUTED FORESTS: ARE THERE SIGNS OF RECOVERY AFTER EMISSION REDUCTIONS FROM THE MIDDLE URAL COPPER SMELTER?

E. A. Belskaya^a, A. N. Sozontov^a, M. P. Zolotarev^a, E. L. Vorobeichik^{a,*}

^a Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences,
Russia 620144 Yekaterinburg

* e-mail: ev@ipae.uran.ru

Abstract — Information on the natural recovery of ground-dwelling invertebrate communities following reductions in industrial pollution is fragmentary. Assemblages of epigaeic arachnids (spiders and harvestmen) and ground beetles in the southern taiga spruce-fir forests were analyzed in two areas — one background and the other polluted by long-term emissions from the Middle Ural Copper Smelter. Two periods were compared: relatively high emissions (2005) and almost ceased emissions starting from 2010 (2018). We tested the hypothesis that differences between the areas decreased by the second period compared to the first. We assessed total activity density, species richness, taxocene structure, and the abundance of groups identified based on ecological traits (body size, preferences for moisture level, stratum and habitat type, hunting strategy for arachnids, and mobility and feeding preferences for ground beetles). The hypothesis was not confirmed: differences between the areas persisted in total abundance, species richness, and taxocene structure. Some signs of recovery were observed in the arachnid assemblages: a shift towards “linifidization” (i.e., replacement of species from the family Lycosidae with species from the family Linyphiidae), an increase in harvestmen abundance, and the appearance of species previously recorded only in background forests. However, such signs were absent for ground beetles: taxocene features of contaminated areas remained intact, including an increased percentage of mixophytophages and the absence of species with large individuals.

Keywords: Aranei, Opiliones, Carabidae, herpetobiont arthropods, Middle Urals, southern taiga, industrial pollution, heavy metals, natural recovery, abundance, activity density, diversity, community structure, ecological traits of species