

На правах рукописи



Бельский Евгений Анатольевич

ЭКОЛОГИЯ ПТИЦ ИМПАКТНЫХ РЕГИОНОВ

03.00.16 – экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Екатеринбург – 2010

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук Институте экологии растений и животных Уральского отделения РАН

Научный консультант доктор биологических наук, профессор
Безель Виктор Сергеевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Рябицев Вадим Константинович

доктор биологических наук, профессор
Лебедева Наталья Викторовна

доктор биологических наук, профессор
Медведев Николай Владимирович

Ведущая организация Московский государственный университет
имени М.В. Ломоносова

Защита состоится 27 апреля 2010 г. в 10-00 часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН по адресу:

620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Факс: 8 (343) 260-82-56

E-mail: dissovet@ipae.uran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН

Автореферат разослан « » 2010 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Н.В. Золотарева

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы определяется прогрессирующим загрязнением биосферы с повсеместным возникновением техногенных геохимических аномалий в пределах ореолов рассеяния выбросов промышленных предприятий. Управление процессами, происходящими в биосфере на современном этапе, требует понимания закономерностей формирования и функционирования биосистем разного уровня организации, механизмов их адаптации и устойчивости к токсическим воздействиям. Неслучайно во второй половине 20-го века сформировалось и успешно развивается новое «междисциплинарное научное направление, связанное с изучением токсических эффектов действия химических веществ на живые организмы, ... входящие в состав экосистем» - экологическая токсикология (Соколов и др., 1988). Несмотря на большое количество работ, собранная информация по эффектам воздействия загрязнения на птиц распределена неравномерно с преобладанием публикаций по накоплению токсикантов в организме и биохимическим показателям. Количество исследований на организменном, популяционном и биоценотическом уровнях организации невелико. Вследствие этого остаются нерешенными вопросы о факторах, определяющих токсическую нагрузку, видовой специфике ответных реакций, механизмах поддержания видовых популяций и сообществ птиц на загрязненных территориях, роли естественных факторов в ответных реакциях и др.

Теоретической основой настоящей работы послужили представления об уровнях структурно-функциональной организации живого, сформулированные Н.В. Тимофеевым-Ресовским (Тимофеев-Ресовский и др., 1969), а также взгляды на импактные регионы как особые территориальные комплексы природных экосистем, подверженных воздействию источников промышленного загрязнения (Воробейчик, 2004). Исследования эффектов популяционного уровня выполнены в рамках популяционной экотоксикологии млекопитающих и птиц - нового научного направления, оформленного в трудах В.С. Безеля, Н.В. Лебедевой, Э.В. Ивантера и Н.В. Медведева (Безель, 1987, 2006; Безель и др., 1994; Лебедева, 1996, 1999; Ивантер, Медведев, 2007).

Цель работы - изучение эффектов токсического воздействия на птиц лесных экосистем на всех структурно-функциональных уровнях организации живого, а также изменения биогеохимической роли птиц на территории импактных регионов.

Задачи исследования: 1. Выявление закономерностей формирования токсической нагрузки у птиц на территории импактных регионов;

2. Изучение ответных реакций у птиц в природе на всех структурно-функциональных уровнях организации: от суборганизменного до биоценотического;

3. Оценка энергетических затрат локальных группировок на размножение при разных уровнях загрязнения;

4. Выявление механизмов устойчивости локальных группировок в условиях загрязнения;

5. Характеристика естественных факторов (погода, паразиты, структура популяции и др.), модифицирующих эффекты токсического воздействия на птиц;

6. Количественная характеристика процессов миграции тяжелых металлов в системе трофических уровней, включающей птиц.

Положения, выносимые на защиту:

1. Токсическая нагрузка, или поступление поллютантов в организм, различна у разных видов даже на участках их совместного обитания. Она определяется видовой спецификой рационов, изменениями кормовой базы в градиенте загрязнения и особенностями аккумуляции токсикантов пищевыми объектами.

2. На каждом уровне организации у птиц включаются механизмы, направленные на поддержание жизнедеятельности особей, популяций и сообществ в новых условиях. По мере повышения структурно-функционального уровня все большую роль в модификации ответа на токсическое воздействие приобретают естественные факторы.

3. Размножение птиц на импактных территориях сопровождается повышенными энергетическими затратами, что снижает вклад этих группировок в воспроизводство видовых популяций. Роль иммиграции в поддержании локальных группировок ряда видов наиболее велика в условиях сильного загрязнения.

4. Роль птиц в биогенных циклах химических элементов определяется трофическими связями, биомассой, интенсивностью воспроизводства и уровнем загрязнения среды. Химическое загрязнение способно модифицировать поведение тяжелых металлов в пищевой цепи.

Научная новизна: впервые для птиц в природных условиях рассмотрено поступление токсикантов в организм с разными видами корма. В комплексе рассмотрены экотоксикологические эффекты у птиц на разных структурно-функциональных уровнях организации. Выявлены механизмы адаптации и оценена стабильность популяций и населения птиц в условиях загрязнения. Полученные результаты имеют общебиологическое значение, поскольку вскрывают механизмы поддержания гомеостаза биосистем. Выделены основные факторы, влияющие на протекание физиологических процессов, характеристики потомства, формирование и структуру популяций и населения птиц на территории импактных регионов. Охарактеризована миграция тяжелых металлов в системе трофических уровней, включающей птиц, и оценены потоки этих элементов через локальные группировки модельного вида в гнездовой период.

Практическое значение. Результаты исследований имеют важное значение для разработки экологических нормативов, прогнозирования динамики популяций и сообществ животных на территории техногенных геохимических аномалий, а также работ по мониторингу состояния природных экосистем, в том числе для выбора стадий жизненного цикла, внутривидовых групп, видов как индикаторов воздействия. Результаты исследований могут быть использованы в ВУЗах в программах учебных дисциплин по экологии, экотоксикологии и охране природы.

Апробация работы. Основные положения и результаты диссертационной работы были представлены и обсуждались на следующих научных конференциях: Всероссийская конференция «Развитие идей академика С.С.Шварца в современной экологии» (Екатеринбург, 1999), международная конференция «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии» (Казань, 2001), региональная научно-практическая конференция «Роль полевых практик в подготовке специалистов-экологов» (Екатеринбург, 2001), «Геохимическая экология и биогеохимическое изучение таксонов биосферы», 4-я Российская биогеохимическая школа (Москва, 2003), VIII Всероссийский популяционный семинар «Популяции в пространстве и времени» (Нижний Новгород, 2005), IX Всероссийский популяционный семинар «Особь и популяция – стратегия жизни» (Уфа, 2006), IV международная конференция «Зооценоз-2007. Разнообразие и роль животных в экосистемах» (Днепропетровск, 2007), V международная научно-практическая конференция «Тяжелые металлы и радионуклиды в окружающей среде» (Казахстан, Семипалатинск, 2008), II Всероссийская научно-практическая конференция «Экологические системы: фундаментальные и прикладные исследования» (Нижний Тагил, 2008), Международная научная школа молодых ученых «Популяционные и эволюционные исследования в орнитологии» (Ростов-на-Дону, 2008).

Публикации. Опубликовано 57 работ, из них 51 работа по теме диссертации, в том числе 15 статей в изданиях, рекомендованных ВАК.

Личный вклад диссертанта. Представленная работа является обобщением многолетних (с 1989 г.) исследований автора. Автором определены задачи и методы исследований. Сбор полевого материала проведен лично автором либо при его непосредственном участии. Данные учетов беспозвоночных в кронах деревьев предоставлены Бельской Е.А. Анализы содержания металлов в биосубстратах выполнены квалифицированными специалистами. Анализ данных по нуклеотидной изменчивости и выживаемости мухоловки-пеструшки выполнен совместно с коллегами из Университета Турку (Финляндия). Обработка и анализ остальных данных выполнены лично.

Благодарности. Приношу глубокую благодарность моему научному консультанту, доктору биологических наук, профессору Виктору Сергеевичу Безе-

лю за всестороннюю поддержку на всех этапах работы, обсуждение материала и ценные советы. Благодарю коллектив лаборатории экотоксикологии популяций и сообществ ИЭРиЖ УрО РАН и ее заведующего д.б.н. Е.Л. Воробейчика за создание условий для работы и обсуждение результатов. Работа в окрестностях Ревды была начата совместно с Э.А. Поленцем. В сборе материала в поле мне помогали сотрудники ИЭРиЖ Бельская Е.А., Ляхов А.Г., Ракитина Л.В., Карфидова А.А., Ермаков А.И., студентки Магомедова О.А., Никитина А.Г. Геоботаническое описание пробных площадей выполнила Золотарева Н.В. Химические анализы провели Ахунова Э.А., Щепеткин А.В. и Степанова З.Л. Таксономическую принадлежность беспозвоночных – кормовых объектов птиц определила Бельская Е.А., виды паразитических мух – Ольшванг В.Н. Данные по метеостанции Ревда предоставлены Всероссийским научно-исследовательским институтом гидрометеорологической информации (г. Обнинск) и Свердловским центром по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (г. Екатеринбург). На разных этапах работа была поддержана РФФИ (гранты 99-05-64587, 04-04-96129, 07-04-00075, 08-04-91766-АФ) и программой поддержки научно-образовательных центров (контракт № 02.740.11.0279). Всем перечисленным коллегам и организациям я выражаю свою признательность.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 273 страницах, состоит из введения, 9 глав, заключения, выводов, списка литературы (392 наименования, в том числе 201 на иностранных языках), иллюстрирована 51 рисунком, содержит 75 таблиц.

Глава 1. ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЙ ПО ЭКОТОКСИКОЛОГИИ ПТИЦ

Эффекты токсического воздействия на природные экосистемы и отдельные их компоненты в последние десятилетия интенсивно изучаются (Безель, 1987, 2006; Биоиндикация загрязнений ..., 1988; Степанов, 1988; Воробейчик и др., 1994). Показано, что загрязнение оказывает на живые организмы как непосредственное, так и опосредованное воздействие. Первое заключается в прямом воздействии токсикантов на организм. Второе реализуется через трансформацию экосистем и связанные с этим изменения кормовой базы, микроклимата, межвидовых взаимоотношений, структуры популяций и др.

Птицы с успехом используются в биоиндикации загрязнения и в мониторинге состояния окружающей среды (Биоиндикация загрязнений ..., 1988, Лебедева, 1996, 1999; Ивантер, Медведев, 2007; Лебедева и др., 1999). Хорошо известна их способность накапливать тяжелые металлы в организме при увеличении содержания их в окружающей среде. Даже у мигрирующих птиц кратковременный контакт с загрязненной территорией способен приводить к накоп-

лению в организме значительных количеств загрязнителей, что связано с высокой интенсивностью метаболизма (Dmowski, 1993).

Несмотря на большое количество работ по эффектам воздействия тяжелых металлов на птиц, собранная информация распределена неравномерно. Неплохо изучены биохимические показатели, как правило, в лабораторных условиях (Kendall, Scanlon, 1982; Hoffman et al., 1985; Lumeij, 1985). Количество исследований на организменном, популяционном и биоценоотическом уровнях организации невелико (Scheuhammer, 1989; Лебедева, 1996, 1999). Недостаточно изучена связь между интенсивностью токсического воздействия и его эффектами у птиц в природных условиях. Недостаточно исследован вклад опосредованного воздействия, а также естественных факторов (погодно-климатические, внутрипопуляционные, паразитарная инвазия) в модификацию токсических эффектов (Eeva et al., 1994).

Экотоксикологические исследования должны отталкиваться от оценки токсической нагрузки на биосистемы. Однако в настоящее время единый подход к определению величины токсического воздействия на живые объекты в природе отсутствует. Расстояние до источника выбросов и содержание токсиантов в объектах внешней среды дают слишком грубую оценку, так как не учитывают пространственную мозаичность полей загрязнения, экологическую специфику разных видов и гетерогенность природных популяций.

Глава 2. РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Дана характеристика районов исследований в окрестностях крупных предприятий цветной металлургии на Среднем и Южном Урале. Это ОАО «Среднеуральский медеплавильный завод» (г. Ревда Свердловской обл.) и ОАО «Карабашмедь» (г. Карабаш Челябинской обл.).

Комплексность исследований обусловила широкий набор использованных методов.

Величину токсического воздействия оценивали по накоплению тяжелых металлов в депонирующих средах (почва, лесная подстилка), растениях, беспозвоночных животных – кормовых объектах, а также в тканях птиц. Химические анализы выполнены главным образом в ИЭРиЖ методом атомно-абсорбционной спектроскопии (прибор «AAS-6 vario»), а также в Башкирском государственном аграрном университете (Уфа) методом атомно-абсорбционной спектроскопии, в Университете Турку (Финляндия) методом индуктивно связанной плазмы («Elan 6100 DRC+») и в Институте ядерной физики СО РАН (Новосибирск) методом рентгенофлуоресцентного анализа с использованием синхротронного излучения (ВЭПП-3). Проанализировано 1540 проб, выполнено 7200 элементо-определений.

Для изучения географической и экологической составляющей изменчивости элементного состава птиц использованы тетеревиные (*Tetraonidae*: глухарь *Tetrao urogallus*, тетерев *Lyrurus tetrix*, рябчик *Tetrastes bonasia*) и совы (*Strigidae*: бородатая неясыть *Strix nebulosa* и длиннохвостая неясыть *S. uralensis*). Анализировали костную ткань птиц из районов Урала, удаленных от источников загрязнения (Приполярный, Северный, Средний и Южный).

Накопление тяжелых металлов птицами в условиях загрязнения на Среднем Урале исследовано на примере воробьиных: мухоловка-пеструшка *Ficedula hypoleuca*, большая синица *Parus major*, московка *P. ater* и обыкновенная горихвостка *Phoenicurus phoenicurus*. Использование в анализе птенцов перед вылетом из гнезда объясняется тем, что их химический состав в отличие от подвижных взрослых птиц непосредственно отражает уровни загрязнения гнездовых территорий. Анализ проведен дифференцированно для печени, почек, скелета, мышц, перьев, легких и остатка тушки с последующим расчетом концентраций в органах и средневзвешенной для тела птенца, а также общего количества металлов в организме.

Рацион птенцов мухоловки-пеструшки изучали методом шейных лигатур (Кулигин, 1991). Собранные пищевые комки хранили индивидуально в пробирках Эппендорфа в 70 %-ном этиловом спирте. В лаборатории беспозвоночных определяли до семейства, взвешивали после удаления избытка жидкости и измеряли длину тела в выпрямленном состоянии. Обработано 1612 кормовых объектов из 80 гнезд.

Эффективность системы детоксикации исследовали у птенцов мухоловки-пеструшки и большой синицы накануне вылета из гнезда (в возрасте 14 и 16 суток соответственно). Анализы проведены в ИЭРиЖ З.Л. Степановой и С.А. Лемешевой. В пробах определяли интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) по накоплению малонового диальдегида (МДА) в тесте с тиобарбитуровой кислотой (Гаврилов и др., 1987)

Анализ нуклеотидного разнообразия в локальных группировках мухоловки-пеструшки и большой синицы в окрестностях металлургических заводов проведен после выделения мтДНК из перьев птенцов, амплификации и секвенирования на автоматическом секвенаторе ABI Prism 377 в Университете Турку (Финляндия). Проанализировано 74 пробы мухоловки-пеструшки и 35 - большой синицы.

Гематологические показатели птиц-родителей и птенцов мухоловки-пеструшки исследовали по стандартным методикам. Непосредственно в поле у птиц прижизненно отбирали кровь из локтевой вены, определяли концентрацию гемоглобина по Сали, приготавливали мазки. Мазки фиксировали раствором Май-Грюнвальда с последующим окрашиванием по Романовскому. В ла-

боратории на препаратах определяли соотношение зрелых и молодых эритроцитов, а также лейкоцитарную формулу. Исследовано 213 птиц.

Измерения яиц и птенцов проводили стандартными методами. У яиц в кладках штангенциркулем измеряли длину (L) (мм) и максимальный диаметр (B) яиц. Объем яиц (V) рассчитывали по формуле: $V = 0,51 * L * B^2$ (Нойт, 1979). Накануне вылета из гнезда у птенцов измеряли массу тела, длину крыла, хвоста и маховых перьев, а также степень развернутости их опахал (отношение длины опахала 6-го первостепенного махового к длине всего пера). Измерено 2213 яиц и 1107 птенцов.

Наблюдения за размножением птиц-дуплогнездников проведены на площадках с искусственными гнездовьями, заложенными в трех зонах загрязнения выбросами СУМЗ: в импактной (1-3 км от завода, 6 площадок), буферной (4-8 км, 5 площадок) и фоновой (16-27 км, 3 площадки). При регулярных проверках занятых гнездовий регистрировали размер кладки, количество птенцов после вылупления и перед вылетом. У птенцов отмечали наличие под кожей личинок паразитических мух *Tripocalliphora lindneri* или следов их инвазии. Взрослых птиц отлавливали на гнездах в период инкубации яиц и выкармливания птенцов, кольцевали, определяли возраст (по: Karlsson et al., 1986) и балл окраски самцов (по: Drost, 1936), проводили стандартные измерения. После вылета птенцов при разборе гнезд учитывали количество раковин моллюсков среди кормовых остатков.

Изменение плотности и структуры гнездового населения птиц лесных экосистем в градиенте загрязнения выбросами медеплавильных заводов изучали в двух регионах: на Среднем Урале (окр. г. Ревда Свердловской обл., 1991-93 и 1999-2001 гг.) и на Южном Урале (окр. г. Карабаш Челябинской обл., 2009 г.). Учеты по голосам проводили в конце мая – начале июня в раннеутренние часы, на Среднем Урале - на маршрутах с нефиксированной учетной полосой (Наумов, 1965; Щеголев, 1977), на Южном Урале – точечным методом. Пройдено 245 км маршрутов, выполнено 160 учетов в 40 точках.

Глава 3. ФОРМИРОВАНИЕ ТОКСИЧЕСКОЙ НАГРУЗКИ

В качестве показателя нагрузки на птиц использован поток химических элементов через организм за определенный интервал времени, пересчитанный на единицу массы тела. Для расчета величины нагрузки определяли массу потребляемого птицами корма, дифференцированно для разных таксонов беспозвоночных, концентрации элементов в них, а также биомассу особи. Применяемый нами подход позволяет не только выявить различия между видами по величине токсической нагрузки, но и вскрыть причины этих различий, оценив вклад разных кормовых объектов в поступление токсикантов в организм птиц.

Структура рациона мухоловки-пеструшки. На Среднем Урале основу рациона птенцов мухоловки-пеструшки на фоновой территории составляют чешуекрылые *Lepidoptera* ($33,9 \pm 5,8$ % от влажной массы корма, $n=3$ года исследований), двукрылые *Diptera* ($19,7 \pm 5,9$ %), перепончатокрылые *Hymenoptera* ($13,6 \pm 2,8$ %), жесткокрылые *Coleoptera* ($12,3 \pm 2,1$ %) и пауки *Aranei* ($12,3 \pm 0,5$ %). В рационе отмечены также равнокрылые *Hemiptera* ($3,1 \pm 0,7$ %), наземные моллюски ($1,9 \pm 0,5$ %), клопы *Hemiptera* ($1,7 \pm 1,1$ %), а также прямокрылые *Orthoptera*, сенокосцы *Opiliones*, тараканы *Blattoptera*, верблюдки *Raphidioptera*, сетчатокрылые *Neuroptera*, скорпионницы *Mecoptera*, сеноеды *Psocoptera*, многоножки *Chilopoda* (каждый таксон <1 %).

В рационе модельного вида в импактной зоне возрастает доля чешуекрылых ($49,9 \pm 8,0$ % от влажной массы корма), пауков ($19,3 \pm 4,6$ %), прямокрылых ($3,2 \pm 1,6$ %) и сетчатокрылых ($0,5 \pm 0,3$ %), появляются ручейники *Trichoptera* и мокрицы *Isopoda*. Доля остальных отрядов в импактной зоне в среднем уменьшается. Исчезают из рациона сенокосцы, тараканы и сеноеды. Изменение доли чешуекрылых в рационе птенцов в градиенте загрязнения связано с увеличением доли личинок: с $19,6 \pm 6,0$ % биомассы корма в фоновой зоне до $39,6 \pm 8,3$ % в импактной, в то время как доля имаго несколько уменьшается: соответственно $14,3 \pm 0,7$ % и $10,2 \pm 0,7$ %.

Охарактеризована размерная структура кормовых объектов мухоловки-пеструшки. На загрязненной территории увеличивается изменчивость приносимых птенцам беспозвоночных за счет увеличения максимальных размеров. Количество корма на одного птенца в час близко на фоновой территории ($472,3$ мг) и в импактной зоне ($451,2$ мг). В целом мухоловки-пеструшки обеспечивают птенцов необходимым количеством корма, однако его полноценность в зоне загрязнения снижена по сравнению с фоновой территорией в связи с исчезновением моллюсков и увеличением доли беспозвоночных с грубыми покровами (Бельский, Бельская, 2009).

Содержание тяжелых металлов в кормовых объектах. На фоновой территории наибольшие концентрации *Cu* и *Zn* наблюдаются у пауков, *Pb* и *Cd* – у моллюсков. В условиях сильного загрязнения наибольшие уровни всех металлов отмечены у моллюсков. Самое низкое содержание *Cd* и *Zn* на фоновой территории отмечено у личинок пилильщиков (*Hymenoptera*, *Symphyta*), *Cu* – у личинок бабочек и *Pb* – у их имаго. В импактной зоне минимальные концентрации *Cu* и *Pb* – у личинок чешуекрылых, *Cd* – у личинок пилильщиков, *Zn* – у клопов.

Токсичность корма в целом определяется концентрациями химических элементов в его компонентах и структурой рациона (массовой долей объектов). Мы рассчитали средневзвешенные концентрации металлов в корме модельных видов птиц в двух зонах загрязнения (табл. 1) на основе собственных данных по

мухоловке-пеструшке и собранных ранее на тех же участках - по московке (Ракитина, 2001).

На фоновой территории корм московки содержит больше Cu, Cd и Zn (в 1,3-1,7 раз), но меньше Pb (в 1,1 раза) по сравнению с мухоловкой-пеструшкой (табл. 1). Напротив, в импактной зоне уровни металлов в корме мухоловки-пеструшки в 1,1-1,4 раза превышают таковые московки. Увеличение токсичности корма в градиенте загрязнения сильнее выражено у мухоловки-пеструшки.

Таблица 1 – Средневзвешенные концентрации металлов (мкг/г воздушно-сухой массы) в корме мухоловки-пеструшки и московки в двух зонах загрязнения на Среднем Урале

Вид	Зона загрязнения	Металлы				Среднее отношение показателей зон импактная/фоновая
		Cu	Cd	Pb	Zn	
Мухоловка-пеструшка	фоновая	23,7	4,5	4,9	133,1	2,90
	импактная	52,2	9,9	25,6	258,4	
Московка	фоновая	40,9	6,0	4,5	199,5	1,96
	импактная	46,3	7,7	18,9	237,8	

Поступление токсикантов с кормом. Ввиду различий в аккумуляции химических элементов разными таксонами беспозвоночных их вклад в поступление металлов в организм птенцов часто не совпадает с их долей в рационе (табл. 2). Так, вклад пауков в поступление Cu, Cd и Zn на фоновой территории в 2-3 раза превышает их долю в сухой биомассе корма. На фоновом участке непропорционально большой вклад в поступление Cu, Cd, Pb и Zn вносят также моллюски; Cd – двукрылые и муравьи (Hymenoptera, Formicidae); Cu - прямокрылые. Напротив, с имаго и личинками чешуекрылых птенцы получают Cu, Cd и Pb в 1,5-7 раз меньше их доли в сухой биомассе корма. То же относится к жукам, клопам, имаго пилильщиков (Cd, Zn), и личинкам последних (Cu, Cd, Zn).

В импактной зоне пауки, составляя около одной пятой сухой биомассы корма, вносят более половины Cu и Cd, около трети Pb и чуть менее половины Zn (табл. 2). Непропорционально велика доля муравьев в поступление в организм птенцов Cd, Pb и Zn, моллюсков (все металлы), прямокрылых и равнокрылых (Cu), имаго пилильщиков (Pb). Напротив, токсический вклад чешуекрылых меньше их доли в рационе, так как содержание металлов в них ниже среднего.

Если бы состав рациона птиц в импактной зоне остался таким же, как на фоновой территории, то в корме мухоловки-пеструшки концентрация Cu и Zn практически не изменилась бы, Cd и Pb – увеличилась бы соответственно на 9,1

% и 18,7 %. В корме московки концентрации этих металлов возросли бы на 50-89 %. Поскольку основные различия между зонами в структуре рационов этих видов связаны с соотношением чешуекрылых и пауков, контрастных по уровням накопления металлов, увеличение доли личинок чешуекрылых в рационе птиц импактной зоны можно рассматривать как явление, обеспечивающее относительное снижение токсической нагрузки.

Таблица 2 – Структура вклада (%) отдельных таксонов беспозвоночных в сухую биомассу корма и поступление металлов в организм птенцов мухоловки-пеструшки на фоновой и загрязненной территории

Таксон, стадия развития	Фоновая зона				Импактная зона			
	Вклад							
	в рацион	в поступление металлов			в рацион	в поступление металлов		
		Cu	Cd	Pb		Cu	Cd	Pb
Двукрылые *	20,5	16,1	41,5	25,9	13,3	8,0	16,5	15,0
Чешуекрылые, имаго	15,5	10,4	4,0	8,0	12,4	6,3	5,5	8,6
Чешуекрылые, личинки	14,9	4,7	2,1	8,3	32,3	9,1	5,1	11,7
Жуки	14,7	9,4	3,9	17,0	8,4	6,7	3,0	11,6
Пауки	12,6	38,9	29,1	14,6	19,5	51,9	51,8	34,0
Пилильщики, имаго	6,8	5,9	2,6	4,8	1,4	1,6	0,8	3,5
Муравьи	4,4	2,8	10,2	6,4	3,8	3,1	11,4	9,6
Равнокрылые	3,5	4,2	1,5	3,7	0,7	1,4	0,4	0,4
Пилильщики, личинки	2,3	0,9	0,2	2,3	1,6	0,6	0,2	1,0
Клопы	2,2	2,8	1,0	2,1	1,6	1,7	0,7	0,7
Моллюски	1,4	2,8	3,8	6,5	0,3	1,5	3,6	1,2
Прямокрылые	0,6	1,1	0,1	0,4	3,0	8,1	1,0	2,7
прочие:	0,6	- **	-	-	1,7	-	-	-

Примечания – * имаго, если стадия развития не указана

– ** прочерк означает отсутствие данных

Данные по частоте кормления птенцов мухоловки-пеструшки и величине пищевых комков позволили рассчитать суточное поступление токсикантов в организм 10-дневных птенцов. Дозы металлов составили: Cu 4,3 мкг/г массы тела в сутки на фоновой территории и 8,3 мкг/г - в импактной зоне, Pb соответственно 0,9 и 4,0 мкг/г, Cd 0,8 и 1,5 мкг/г, Zn 24,1 и 40,0 мкг/г массы тела в сутки.

Глава 4. СУБОРГАНИЗМЕННЫЙ УРОВЕНЬ ТОКСИЧЕСКИХ ЭФФЕКТОВ

Система детоксикации ксенобиотиков. Основную роль в защите организма в условиях поступления ксенобиотиков играют оксидазы со смешанной функцией (Peakall, 1992). Катализируемые этими ферментами реакции сопровождаются генерацией супероксидных радикалов и других активных форм кислорода. Повышение уровней перекисного окисления липидов (ПОЛ) отмечали в печени птенцов большой синицы и мухоловки-пеструшки на загрязненных территориях. Этот показатель у большой синицы увеличился с $82,1 \pm 5,2$ ммоль МДА/г ($n=12$) на фоновой территории до $126,4 \pm 7,2$ ммоль МДА/г ($n=16$) в импактной зоне, различия значимы при $p < 0,01$ (t-критерий Стьюдента). Коэффициент линейной корреляции интенсивности ПОЛ с содержанием металлов в скелете составил $r = 0,56 \div 0,60$ (Pb, Zn, Cu).

Защиту организма от продуктов ПОЛ, повреждающих биомембраны (Арчаков, 1975), принадлежат эндогенные антиоксиданты - витамины А, С и Е и др. (Кухтина и др., 1983; Karpus, Sies, 1981). Их содержание в организме птенцов уменьшается с ростом загрязнения. Так, концентрация витамина Е в печени птенцов большой синицы снижается с $189,2 \pm 19,4$ мкг/г ($n=12$) в фоновой зоне до $83,2 \pm 18,1$ мкг/г ($n=14$) в импактной. Содержание витамина А в печени мухоловки-пеструшки уменьшается с $35,5 \pm 4,8$ мкг/г ($n=8$) в фоновой зоне до $16,6 \pm 3,3$ мкг/г ($n=10$) в буферной (различия значимы при $p < 0,01$, t-критерий Стьюдента) (Бельский, Степанова, 1995). Накопление продуктов ПОЛ в организме в условиях техногенной нагрузки, связанное с истощением ресурсов протекторов, приводит к повреждению структуры биомембран, к нарушению ферментных систем метаболизма ксенобиотиков, к интоксикациям.

Морфофизиологические характеристики птенцов. В условиях загрязнения у птенцов мухоловки-пеструшки отмечено увеличение индекса печени, снижение концентрации гемоглобина и увеличение доли незрелых эритроцитов в периферической крови (табл. 3). Анализ распределений уровней гемоглобина у птенцов на Среднем Урале показал увеличение доли анемичных птенцов в зонах загрязнения. В контроле доля особей с концентрацией гемоглобина 90 г/л и менее составила 5 %, в буферной зоне - 26,9 %, в импактной - 31,1 % ($p < 0,01$). Эти признаки наряду с увеличением размеров печени служат диагностическими признаками гемолитической анемии (Патологическая физиология ..., 1985). Механизмы поддержания гомеостаза у взрослых птиц обладают большей эффективностью, чем у птенцов. Содержание гемоглобина и доля незрелых эритроцитов у взрослых сходны в разных зонах загрязнения (Бельский и др., 2005).

Таблица 3 – Показатели состояния птенцов мухоловки-пеструшки в возрасте 14 дней в разных зонах загрязнения на Среднем Урале, среднее \pm SE (n)

Показатель	Зона токсической нагрузки		
	фоновая	буферная	импактная
Масса тела, г	13,25 \pm 0,12 (116)	14,00 \pm 0,13 (91)	13,46 \pm 0,21 (45)
Индекс печени, %	4,28 \pm 0,09 (29)	5,15 \pm 0,26** (28)	5,72 \pm 0,34*** (20)
Концентрация гемоглобина, г/л	110,1 \pm 1,9 (55)	101,1 \pm 2,6* (52)	97,9 \pm 2,7* (45)
Доля незрелых эритроцитов, %	9,1 \pm 0,8 (55)	11,5 \pm 0,8 (52)	16,9 \pm 1,4 (45)

Примечания – * отличия от фонового показателя значимы при $p < 0,05$,
– ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$

Обмен кальция. Изменение геохимической среды на территории техногенных аномалий выражается не только в увеличении количеств тяжелых металлов, оседающих с аэрозолями. Подкисление почвенных растворов окислами серы способствует вымыванию из почвы кальция и уменьшению доступности этого важнейшего для позвоночных биогенного элемента. Важнейшим источником кальция в рационе мухоловки-пеструшки служат моллюски. На загрязненной территории резко уменьшается их обилие (Воробейчик и др., 1994), а вслед за этим и доля их в рационе птиц. Дефицит кальция в рационе самок мухоловки-пеструшки приводит к нарушению процессов формирования структуры скорлупы, ее утончению, аномальной пористости и высыханию содержимого (Eeva et al., 1995). Доля кладок мухоловки-пеструшки с преждевременно высохшими яйцами на Среднем Урале составила в фоновой зоне $0,23 \pm 0,16$ % ($n=878$), в буферной $0,34 \pm 0,34$ % ($n=292$) и $4,91 \pm 1,44$ % ($n=224$) в импактной. Нарушение обмена кальция у птенцов проявляется в дефектах скелета. Кости конечностей становятся хрупкими и искривляются. Такие рахитичные птенцы отмечены только в импактной зоне, никто из них не выживает.

Иммунитет. Интоксикация снижает иммунный статус и вследствие этого резистентность организма к инфекциям и инвазиям (Novakova, Tremilova, 1971; Eeva et al., 1994). Заражение паразитами существенно влияет на физиологические процессы у птенцов (Баккал, 1980; Керимов и др., 1985; Heeb et al., 2000). Мы наблюдали это на примере поражения птенцов личинками паразитических мух *Tripocalliphora lindneri*. Доля пораженных птенцов возрастает с $1,2 \pm 0,6$ % в фоновой зоне до $21,4 \pm 3,3$ % в буферной и $20,6 \pm 5,1$ % в импактной. Уровни гемоглобина в крови непораженных птенцов зависели от накопления металлов в организме (рис. 1) в отличие от паразитированных, у которых концентрация гемоглобина зависела лишь от количества личинок на птенце ($r = - 0,49$, $n=24$, $p < 0,05$). У паразитированных особей отмечено снижение уровня гемоглобина по сравнению с непораженными птенцами (рис. 1) и увеличение содержания

незрелых эритроцитов в крови (в 1,6-1,7 раза), а также снижение массы тела, неровное оперение, нарушение поведения (вялость). Не исключено вторичное инфицирование таких птенцов патогенными микроорганизмами через открытые раны на теле. Таким образом, инвазия паразитами, как проявление опосредованного воздействия, усугубляет действие загрязнителей на организм.

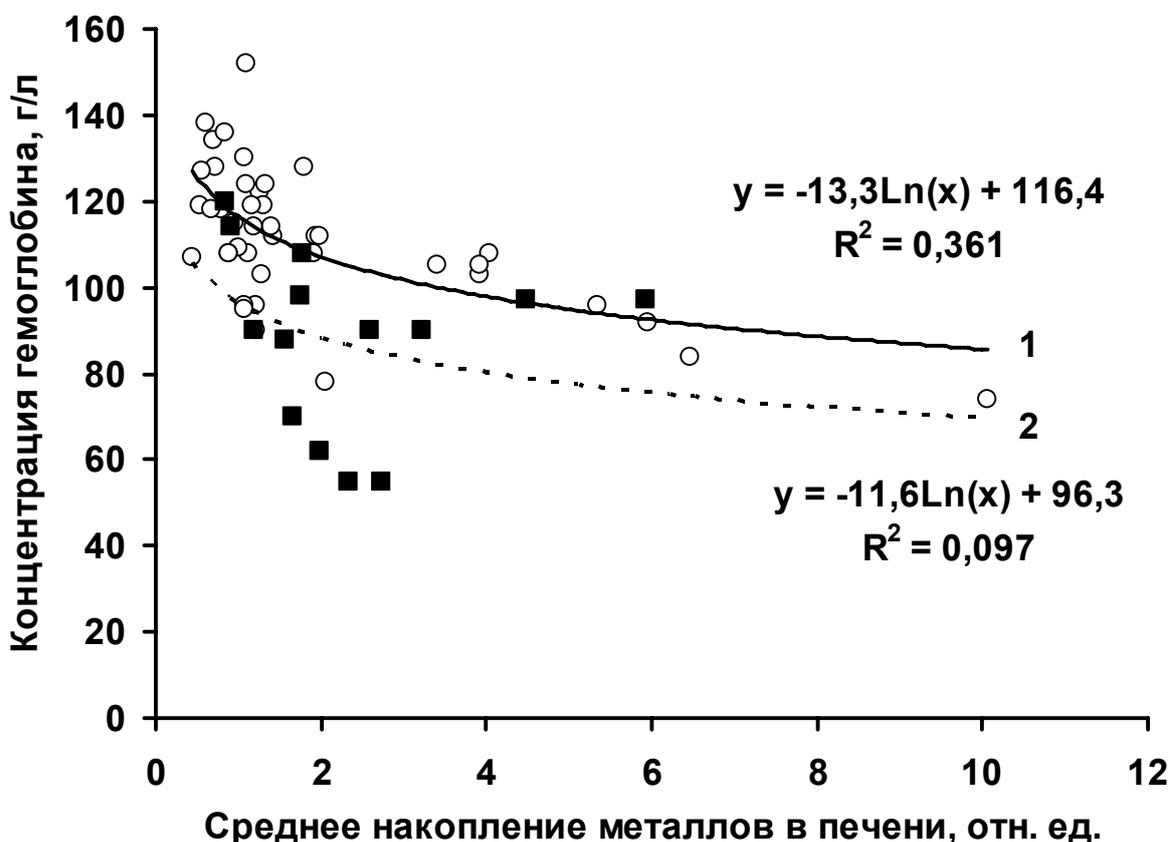


Рисунок 1 – Зависимость концентрации гемоглобина в крови непораженных (1) и зараженных паразитами (2) птенцов мухоловки-пеструшки от накопления металлов в печени (отношение концентраций Pb, Cd, Cu и Zn у каждого птенца к их среднему фоновому уровню, усредненное по этим элементам)

Глава 5. ОРГАНИЗМЕННЫЙ УРОВЕНЬ ТОКСИЧЕСКИХ ЭФФЕКТОВ

Ооморфологические характеристики. Отмечено уменьшение среднего объема яиц большой синицы и москочки с ростом токсической нагрузки (табл. 4). У мухоловки-пеструшки зависимость немонотонна: минимальный средний объем яиц - в импактной зоне (значимое отличие от контроля), максимальный - в буферной (Бельский и др., 1995а). Анализ распределений объема яиц дуплогнездников показал увеличение доли мелких яиц с ростом токсической нагрузки (табл. 4), в наибольшей степени выраженное у большой синицы (Бельский, 1997). Увеличение доли мелких яиц – проявление возрастания изменчивости потомства в зонах загрязнения.

Таблица 4 – Объем и доля мелких яиц (среднее \pm SE, в скобках - размер выборки) дуплогнездников в разных зонах загрязнения на Среднем Урале

Вид	зоны загрязнения		
	фоновая	буферная	импактная
объем яиц, мм ³			
Мухоловка-пеструшка	1612,0 \pm 6,0 (682)	1655,9 \pm 14,6* (109)	1563,4 \pm 15,6* (88)
Большая синица	1745,4 \pm 8,6 (112)	1646,7 \pm 10,7* (96)	1595,9 \pm 10,3* (228)
Московка	1057,0 \pm 8,3 (74)	1015,1 \pm 9,2* (102)	1011,2 \pm 8,9* (85)
доля мелких яиц, %			
Мухоловка-пеструшка	4,7 \pm 0,8 (682)	1,8 \pm 1,3 (109)	8,0 \pm 2,9 (88)
Большая синица	3,6 \pm 1,8 (112)	35,4 \pm 4,9*** (96)	48,7 \pm 3,3*** (228)
Московка	5,4 \pm 2,6 (74)	23,5 \pm 4,2** (102)	16,5 \pm 4,0 (85)

Примечания – * отличия от фонового показателя значимы при $p < 0,05$,
– ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$

Морфологические характеристики птенцов. Масса тела птенцов накануне вылета из гнезда на загрязненной территории была меньше контрольной у большой синицы и московки, у мухоловки-пеструшки различия не значимы. Это явление у мухоловки-пеструшки объясняется меньшими размерами выводков в импактной зоне вследствие снижения размеров кладки и большей птенцовой смертностью у этого вида. Элиминации в гнезде подвергаются ослабленные и отставшие в развитии птенцы. Тем самым локальные группировки птиц импактных территорий уже на раннем этапе “очищаются” от неполноценных особей. Доля истощенных слетков (масса $\leq 12,5$ г у мухоловки-пеструшки и $\leq 15,6$ г у большой синицы) в средних и крупных выводках в условиях сильного загрязнения значимо выше, чем в контроле: у мухоловки-пеструшки, соответственно, $31,3 \pm 11,6$ % и $10,6 \pm 1,7$ % ($p < 0,05$), а у большой синицы $21,3 \pm 4,3$ % и $7,4 \pm 3,6$ % ($p < 0,05$).

Как и масса, линейные размеры тела и степень развития оперения слетков дуплогнездников снижаются на сильно загрязненных территориях, наиболее ярко это проявляется у большой синицы (Бельский, 1997).

Стабильность онтогенеза. Для оценки уровня нестабильности развития используют показатели флуктуирующей асимметрии. В зонах загрязнения отмечено увеличение асимметрии слетков мухоловки-пеструшки по длине рулевых перьев и степени развития их опахал. Средний индекс асимметрии крайних рулевых перьев в 2001 г. составил 0,026 ($n=19$ выводков) в фоновой зоне, 0,030 в буферной ($n=17$) и 0,049 ($n=11$) в импактной зонах. Различия между фоновой и импактной зонами значимы при $p < 0,05$ (t-критерий).

Микроядерный тест показал увеличение цитогенетической нестабильности на загрязненной территории. Среднее содержание микроядер в эритроцитах птенцов мухоловки-пеструшки увеличилось с 0,44 ‰ в контроле до 0,72 ‰ в буферной и 1,04 ‰ в импактной зонах, различия между контролем, импактной и буферной выборками значимы при $p < 0,05$ (тест Краскела-Уоллиса, $\chi^2 = 6,40$, $df = 2$, $p = 0,041$). У взрослых птиц среднее содержание микроядер поддерживается на более низком уровне (0,22-0,31) и не зависит от зоны загрязнения. Увеличение частоты морфогенетических и цитогенетических нарушений у птенцов указывает на разбалансировку физиологических гомеостатических механизмов в зонах загрязнения.

Глава 6. ПОПУЛЯЦИОННЫЙ УРОВЕНЬ ТОКСИЧЕСКИХ ЭФФЕКТОВ

Рассмотрено изменение репродуктивных показателей модельных видов (мухоловки-пеструшки, большой синицы, москочки и обыкновенной горихвостки) в градиенте химического загрязнения на Среднем Урале, а также факторы, влияющие на процесс воспроизводства.

Репродуктивные показатели дуплогнездников. Даже на участках совместного обитания реакции разных видов специфичны как по величине эффекта, так и по распределению потерь по стадиям гнездового цикла (табл. 5). По величине эффекта (количество слетков на попытку размножения) виды образуют ряд: мухоловка-пеструшка > обыкновенная горихвостка > москочка > большая синица. В импактной зоне наибольшие потери у мухоловки-пеструшки обусловлены эмбриональной смертностью, у горихвостки – гибелью птенцов, у большой синицы и москочки – оставлением кладок. Среднее количество слетков на гнездо у мухоловки-пеструшки и горихвостки в импактной зоне недостаточно для компенсации ежегодной смертности (Бельский и др., 1995б). Импактная территория становится своего рода «экологической ловушкой» для горихвостки. Это единственный вид дуплогнездников, заселяющий импактные территории с аномально высокой плотностью. Но за внешней привлекательностью местообитаний для этого вида скрывается сильное токсическое воздействие.

На примере мухоловки-пеструшки рассмотрены основные факторы, определяющие эффективность размножения.

Для оценки *прямого токсического воздействия* на репродуктивные показатели мы проанализировали их зависимость от накопления металлов в лесной подстилке, образцы которой были отобраны рядом с гнездовьями. В качестве показателя величины токсической нагрузки для каждой гнездовой территории мы использовали сумму отношений концентраций металлов в подстилке данного участка к минимальным из отмеченных в районе исследований.

Таблица 5 – Репродуктивные показатели дуплогнездников в импактной и фоновой зонах, среднее \pm SE (n гнезд). Средний Урал, 1989-2008 гг.

Показатель	Зона загрязнения					
	фоновая	импактная	фоновая*	импактная	фоновая	импактная
	мухоловка-пеструшка		обыкновенная горихвостка		большая синица	
Доля брошенных кладок, %	5,2 \pm 0,7 (911)	18,5 \pm 2,3 (276)	0 (76)	16,1 \pm 2,1 (310)	11,8 \pm 7,8 (17)	23,3 \pm 5,5 (60)
Яиц в полной кладке	6,4 \pm 0,03 (878)	4,7 \pm 0,1 (224)	6,6 \pm 0,9 (76)	5,8 \pm 0,1 (253)	11,6 \pm 0,3 (17)	10,5 \pm 0,3 (42)
Вылупившихся птенцов	5,9 \pm 0,1 (777)	3,3 \pm 0,1 (214)	6,2	4,9 \pm 0,1 (224)	9,6 \pm 0,7 (12)	9,1 \pm 0,4 (40)
Смертность яиц, %	7,5 \pm 0,4 (775)	29,6 \pm 1,5 (213)	5,8 \pm 1,1 (58)	16,2 \pm 1,1 (210)	14,2 \pm 3,0 (12)	14,6 \pm 1,8 (38)
Смертность птенцов, %	9,6 \pm 0,6 (732)	17,4 \pm 1,5 (189)	4,5 \pm 1,1 (58)	26,3 \pm 1,4 (196)	3,9 \pm 1,9 (11)	11,5 \pm 1,7 (40)
Успех гнездования, % **	86,6 \pm 0,5 (733)	59,1 \pm 1,6 (205)	89,7 \pm 1,4 (58)	62,0 \pm 0,2 (202)	80,3 \pm 3,1 (14)	76,5 \pm 2,1 (39)
Слетков на попытку размножения **	5,2 \pm 0,1 (806)	2,2 \pm 0,1 (265)	4,4 (76)	2,9 \pm 0,2 (271)	8,1 \pm 1,0 (16)	6,2 \pm 0,6 (56)
Размер выводка	5,6 \pm 0,1 (737)	3,2 \pm 0,1 (181)	5,9 (58)	4,4 \pm 0,1 (183)	9,3 \pm 0,7 (14)	8,1 \pm 0,4 (43)

Примечания – * данные по Камскому Предуралью (Пантелеев, 1977)

– ** исключая брошенные и разоренные гнезда

Отмечена значимая связь репродуктивных показателей мухоловки-пеструшки и уровня токсической нагрузки. Наиболее тесная корреляция с уровнем токсической нагрузки отмечена для количества слетков на гнездо (включая гнезда с полной гибелью яиц и птенцов) (рис. 2) и размера выводка (количество слетков только для успешных гнезд). Большой разброс данных указывает на воздействие помимо загрязнения других факторов.

По многолетним данным проанализирована связь показателей воспроизводства мухоловки-пеструшки с *оперативной нагрузкой* на экосистемы. За 20 лет валовые выбросы Среднеуральского медеплавильного завода сократились в 5,7 раза. Отмечен слабый тренд увеличения величины кладки в импактной и буферной зонах. Количество слетков на попытку размножения в буферной зоне имеет тенденцию увеличиваться, а тренд в импактной зоне не линеен с небольшим пиком в середине периода наблюдений. Сохранение репродуктивных показателей в импактной зоне на низком уровне при снижении объема выбросов

свидетельствует о том, что токсическое воздействие на птиц продолжает оставаться высоким вследствие большого количества загрязнителей, накопленных в почве и лесной подстилке (Кайгородова, Смирнов, 2007).

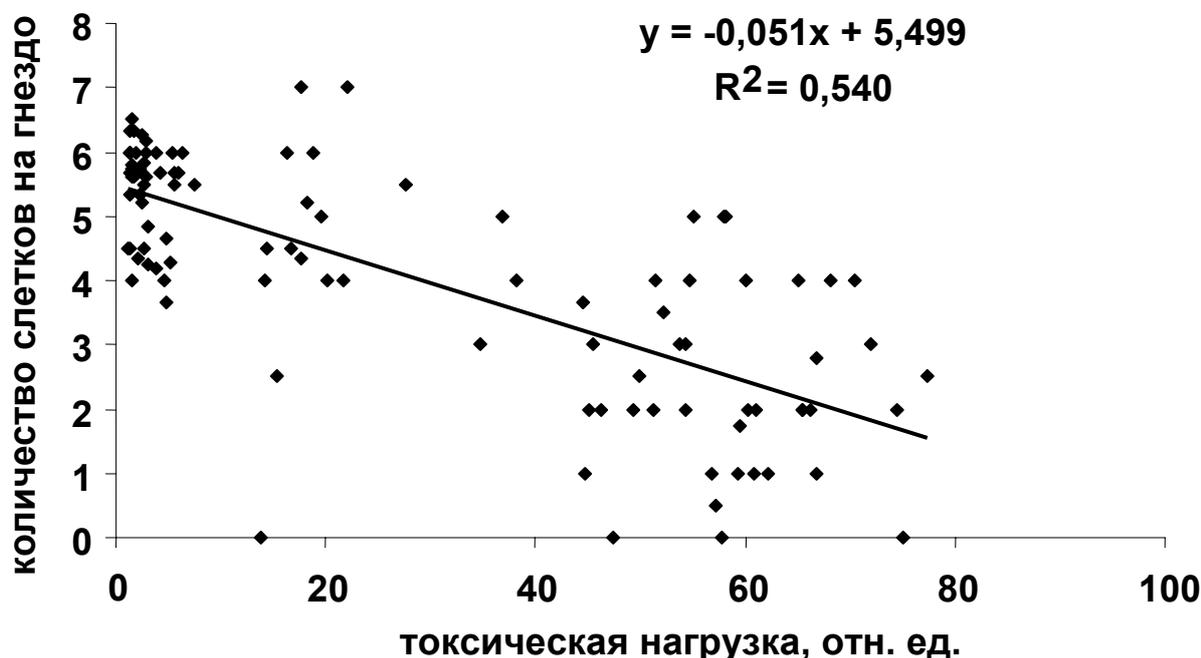


Рисунок 2 – Количество слетков на гнездо мухоловки-пеструшки в зависимости от уровня токсической нагрузки на гнездовой территории (содержание металлов в лесной подстилке). Учетная единица – среднее для гнезда за ряд лет

Опосредованное воздействие загрязнения на птиц на популяционном уровне связано с изменениями возрастной, размерной и фенотипической структуры популяции, сроков размножения и обилия корма. Погодные условия также способны модифицировать величину эффекта.

Сроки гнездования. Загрязненные территории несколько отличаются от фоновых своим микроклиматом. Они раньше освобождаются от снега, так как разреженный древостой в меньшей степени экранирует солнечные лучи, а снег, содержащий осевшую из выбросов пыль, тает быстрее. Несмотря на более раннее наступление весенних фенологических явлений, мухоловки-пеструшки на загрязненной территории приступают к размножению позже, чем на фоновой, в среднем на $5,8 \pm 0,7$ дня ($n=19$ сезонов). Для района исследований 1 день задержки сроков начала кладки влечет уменьшение количества яиц в гнезде в среднем на 0,06 яйца. Наблюдаемое различие размера кладки между зонами в 1,8 яйца не может быть объяснено одними сроками размножения.

Возрастная структура гнездового населения. Доля годовалых особей в составе гнездящихся мухоловок-пеструшек на Среднем Урале увеличивается у самцов с $21,4 \pm 1,7$ % ($n=583$) в контроле до $34,9 \pm 4,6$ % ($n=106$) в импактной зоне ($p < 0,05$); у самок соответственно с $31,5 \pm 1,7$ % ($n=723$) до $54,1 \pm 4,0$ % ($n=159$)

($p < 0,01$). Эффект «омоложения» населения мухоловки-пеструшки проявляется лишь в зоне максимального загрязнения, где в наибольшей степени проявляется пессимизация местообитаний.

Репродуктивные показатели (размер кладки, количество слетков на гнездо) годовалых особей уступают таковым более старших птиц (табл. 6). Однако только фактор возраста не может объяснить наблюдаемое снижение репродуктивных показателей в градиенте загрязнения. Двухфакторный дисперсионный анализ показал значимое влияние на размер кладки мухоловки-пеструшки факторов «зона загрязнения» ($F=117,7$, $df=2$, 967 $p < 0,001$) и «возраст» самок ($F=35,3$, $df=1$, 967 $p < 0,001$), в случае самцов влияла только «зона» ($F=44,3$, $df=2$, 767 $p < 0,001$), но не «возраст» ($F=1,7$, $df=1$, 967 $p=0,20$). Те же факторы влияли и на размер выводка.

Таблица 6 - Величина кладки и выводка в гнездах мухоловки-пеструшки в зависимости от возраста самок в разных зонах загрязнения, среднее \pm SE (n гнезд)

Величина	Возраст, годы	Зоны токсической нагрузки		
		фоновая	буферная	Импактная
кладки	1	6,12 \pm 0,08 (194)	5,96 \pm 0,13 (52)	4,50 \pm 0,16 (80) *
	≥ 2	6,54 \pm 0,04 (436)	6,47 \pm 0,08 (140)	5,14 \pm 0,19 (71) *
выводка	1	5,21 \pm 0,11 (175)	4,91 \pm 0,21 (47)	2,54 \pm 0,21 (79) *
	≥ 2	5,79 \pm 0,08 (389)	5,43 \pm 0,14 (130)	3,33 \pm 0,26 (69) *

Примечание – * - отличия от фоновой зоны значимы при $p < 0,001$ (2-факторный ANOVA, тест Шеффе)

Фенотипическая структура. Характеристики фенотипа у мухоловки-пеструшки выступают маркерами особенностей физиологии, поведения и жизненных стратегий. Темные самцы более конкурентоспособны и придерживаются активной репродуктивной стратегии, а светлые способны отстраняться от размножения, перераспределяя репродуктивные усилия на последующие годы жизни (Гриньков, Керимов, 1998). На Среднем Урале средний балл окраски самцов увеличивается в зоне сильного загрязнения, т.е. выборка в целом светлеет (табл. 7) (Бельский, Ляхов, 2004).

Анализ таблиц сопряженности показал, что частотные распределения самцов значимо отличались в градиенте загрязнения лишь у взрослых птиц ($\chi^2 = 19,04$, $df = 8$, $p < 0,05$), у молодых самцов различия не значимы ($\chi^2 = 9,59$, $df = 8$, $p > 0,05$). Отличия между зонами связаны с уменьшением (в 2,7 раза) в импактной зоне доли темных самцов (3-я морфа) и увеличением в 1,9 раза доли светлых (7-я морфа).

Размерная структура. Размеры тела как показатель качества особей могут влиять на эффективность размножения. По данным 1997-2006 гг. охаракте-

ризована изменчивость локальных группировок мухоловки-пеструшки по длине крыла, хвоста и цевки. Самцы крупнее самок почти по всем показателям, годовалые особи мельче старших птиц (табл. 8). У самцов и самок обеих возрастных групп отмечено уменьшение средней длины крыла и хвоста в выборках на загрязненной территории.

Таблица 7 – Распределение самцов мухоловки-пеструшки по баллам окраски (%) в разных зонах загрязнения на Среднем Урале (1997-2008 гг.)

Зона загрязнения	Возраст, годы	n	Балл окраски					Средний балл (SD)	Медиана
			3	4	5	6	7		
Фоновая	1	115	0,9	9,6	19,1	51,3 *	19,1	5,78 (0,90)	5
	≥ 2	450	19,2	19,5	33,6	24,6	3,1	4,72 (1,12)	5
Буферная	1	31	3,2	12,9	25,8	45,2	12,9	5,52 (1,00)	6
	≥ 2	126	14,3	19,1	38,1	21,4	7,1	4,91 (1,13)	5
Импактная	1	36	0	5,6	27,8	33,3	33,3	5,94 (0,92)	6
	≥ 2	69	7,2	23,2	37,7	26,1	5,8	5,00 (1,01)	5

Примечание – * жирным выделен модальный класс распределения

Таблица 8 – Длина крыла (мм) размножающихся особей мухоловки-пеструшки в градиенте загрязнения на Среднем Урале, среднее ± SE (n птиц)

Пол	Возраст, годы	Зоны токсической нагрузки		
		Фоновая	Буферная	Импактная
Самки	1	79,49±0,09 (225)	79,20±0,19 (61)	79,14±0,14 (86)
	≥ 2	80,56±0,06 (478)	80,20±0,11 (145)	80,15±0,14 (72)
Самцы	1	80,91±0,14 (123)	81,28±0,33 (32)	80,42±0,24 (37)
	≥ 2	82,38±0,07 (457)	82,19±0,13 (126)	82,02±0,17 (68)

Многофакторный дисперсионный анализ показал высокозначимую связь длины крыла с зоной загрязнения у самцов ($F=7,47$ $df=2,843$ $p<0,001$) и самок ($F=6,38$ $df=2,1067$ $p<0,01$). Размеры тела птиц также значимо зависели от возраста ($\sigma\sigma$ $F=50,52$ $p<0,001$, $\phi\phi$ $F=74,22$ $p<0,001$), а у самцов - и от цветовой морфы. Только биотоп не влиял на длину крыла ($\sigma\sigma$ $F=0,22$ $p=0,64$, $\phi\phi$ $F=0,03$ $p=0,86$).

Такие особенности локальных группировок мухоловки-пеструшки на загрязненной территории, как уменьшение средних размеров тела, увеличение доли молодых особей и самцов светлых фенотипов наряду с запаздыванием средних сроков размножения – характерные признаки активной конкуренции, в результате которой часть особей вытесняется в субоптимальные местообитания.

Обилие корма. Для оценки кормовой базы насекомоядных птиц в 2005-06 гг. был проведен учет беспозвоночных в кронах деревьев (часто используемая птицами для сбора корма микростация) методом кошения энтомологическим сачком по нижним ветвям берез, а также учет относительного обилия насекомых-филлофагов по повреждениям листьев березы пушистой *Betula alba*. Учитывали повреждения, характерные для личинок чешуекрылых и пилильщиков, личинок и имаго жесткокрылых (Бельский, Бельская, 2009).

Учеты кошением показали значимые различия обилия между участками только у двух отрядов. У жесткокрылых обилие имаго в импактной зоне по сравнению с фоновой уменьшается, а личинок – увеличивается. У равнокрылых в импактной зоне возрастает обилие как имаго, так и личинок. Учет насекомых-филлофагов показал снижение их обилия вблизи источника выбросов по сравнению с фоновой территорией. Доля поврежденных листьев березы в оба года учетов в фоновой зоне превышала таковую в импактной: в 2005 г. соответственно $75,7 \pm 3,1$ % (везде $n=30$ деревьев) и $17,0 \pm 2,5$ % ($F=13,37$, $p<0,01$), в 2006 г. $66,1 \pm 3,8$ % и $30,5 \pm 3,5$ % ($F=7,96$, $p<0,01$). В целом наши данные согласуются с известной закономерностью снижения обилия грызущих и увеличения обилия сосущих фитофагов в условиях загрязнения (Нестерков, Воробейчик, 2009).

Погодные условия. Размер кладки мухоловки-пеструшки зависит от суммы положительных температур в начале весны, связь значима во всех зонах загрязнения. Межгодовая изменчивость среднего размера кладки в импактной зоне значительно превышает фоновый уровень (рис. 3). Зависимость плодовитости мухоловок-пеструшек от характера весны более выражена в импактной зоне: множитель в уравнении регрессии в 5 раз больше, чем в контроле. В годы с холодной весной различия между зонами возрастают. Таким образом, сочетание загрязнения и неблагоприятных погодно-климатических условий способно усиливать величину эффекта (изменение величины кладки).

Выживаемость и состав гнездового населения мухоловки-пеструшки. Возврат на места прошлогоднего гнездования зависит от выживаемости и смены места гнездования в случае неудачи в предыдущий сезон (Соколов, 1991). На загрязненной территории возврат птиц отражает прямое токсическое воздействие на взрослых птиц и опосредованное – через успех размножения. Доля птиц, вернувшихся на места гнездования или рождения, у самцов сходна в разных зонах загрязнения: $31,9 \pm 1,9$ % ($n=524$) в фоновой и $31,4 \pm 4,5$ % ($n=105$) в импактной. У самок же доля таких особей монотонно уменьшается в градиенте загрязнения, с $24,0 \pm 1,6$ % ($n=724$) в фоновой до $17,0 \pm 3,0$ % ($n=159$) в импактной зоне ($F=4,00$, $p<0,05$). Таким образом, снижение доли «местных» и увеличение доли «пришлых» особей указывает на более значительную роль иммиграции в поддержании гнездовых группировок этого вида на импактной территории.

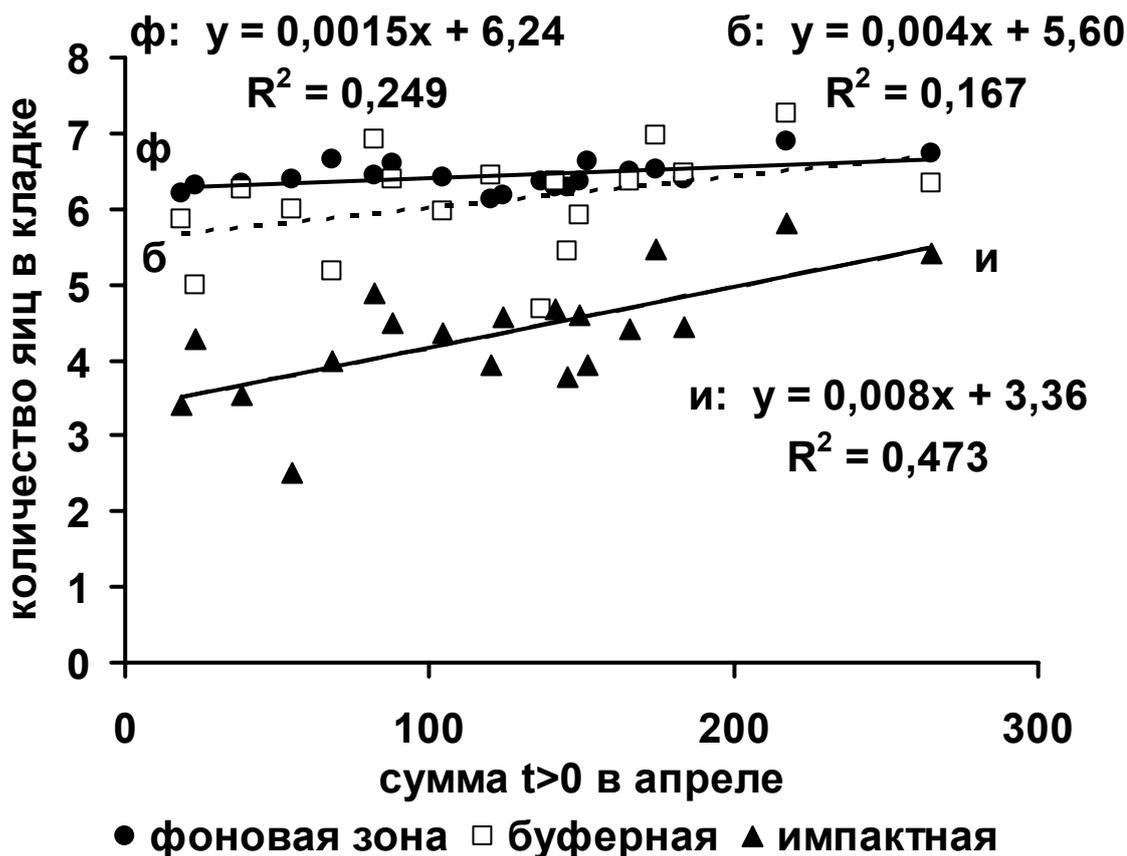


Рисунок 3 – Зависимость среднего размера кладки мухоловки-пеструшки от характера весны в разных зонах загрязнения

Энергетическая цена размножения позволяет судить о напряженности отношений между организмами и средой, поскольку определяет не только количество и качество потомков, но и выживаемость самих размножающихся особей (Пианка, 1981). Мы оценили энергетические затраты на выращивание одного потомка до стадии вылета из гнезда для локальных группировок мухоловки-пеструшки в разных зонах загрязнения. В расчетах использованы имеющиеся в литературе оценки затрат энергии на разных стадиях гнездового цикла у птиц (Дольник 1995; Дольник, Дольник, 1981; Moreno, Sanz, 1994; Moreno et al., 1995, 1997), а также собственные данные по изменению показателей воспроизводства и смертности этого вида в градиенте токсической нагрузки.

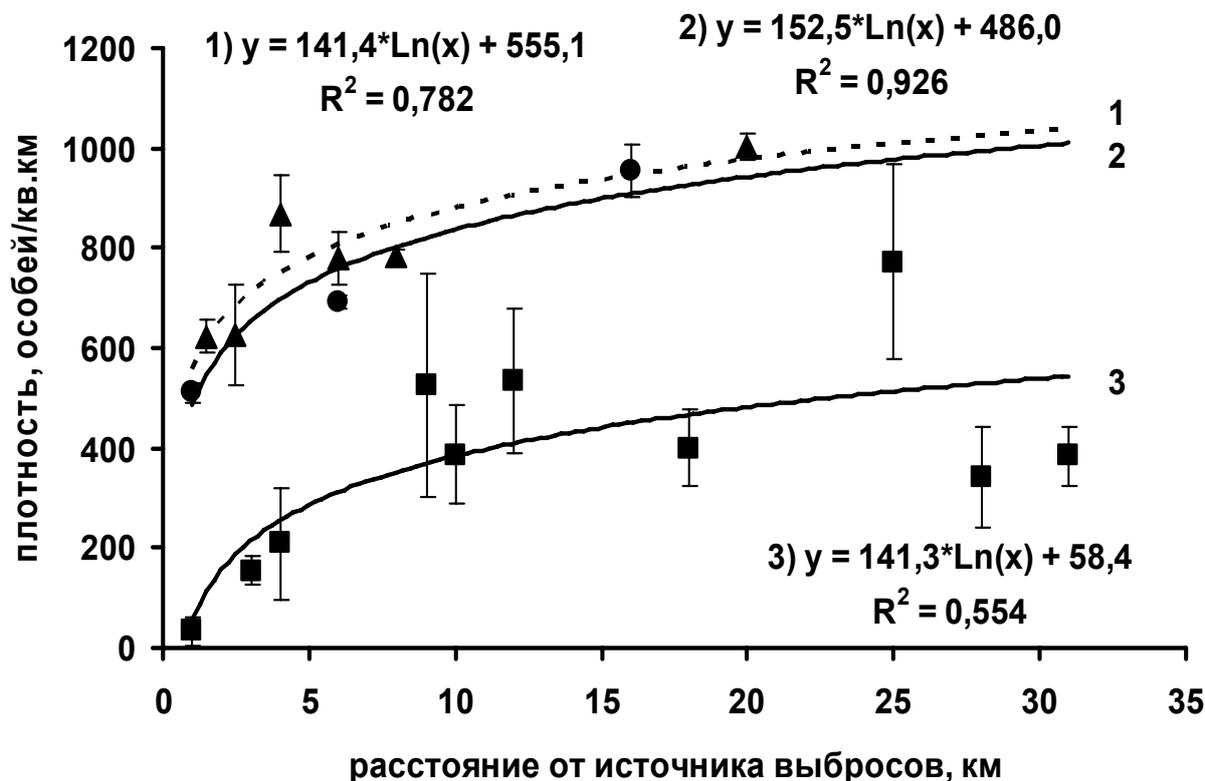
Расчеты показали, что энергетические затраты на одного слетка возрастают в 1,2 раза в зоне сильного загрязнения ($460,2 \pm 21,3$ кДж, $n=19$) по сравнению с контролем ($378,6 \pm 5,6$ кДж, $n=20$, $t=3,703$, $p<0,01$). Структура затрат такова: на строительство гнезд - 3,6 % всей энергии на фоновой территории и 5,9 % - в импактной зоне, на откладку яиц соответственно 2,9 % и 3,8%, на инкубацию 28,3 % и 30,3 %, на выкармливание птенцов 65,2 % и 60,0 %. Увеличение в импактной зоне по сравнению с контролем затрат энергии на ранних стадиях гнездового цикла связано в основном с увеличением доли брошенных кладок. Энергия, теряемая в результате гибели потомства (брошенные гнезда с кладками, отход яиц и птенцов), на загрязненной территории ($115,2 \pm 20,3$ кДж на од-

ного слетка) возрастает в 4,2 раза по сравнению с фоновой ($27,7 \pm 5,1$ кДж $t=4,189$, $p<0,01$). Таким образом, воспроизводство на загрязненных территориях требует от птиц повышенных энергетических затрат, что ограничивает возможность самоподдержания их локальных группировок.

Глава 7. ЦЕНОТИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ ТОКСИЧЕСКИХ ЭФФЕКТОВ

Динамику плотности и структуры населения птиц лесных экосистем в градиенте загрязнения изучали в двух регионах: на Среднем и Южном Урале, в окрестностях крупных медеплавильных заводов в г. Ревда Свердловской обл. (СУМЗ, 1991-93 и 1999-2001 гг.) и г. Карабаш Челябинской обл. (КМЗ, 2009 г.). Учеты проведены в типичных для этих регионов типах леса: темнохвойном и мелколиственном на Среднем Урале и мелколиственном на Южном Урале.

Проведенные исследования выявили ряд общих закономерностей. По мере увеличения загрязнения территории сокращаются количество видов, попавших в учеты, общая плотность населения птиц (рис. 4) и биомасса (табл. 9). Различия между участками на Южном Урале значимы при $p = 0,0005$: критерий Краскела-Уоллиса $H(df=9, 40) = 29,75$. Наиболее выраженные эффекты наблюдаются в импактных зонах, на расстояниях до 3-5 км от источников выбросов.



▲ Сред. Урал, хвойный (1) ● Сред. Урал, лиственный (2) ■ Южный Урал (3)

Рисунок 4 – Зависимость плотности населения птиц от расстояния до источника выбросов на Среднем и Южном Урале

Таблица 9 – Обилие основных групп и общая плотность населения птиц (особей/км²) в градиентах токсической нагрузки на Среднем и Южном Урале

Группы видов и показатели	Средний Урал, темнохвойный лес			Южный Урал, мелколиственный лес		
	Зона токсической нагрузки					
	фоно- вая	буферная	импактная	фоно- вая	буферная	импактная
Количество видов в учетах	36,5 ±1,3	32,5 ±1,7	28,5 ±1,4**	14,0 ±1,0	12,6 ±0,7	3,8 ±0,7***
Общая плотность, особей/км ²	1009,2 ±32,7	819,3 ±31,4**	622,8 ±33,9***	498,7 ±136,9	461,7 ±39,5	132,1 ±51,5*
Биомасса, кг/км ²	25,8 ±2,7	23,7 ±3,2	16,1 ±1,0**	11,7 ±2,9	10,2 ±1,3	2,8 ±1,1*
Индекс Бергера-Паркера	0,150	0,129	0,135	0,319	0,316	0,512
Индекс полидоминантности	15,94	16,27	16,17	6,88	6,89	3,31
Типично лесные виды						
Вьюрковые	211,4	173,6	107,6	168,9	147,8	68,0
Мухоловковые	36,2	35,0	27,5	66,1	105,9	22,5
Синицевые	105,6	96,2	43,8	88,1	41,4	0,0
Дятлы	7,6	3,6	1,6	5,8	10,7	1,0
Дрозды <i>Turdus</i>	81,8	21,0	8,4	20,9	6,7	0,4
Виды открытых и кустарниковых местообитаний						
Славковые	126,5	116,8	118,4	80,9	67,5	11,3
Овсянковые	1,3	4,3	28,9	1,9	2,2	8,7
Трясогузковые	29,9	20,9	52,1	32,0	41,3	6,2
Обыкновенная каменка	0	0	1,1	0	0	11,2
Распределение птиц по ярусам гнездования, % от общей плотности						
земля	33,7	35,1	41,4	18,6	22,5	47,4
нижний ярус	19,7	18,3	18,2	6,9	19,7	11,5
дупла	18,6	20,1	19,9	34,1	23,0	3,1
верхний ярус	28,0	26,5	20,5	40,4	34,8	38,0

Примечания – * отличия от фонового показателя значимы при $p < 0,05$;

– ** $p < 0,1$; *** $p < 0,001$

Увеличение степени доминирования массового вида и уменьшение индекса видового разнообразия в импактной зоне по сравнению с контролем отмечено лишь в Карабаше (табл. 9), где деградация лесных экосистем выражена сильнее, чем в Ревде.

Отмечены три основных типа реакции видов на техногенное воздействие. На сильно загрязненной территории исчезают или резко снижают свое обилие типично лесные виды: воробьиные (табл. 9), кулики и ряд других. Пока сохраняется кустарниковая растительность, не зависит от загрязнения обилие пластичных видов, гнездящихся на кустарниках, подросте, земле (славки и пеночки, зарянка, чечевица). Увеличивают свое обилие на загрязненной территории трясогузковые, овсянковые (табл. 9) и синантропные врановые. В населении птиц импактной зоны появляются виды, нехарактерные для ненарушенных лесных местообитаний: *Motacilla alba* и *M. flava*, *Hippolais caligata*, *Oenanthe oenanthe*. Обыкновенная каменка – единственный вид, гнездящийся на техногенной пустоши в Карабаше. Увеличение численности этих видов на нарушенных территориях, тем не менее, не компенсирует выпадение типично лесных. В результате общая плотность населения птиц в зонах загрязнения падает (Бельский, Ляхов, 2003).

Состав доминантов и субдоминантов (доля в сообществе $\geq 5\%$) претерпевает закономерные изменения в градиенте промышленного загрязнения. Во всех зонах загрязнения обоих регионов наиболее высока доля зяблика *Fringilla coelebs* (13,0-51,2 % от общей плотности). На Среднем Урале в порядке убывания за ним следуют на фоновой территории зеленая пеночка *Phylloscopus trochiloides* (10,3 %), зарянка (9,6 %), желтоголовый королек *Regulus regulus* (5,2 %). В импактной зоне состав доминантов существенно обновляется. На второе место после зяблика выходит горихвостка (8,7%), за зарядкой (8,4 %) и зеленой пеночкой (8,1 %) «встраиваются» *Anthus trivialis* (7,4 %) и *Ph. trochilus* (5,6 %) – виды открытых и кустарниковых местообитаний. На Южном Урале субдоминанты слабонарушенных местообитаний пухляк (11,8 %), зеленая пеночка (11,0 %), мухоловка-пеструшка (9,2 %) и лесной конек (6,4 %) в импактной зоне сменяются серой мухоловкой (14,2 %), обыкновенной каменкой (8,4 %) и обыкновенной овсянкой (6,5 %). Изменение состава доминантов и субдоминантов в зоне сильного загрязнения в сторону увеличения численности видов открытых местообитаний и разреженных участков леса отражает общую деградацию лесных экосистем.

Анализ распределения населения птиц по ярусам гнездования показал, что с увеличением токсической нагрузки возрастает доля гнездящихся на земле видов и сокращается доля видов, устраивающих гнезда в верхнем ярусе древостоя (Средний Урал) и в дуплах (Южный Урал) (табл. 9). Такое изменение

ярусной структуры населения птиц связано с угнетением древостоя и сокращением мест, пригодных для гнездования дендрофильных видов.

Глава 8. ВКЛАД ПРЯМОГО И ОПОСРЕДОВАННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ В ВЕЛИЧИНУ ЭФФЕКТОВ

Прямое воздействие загрязнения на птиц связано с поступлением токсикантов в организм и проявляется на суборганизменном уровне в изменении физиологических процессов, на организменном – в повышенной аккумуляции металлов, на популяционном – в увеличении потоков химических элементов через локальные группировки и возрастании смертности особей. На ценотическом уровне прямое токсическое действие вряд ли имеет место: поскольку в реальных условиях воздействия промышленных выбросов летальные дозы токсикантов не достигаются, а население птиц способно быстро восстанавливаться за счет иммиграции, изменения структуры сообщества птиц объясняются не гибелью сверхчувствительных видов, а изменением среды обитания.

Опосредованное воздействие загрязнения на организменном уровне связано с нарушением обмена веществ и снижением иммунитета; на популяционном уровне - с изменениями возрастной, размерной и фенотипической структуры популяции, сроков размножения, обилия корма. Погодные условия также способны модифицировать величину эффекта.

Следует отметить, что ни один из отдельно взятых факторов не способен самостоятельно объяснить изменчивость тех или иных показателей птиц в градиенте загрязнения.

Для оценки влияния совокупности факторов на репродуктивные показатели птиц мы провели множественный регрессионный анализ. По данным 1997-2008 гг. исследована зависимость размера кладки мухоловки-пеструшки и количества слетков на инкубированную кладку от величины токсической нагрузки на экосистемы (Т), стандартизованной по годам даты начала кладки (L) и возраста самок (F). За величину токсической нагрузки на экосистему для каждой конкретной площадки мы приняли среднее отношение к фоновым концентрациям Cu, Pb, Cd и Zn в почве. Чтобы устранить зависимость репродуктивных показателей и даты начала кладки от года исследований, мы стандартизовали эти показатели по формуле $(x_i - x_{cp})/SD$, где x_i – показатель для отдельного гнезда, x_{cp} – среднее для всех гнезд данного года, SD – стандартное отклонение показателя для данного года. Учетная единица здесь – показатель для отдельного гнезда.

В результате пошагового регрессионного анализа получены следующие уравнения:

$$SC = -0,17 - 0,05 * T - 0,43 * L + 0,28 * F, \quad R^2 = 0,407, \quad df = 3, \quad 804, \quad p < 0,001$$
$$SN_f = 0,03 - 0,06 * T - 0,33 * L + 0,20 * F, \quad R^2 = 0,384, \quad df = 3, \quad 748, \quad p < 0,001,$$

где SC и SN_f - стандартизованные размер кладки и количество слетков на инкубированную кладку. Влияние каждого рассмотренного фактора на репродуктивные показатели высоко значимо, но неодинаково на разных стадиях гнездового цикла (табл. 10). Так, доля дисперсии, объясняемая токсической нагрузкой, возрастает в 2,5 раза на стадии выкармливания, а доля дисперсии, обусловленная сроками размножения и возрастом самки, уменьшается вдвое. Возрастание вклада загрязнения в изменчивость репродуктивных показателей связано с тем, что на поздних стадиях гнездования негативное воздействие на взрослых птиц дополняется воздействием на потомство, которое, в силу несовершенства физиологических гомеостатических механизмов, более чувствительно к интоксикации по сравнению с взрослыми.

Таблица 10 – Доля дисперсии (R^2) репродуктивных показателей мухоловки-пеструшки, объясняемая разными факторами, и уровень значимости p

Фактор	Стандартизованный размер кладки		Стандартизованное количество слетков	
	R^2	p	R^2	p
Токсическая нагрузка	0,106	<0,001	0,261	<0,001
Стандартизованная дата начала кладки	0,286	<0,001	0,116	<0,001
Возраст самки	0,017	<0,001	0,009	<0,001

Зависимость размера кладки мухоловки-пеструшки от зоны загрязнения, биотопа (лиственный и хвойный) и характера весны (сумма положительных температур апреля) проанализирована по данным 1989-2007 гг. (учетная единица – средний показатель для конкретной площадки в конкретный год). Трехфакторный дисперсионный анализ показал значимое влияние на размер кладки факторов «зона загрязнения» ($F=70,54$, $df=2$, 125 , $p<0,001$) и «характер весны» ($F=3,76$, $df=2$, 125 , $p<0,05$), однако влияние «биотопа» ($F=2,76$, $df=1$, 125 , $p>0,05$), а также взаимодействия факторов были не значимы.

После объединения данных обоих биотопов зависимость размера кладки от токсической нагрузки (T) и суммы положительных температур апреля (A) приняла вид:

$$C = 6,37 - 0,109 \cdot T + 0,004 \cdot A, R^2 = 0,605, df = 2, 116, p < 0,001$$

Влияние обоих факторов высоко значимо ($p < 0,001$), загрязнение объясняет 57,5 % дисперсии, а характер весны – 3,6 %.

Для оценки вклада характеристик местообитания и загрязнения среды в изменчивость населения птиц проанализирована связь между этими параметрами на примере Южного Урала. В качестве независимых переменных выбраны расстояние от источника выбросов (D), высота древостоя (H), доля березы в

составе древостоя (В, проведено угловое преобразование данных), проективное покрытие древесного яруса (С), состояние подлеска и подроста (U; 0-нет, 1-редкий, 2-средней густоты, 3-густой). Расстояние от источника выбросов использовано в качестве меры токсической нагрузки на экосистемы ввиду неполноты данных по уровням загрязнителей в окружающей среде.

В результате пошагового регрессионного анализа получено следующее уравнение для плотности населения птиц (Р):

$$P = -3,31 + 23,33 \cdot H - 112,95 \cdot B + 2,41 \cdot C + 42,345 \cdot U; R^2 = 0,513; F(4,35)=11,264; p<0,00001.$$

Наибольший вклад в изменчивость плотности населения птиц вносит высота древостоя, ее включение в модель объясняет 49,5 % дисперсии. Доля березы в древостое объясняет 3,2 % дисперсии. Плотность населения птиц увеличивается со снижением доли березы, т.е. с увеличением видового разнообразия древесного яруса.

Для среднего количества видов в учетах (N) получено уравнение:

$$N = 0,95 + 0,55 \cdot H - 2,48 \cdot B + 0,06 \cdot C + 0,07 \cdot D; R^2 = 0,652; F(4,35)=19,285; p<0,001.$$

На этот показатель значимо влияют лишь высота древостоя ($R^2 = 0,582$) и доля березы ($R^2 = 0,060$). Биомасса населения птиц значимо зависела лишь от высоты древостоя ($R^2 = 0,392$).

Проведенный анализ показывает тесную связь населения птиц с характеристиками их местообитаний. По-видимому, естественные факторы оказывают на «облик» сообщества большее влияние, чем фактор загрязнения среды. Воздействие последнего проявляется в той мере, в какой он влияет на характеристики местообитаний. К аналогичным выводам пришли другие авторы (Eeva et al., 2002), изучавшие изменение населения птиц в градиенте загрязнения в сосновых лесах Финляндии.

Глава 9. РОЛЬ ПТИЦ В БИОГЕННЫХ ЦИКЛАХ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ

Аккумуляция тяжелых металлов в организме птиц. Проанализировано накопление Cu, Zn, Pb и Cd в организме птенцов мухоловки-пеструшки перед вылетом из гнезда (в возрасте 14 дней) в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода (Тяжелые металлы..., 2004). Накопление металлов зависит от органа (табл. 11).

Расположив органы в порядке убывания концентраций (три органа с наибольшими значениями), получим на фоновой территории для меди ряд: печень > почки > мышцы; для цинка скелет > перья > печень; для свинца почки > скелет > печень; для кадмия почки > печень > легкие (табл. 11). На импактной территории указанные ряды интенсивности накопления сохраняются.

Концентрации металлов в большинстве органов птиц отражают интенсивность загрязнения территории. Наиболее ярко это проявляется для скелета и перьев, а из металлов – для Pb (табл. 11). Средние концентрации большинства металлов (Zn, Pb, Cd) в тушках птиц в зоне сильного загрязнения значительно превышали таковые в контроле.

Таблица 11 – Концентрации тяжелых металлов (мкг/г воздушно-сухой массы, среднее \pm SE) в отдельных органах и в тушке мухоловки-пеструшки в фоновой (ф), буферной (б) и импактной (и) зонах загрязнения. Средний Урал, 2000 г.

Орган	Зона	n	Металлы			
			Cu	Zn	Pb	Cd
перья	ф	17	12,6 \pm 1,0	158,5 \pm 4,0	4,4 \pm 1,5	0,67 \pm 0,09
	б	10	12,3 \pm 0,7	164,5 \pm 2,6	9,3 \pm 1,8 *	0,53 \pm 0,1
	и	11	19,8 \pm 1,9 *	174,9 \pm 7,3	19,2 \pm 1,6 *	0,79 \pm 0,19
скелет	ф	14	3,9 \pm 0,4	195,8 \pm 7,7	19,2 \pm 3,1	0,44 \pm 0,10
	б	10	4,3 \pm 0,4	238,4 \pm 18,4*	51,6 \pm 6,2 *	0,73 \pm 0,13
	и	11	5,2 \pm 0,4 *	242,6 \pm 14,2 *	128,0 \pm 14,8 *	0,50 \pm 0,12
печень	ф	17	21,8 \pm 1,6	107,3 \pm 9,8	10,4 \pm 1,2	1,44 \pm 0,22
	б	9	15,6 \pm 1,0	136,4 \pm 14,2	8,5 \pm 1,3	0,91 \pm 0,18
	и	11	25,2 \pm 2,9 *	151,9 \pm 15,2*	15,6 \pm 1,9*	2,39 \pm 0,34 *
почки	ф	17	21,9 \pm 1,2	84,5 \pm 17,0	22,7 \pm 3,4	1,86 \pm 0,45
	б	9	19,0 \pm 1,1	60,5 \pm 5,6	27,1 \pm 6,6	2,47 \pm 0,55
	и	11	23,1 \pm 1,5	81,7 \pm 8,0	22,4 \pm 4,3	7,47 \pm 2,11*
легкие	ф	16	5,5 \pm 0,4	68,8 \pm 2,0	2,7 \pm 0,8	1,65 \pm 0,33
	б	10	6,9 \pm 0,4	71,5 \pm 5,0	3,3 \pm 1,6	4,41 \pm 0,77 *
	и	11	7,2 \pm 0,9 *	85,7 \pm 5,3 *	4,5 \pm 1,9	2,02 \pm 0,60
мышцы	ф	17	14,1 \pm 0,4	41,6 \pm 3,0	3,1 \pm 0,4	0,20 \pm 0,05
	б	9	13,5 \pm 0,5	35,3 \pm 1,0	1,9 \pm 0,4	0,27 \pm 0,08
	и	10	15,3 \pm 0,6	45,2 \pm 3,7	3,4 \pm 0,6*	0,18 \pm 0,09
Все тело	ф	17	7,2 \pm 0,5	76,4 \pm 4,7	4,1 \pm 0,3	0,41 \pm 0,03
	б	13	9,8 \pm 1,8	84,1 \pm 4,7	7,3 \pm 0,8 *	0,46 \pm 0,04 *
	и	11	8,5 \pm 0,6	98,0 \pm 7,2 *	20,0 \pm 2,6 *	0,92 \pm 0,16 *

Примечание – * отличия от фонового показателя значимы при $p < 0,05$ (однофакторный ANOVA, тест Шеффе)

Миграция тяжелых металлов в системе трофических уровней, включающей птиц. В 1998-2000 гг. исследовали закономерности накопления тяжелых металлов компонентами экосистем южной тайги Урала, представляющими всю совокупность трофических уровней: почва, продуценты (растения) и консументы трех уровней (беспозвоночные фитофаги, хищники и насекомоядные

птицы). Исследования проведены на фоновой территории и в условиях интенсивного химического загрязнения.

Для всех рассмотренных металлов первичные продуценты выступают в качестве фильтра, предотвращающего поступление их избытка в биогенный цикл. На последующих трофических уровнях поведение разных металлов специфично. В естественных условиях Zn и Cd накапливаются у хищных беспозвоночных, Cu у беспозвоночных-фитофагов, т.е. на промежуточных трофических уровнях. Лишь Pb способен в наибольшей степени аккумулироваться у высших консументов (позвоночных), что связано с наличием у этих животных минерального скелета – депо этого остеотропного элемента.

Химическое загрязнение модифицирует «поведение» тяжелых металлов в пищевой цепи. В целом хищные беспозвоночные сохраняют свою роль звена с максимальным накоплением этих элементов. На уровне высших консументов (позвоночные) происходит «очищение» пищевой цепи. В общем, в условиях химического загрязнения среды миграция тяжелых металлов по трофическим уровням лесных экосистем возрастает.

Участие птиц в биогенном круговороте тяжелых металлов связано с их аккумуляцией в биомассе птиц, транзитом через организм с кормом и переносом на более или менее далекие расстояния во время сезонных миграций. Накапливаемое локальной группировкой количество металлов определяется произведением общей массы особей на концентрации элементов.

При расчете транзитного потока металлов учтено количество пищи, потребляемой взрослыми мухоловками-пеструшками на протяжении всего гнездового цикла, а также птенцами в период пребывания в гнезде. Количество поглощаемого птенцами корма рассчитано на основе собственных данных по частоте кормления и массе пищевого комка. Для оценки корма, потребляемого взрослыми птицами, рассчитали энергию, расходуемую в гнездовой период на размножение и самоподдержание. Средние затраты энергии на попытку размножения в разных зонах загрязнения оценены нами ранее (глава 6). Эта энергия переведена в количество съеденного корма на основании данных по содержанию усвояемой энергии в сухой массе беспозвоночных (Дольник, Постников, 1990).

Количество металлов, проходящее транзитом через желудочно-кишечный тракт (ЖКТ) птиц, на 2 порядка превышает количество, аккумулированное в биомассе (табл. 12). Различия между зонами в накоплении металлов в биомассе определяются величинами изменения их концентраций, биомассы выводков и плотности населения птиц в градиенте загрязнения. Здесь имеют место два разнонаправленных процесса. По мере роста загрязнения территории содержание металлов в теле птиц увеличивается, а биомасса выводка и обилие птиц снижаются. Если темпы увеличения концентраций металлов в градиенте загрязнения

превышают кратность снижения биомассы птиц одного гнезда (1,8 раза), то накапливаемое в биомассе одного выводка количество элементов в импактной зоне превышает фоновое. Это отмечено для токсичных Cd и Pb, концентрации которых увеличиваются в 2,3 и 4,9 раза соответственно. Для физиологически значимых Cu и Zn, концентрации которых увеличиваются менее интенсивно (в 1,2 и 1,3 раза соответственно), их количество в биомассе выводка на фоновой территории выше, чем в импактной.

Количество металлов, накапливаемое в биомассе локальных группировок мухоловки-пеструшки, в фоновой зоне во всех случаях больше, чем в импактной, ввиду очень больших различий между зонами плотности населения модельного вида (в 7,2 раза).

Таблица 12 – Потоки металлов за гнездовой цикл (мг на гнездо и на 1 га) и их аккумуляция (мг на гнездо и на 1 га) в биомассе локальных группировок мухоловки-пеструшки в период вылета слетков в двух зонах загрязнения

Учетная единица	Металлы, зоны загрязнения					
	Cu		Cd		Pb	
	фоно- вая	импакт ная	фоно- вая	импакт ная	фоно- вая	импакт ная
Аккумуляция металлов в биомассе						
Родители и птенцы, мг/гнездо	0,204	0,133	0,012	0,015	0,116	0,314
Локальная группировка, мг/га	0,055	0,008	0,003	0,001	0,031	0,018
Транзит металлов						
Гнездо	13,406	19,207	2,521	3,538	2,745	9,155
в т.ч.: родители	9,086	15,443	1,709	2,845	1,860	7,361
птенцы	4,320	3,764	0,812	0,693	0,885	1,794
Локальная группировка, мг/га	360,265	111,338	67,753	20,510	73,767	53,069

Потоки металлов через ЖКТ птиц-родителей во всех случаях больше, чем транзит через птенцов, что в первую очередь связано с большей продолжительностью пребывания взрослых мухоловок-пеструшек на гнездовом участке (40-50 дней при 15 или чуть более – у птенцов). Транзит всех рассмотренных металлов через организм родителей в импактной зоне превышает фоновые уровни, отражая различия между зонами концентраций металлов в корме. Транзит металлов через птенцов зависит как от их содержания в корме, так и от количества птенцов в выводке. Поскольку интенсивность накопления Cu, Zn и Cd в

корме мухоловки-пеструшки отстает от изменения массы потребляемого корма в градиенте загрязнения (средневзвешенные концентрации в корме увеличиваются в 2,2, 1,9 и 2,2 раза соответственно, а масса корма для среднего выводка уменьшается в 2,6 раза), их потоки через птенцов в фоновой зоне больше, чем в импактной. И лишь для Рb, средневзвешенная концентрация которого в корме увеличивается в 5,3 раза, транзит через птенцов в импактной зоне превышает фоновый.

Расчет потоков металлов через локальные группировки мухоловки-пеструшки во всех случаях показывает большие величины на фоновой территории по сравнению с импактной. Это связано с тем, что обилие птиц вносит наибольший вклад в изменение общего потока химических элементов по сравнению с остальными показателями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предлагаемый подход к оценке величины токсической нагрузки на птиц в природе основан на расчете потоков химических элементов через организм с кормом. Учет биомассы и химического состава компонентов корма дифференцированно по разным таксонам позволяет выделить вклад каждого компонента в поступление токсикантов и вскрыть причины различий между видами в величине токсической нагрузки. Сравнение показало, что при совместном обитании в одном биотопе виды даже одного трофического уровня (насекомоядные птицы) могут различаться по величине нагрузки и ее динамике в градиенте загрязнения. Увеличение доли личинок чешуекрылых в рационе птенцов в зоне сильного загрязнения можно рассматривать как явление, позволяющее снизить токсическую нагрузку. Напротив, возрастание доли пауков в корме способствует увеличению поступления металлов в организм птиц.

На молекулярном и клеточно-тканевом уровнях воздействие комплексного полиметаллического загрязнения затрагивает важнейшие системы организма. Увеличение относительной массы печени в связи с интенсификацией процессов детоксикации организма, усилением метаболизма и биосинтеза, изменения в лейкоцитарной формуле укладываются в рамки адаптационных возможностей организма. Угнетение дыхательной функции крови (анемия), нарушение обмена кальция, снижение иммунитета и дестабилизация онтогенеза носят патологичный характер.

Реакции организменного уровня включают уменьшение среднего объема и доли мелких яиц по мере увеличения токсической нагрузки, уменьшение массы, размеров тела и степени развития оперения слетков воробьиных, дестабилизацию онтогенеза. Элиминацию отстающих в развитии птенцов можно рассматривать как плату за размножение на импактных территориях.

Эффекты популяционного уровня включают запаздывание сроков размножения в импактных зонах, изменение структуры популяции в сторону увеличения доли молодых, более мелких особей и светлых фенотипов. Наряду с прямым токсическим действием эти факторы оказывают опосредованное влияние загрязнения на репродуктивные показатели, во многом определяющие поддержание локальных группировок птиц в зонах загрязнения. Увеличение смертности потомства в условиях загрязнения приводит к повышению средне-популяционных затрат энергии на воспроизводство. Выраженность токсических эффектов возрастает в ряду: большая синица – московка - обыкновенная горихвостка - мухоловка-пеструшка. Различия в величине токсической нагрузки (более высокой у мухоловки-пеструшки по сравнению с московкой) приводят к различиям в величине эффектов у разных видов. Для мухоловки и горихвостки импактные территории становятся “черной дырой” (Лебедева, 1996), поскольку их поселения в условиях высокой токсической нагрузки не воспроизводят себя и существуют за счет притока особей извне.

Реакции ценотического уровня представляют собой сокращение общего и частного обилия в импактных зонах, биомассы населения, уменьшение видового разнообразия, изменение структуры населения в сторону увеличения обилия видов открытых местообитаний и уменьшения доли дендрофильных видов. Эти эффекты отражают общую деградацию лесных экосистем. Таким образом, на уровне сообщества загрязнение воздействует главным образом опосредованно – через изменение среды обитания.

В заключение отметим, что токсическая обусловленность эффектов наиболее выражена на низких уровнях организации и поздних стадиях гнездового цикла. Естественные факторы приобретают все большее значение в ответных реакциях птиц по мере повышения структурно-функционального уровня организации. Совместное воздействие ряда факторов (погодно-климатические, паразитарная инвазия) экстремальной величины и загрязнения может усиливать величину эффекта.

Анализ собственных и литературных данных убеждает в том, что показанные нами эффекты токсического воздействия на птиц выходят за рамки региональной специфики и подчиняются общим закономерностям. Общность эта, при всем своеобразии каждого импактного региона, обусловлена сходным изменением геохимической среды (биогенных циклов химических элементов), однотипной трансформацией местообитаний, едиными механизмами защиты на молекулярном и тканевом уровнях. Различия в выраженности эффектов воздействия в разных регионах связаны с величиной токсической нагрузки, спецификой экосистем и видового состава населения птиц, а также природных абиотических факторов.

ВЫВОДЫ

1. Изменение состава корма лесных насекомоядных птиц на территории импактных регионов обусловлено химическим загрязнением и вызванной им деградацией местообитаний. Вблизи источника выбросов уменьшается разнообразие рациона, возрастает доля нехарактерных кормовых объектов, увеличивается изменчивость размеров приносимых птенцам беспозвоночных. В условиях загрязнения обилие корма не является лимитирующим фактором для пластичных видов.

2. При сосуществовании в одном местообитании разные виды могут испытывать разную токсическую нагрузку. Так, на загрязненной территории содержание металлов в корме мухоловки-пеструшки больше, чем москочки. Поступление токсикантов в организм птиц определяется структурой рациона и уровнями загрязнения кормовых объектов. Увеличение доли личинок чешуекрылых в рационе птенцов всех видов в импактной зоне обеспечивает относительное снижение токсической нагрузки, а увеличение доли пауков – ее повышение.

3. Тяжелые металлы способны вызвать серьезные изменения на суборганизменных уровнях. На молекулярном уровне - активизация системы детоксикации, от эффективности которой зависит воздействие на ДНК. Увеличение печени и изменение лейкоцитарной формулы укладываются в рамки адаптационных возможностей организма. Угнетение дыхательной функции крови, нарушение обмена кальция, снижение иммунитета, дестабилизация онтогенеза носят патологичный характер.

4. На организменном уровне отмечены уменьшение среднего объема и увеличение доли мелких яиц у модельных видов в условиях загрязнения (с 3,6-5,4 % до 13-48,7 %). У слетков могут регистрироваться снижение массы тела по сравнению с контролем, отставание в развитии и увеличение изменчивости морфологических показателей. Элиминацию неполноценных птенцов можно рассматривать как плату за размножение на загрязненных территориях.

5. На импактной территории регистрируются сдвиги важных популяционных параметров птиц: изменение возрастного состава в сторону омоложения, фенотипической и размерной структуры, снижение выживаемости самок, отставание от контроля сроков размножения, увеличение смертности и уменьшение эффективности размножения. В силу этого разные локальные группировки вносят неодинаковый вклад в воспроизводство видовых популяций. Роль иммиграции в поддержании локальных группировок птиц возрастает с увеличением токсической нагрузки.

6. Эффекты ценотического уровня включают сокращение видового богатства, уменьшение общей плотности и биомассы (в 1,4-1,8 раз на Среднем и 3,7-4,2 на Южном Урале), замещение типично лесных видами открытых местооби-

таний; уменьшение доли видов, гнездящихся в верхнем ярусе древостоя, и увеличение доли видов, гнездящихся на земле (до 41-47 %). Эти эффекты связаны с деградацией лесных экосистем в градиенте промышленного загрязнения.

7. Токсическая обусловленность ответных реакций более четко прослеживается на низких структурно-функциональных уровнях (активизация системы детоксикации, анемия, нарушение обмена Са) и поздних стадий гнездового цикла. Причинно-следственные связи между эффектами разных уровней становятся менее очевидными при повышении структурно-функционального уровня.

8. В природных условиях прямое действие загрязнения на птиц дополняется опосредованным, связанным с изменением геохимической среды, местобитаний (защитных и кормовых свойств), структуры популяции, воздействием паразитов. Значение их возрастает с повышением структурно-функционального уровня. Неблагоприятные погодно-климатические условия усугубляют токсическое воздействие на размножение птиц.

9. Закономерности миграции металлов по пищевым цепям специфичны. Цинк и кадмий накапливаются у хищных беспозвоночных, медь у беспозвоночных-фитофагов, а свинец у насекомоядных птиц. В условиях загрязнения накопление металлов возрастает в ряду: продуценты – фитофаги - хищные беспозвоночные и снижается у насекомоядных птиц. Потоки металлов через локальные группировки модельного вида птиц на импактной территории меньше, чем на фоновой, поскольку плотность населения птиц вносит наибольший вклад в изменение общего потока химических элементов по сравнению с остальными показателями.

Список основных публикаций по теме диссертации

Статьи, опубликованные в журналах, рекомендованных ВАК:

1. Безель В.С. Репродуктивные показатели птиц-дуплогнезdnиков в условиях техногенного загрязнения среды обитания / В.С. Безель, **Е.А. Бельский** // Докл. Рос. акад. наук. 1994. Т. 338, № 4. С. 555-557.
2. **Бельский Е.А.** Ранние стадии гнездового периода птиц-дуплогнезdnиков в условиях техногенного загрязнения / Е.А. Бельский, В.С. Безель, Э.А. Поленц // Экология. 1995а. № 1. С. 46-52.
3. **Бельский Е.А.** Характеристика репродуктивных показателей птиц-дуплогнезdnиков в условиях техногенного загрязнения / Е.А. Бельский, В.С. Безель, А.Г. Ляхов // Экология. 1995б. № 2. С. 146-152.
4. Безель В.С. К проблеме вариабельности показателей воспроизводства в популяциях животных при токсическом загрязнении среды обитания / В.С. Безель, **Е.А. Бельский**, С.В. Мухачева // Экология. 1998. № 3. С. 217-223.

5. Изменчивость популяционных параметров: адаптация к токсическим факторам среды / В.С. Безель, В.Н. Позолотина, **Е.А. Бельский**, Т. В. Жуйкова // Экология. 2001. № 6. С. 447-453.
6. Сообщества птиц, заселяющих искусственные гнездовья, в градиенте природных и антропогенных экологических факторов на Среднем Урале / **Е. А. Бельский**, А. Г. Ляхов, В. А. Коровин, И. Ф. Вурдова // Сиб. экол. журн. 2002. Т. 9, № 4. С. 417-423.
7. Безель В.С. Мультиэлементный анализ костной ткани тетеревиных Среднего Урала / В.С. Безель, **Е.А. Бельский** // Экология. 2003. №1. С. 66-68.
8. Бельский Е.А. Реакции населения птиц южной тайги Среднего Урала на техногенное загрязнение среды обитания / **Е.А. Бельский**, А.Г. Ляхов // Экология. 2003. № 3. С. 200-207.
9. Бельский Е. А. Окраска брачного наряда самцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*, Passeriformes, Muscicapidae) на Среднем Урале / **Е.А. Бельский**, А.Г. Ляхов // Зоол. журн. 2004. Т. 83, № 12. С. 1468-1475.
10. **Бельский Е.А.** Репродуктивные показатели мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* Pall. и морфофизиологические характеристики ее птенцов в условиях техногенного загрязнения местообитаний / Е.А. Бельский, Н.В. Лугаськова, А.А. Карфидова // Экология. 2005. № 5. С. 362-369.
11. Лугаськова Н.В. Гематологические характеристики мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) в условиях промышленного загрязнения / Н.В. Лугаськова, А.А. Карфидова, **Е.А. Бельский** // Сиб. экол. журн. 2005. № 3. С. 507-514.
12. Микроэлементный состав костной ткани тетеревиных и сов Урала / В.С. Безель, **Е.А. Бельский**, Н.Г. Курамшина, Л.Н. Мартыненкова // Сиб. экол. журн. 2005. № 3. С. 489-496.
13. **Бельский Е.А.** Структура рациона птенцов мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* в условиях промышленного загрязнения / Е.А. Бельский, Е.А. Бельская // Экология. 2009. № 5. С. 363-371.
14. Eeva T. Environmental pollution affects genetic diversity in wild bird populations / T.Eeva, **E.Belskii**, В. Kuranov // Mutation Research: Genetic Toxicology and Environmental Mutagenesis. 2006. Vol. 608, Issue 1. P. 8-15.
15. Eeva T. Local survival of pied flycatcher males and females in a pollution gradient of a Cu-smelter / T. Eeva, H. Hakkarainen, **E. Belskii** // Environmental Pollution. 2009. Vol. 157, № 6. P. 1857-1861.

Публикации в прочих изданиях:

16. Поленц Э.А. О влиянии техногенного загрязнения на репродуктивные показатели птиц / Э.А. Поленц, **Е.А. Бельский** // Очерки по экологической диагностике: сб. науч. тр. Свердловск: УрО АН СССР, 1991. С. 68-74.

17. О размножении мухоловки-пеструшки в условиях техногенного загрязнения / **Е.А. Бельский**, Н.Ф. Бабушкина, З.Л. Степанова, Э.А. Поленц // Чтения памяти профессора В.В. Станчинского. Смоленск: СГПИ, 1992. С. 85-88.
18. **Бельский Е.А.** Население птиц / Е.А. Бельский, А.Г. Ляхов, Э.А. Поленц // Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем / Е.Л. Воробейчик [и др.]. Екатеринбург: Наука, 1994. С. 193-204.
19. **Бельский Е.А.** О связи массы птенцов дуплогнездников с техногенным загрязнением / Бельский Е.А. // Биота Урала: информ. материалы. Екатеринбург: УрО РАН, 1994. С. 8-9.
20. **Бельский Е.А.** О влиянии промышленного загрязнения на состояние птенцов лесных птиц-дуплогнездников / Е.А. Бельский, З.Л. Степанова // Чтения памяти профессора В.В. Станчинского. Смоленск, 1995. Вып. 2. С. 96-99.
21. **Бельский Е.А.** Изменчивость морфологических характеристик потомства дуплогнездников в градиенте техногенного загрязнения среды обитания / Бельский Е.А. // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровне: материалы конф. молодых ученых-экологов Урал. региона. Екатеринбург, 1997. С. 24-34.
22. **Бельский Е.А.** Моллюски в питании некоторых лесных птиц в южной тайге Урала / Е.А. Бельский, И.М. Хохуткин, М.Е. Гребенников // Рус. орнитол. журн. Экспресс-вып. 1998. № 44. С. 13-18.
23. **Бельский Е.А.** Влияние загрязнения среды на население птиц южной тайги Среднего Урала / Е.А. Бельский, А.Г. Ляхов // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии: материалы междунар. конф. Казань: Матбугат йорты, 2001. С. 77-78.
24. **Бельский Е.А.** Влияние загрязнения среды на репродуктивные показатели дуплогнездников в южной тайге Среднего Урала / Е.А. Бельский, А.Г. Ляхов // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии: материалы междунар. конф. Казань: Матбугат йорты, 2001. С. 78-79.
25. **Бельский Е.А.** Состояние орнитофауны // Экологическая токсикология: учебн. пособие. Екатеринбург: УрГУ, 2001. С. 65-85.
26. **Бельский Е. А.** О влиянии загрязнения среды и некоторых естественных факторов на размеры яиц мухоловки-пеструшки на Среднем Урале / Е. А. Бельский // Актуальные проблемы оологии: материалы III междунар. конф. стран СНГ / отв. ред. С. М. Климов. Липецк, 2003. С. 33-36.
27. **Бельский Е.А.** Птицы / Е.А. Бельский, В.С. Безель // Рассеянные элементы в бореальных лесах / отв. ред. А.С. Исаев. М.: Наука, 2004. С. 273-289.
28. **Бельский Е.А.** Цветовые морфы самцов мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* Pall. на юге Свердловской области / Е.А. Бельский // Четвертые научные чтения памяти профессора В.В. Станчинского. Смоленск, 2004. С. 326-329.

29. Тяжелые металлы в трофических цепях лесных экосистем Среднего Урала (экотоксикологический аспект) / В.С. Безель, **Е.А. Бельский**, А.И. Ермаков, Л.В. Ракитина // Урал. Радиация. Реабилитация. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. С. 315-339.
30. **Бельский Е. А.** О фенотипическом составе и воспроизводстве популяции мухоловки-пеструшки Среднего Урала / Е.А. Бельский // Материалы Сибирской орнитологической конференции, посвященной памяти и 70-летию Э.А. Ирисова. Барнаул, 2005. С. 66-70.
31. Токсическое загрязнение среды: что приобретает и что теряет популяция в процессе адаптации / В. С. Безель, **Е. А. Бельский**, Т. В. Жуйкова, О. А. Северюхина // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. Вып. 1(9). С. 12-26.
32. **Бельский Е.А.** Об энергетической «цене» потомства мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pallas, 1764) при химическом загрязнении среды / Е.А. Бельский, В.С. Безель // Zoocenosis-2007. Biodiversity and role of animals in ecosystems: материалы IV междунар. конф. Днепропетровск, 2007. С. 416-418.
33. **Бельский Е.А.** Особенности накопления тяжелых металлов в организме муравьев в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода / Е.А. Бельский, А.В. Гилев // Пробл. биогеохимии и геохим. экологии. 2007. №2(4). С. 92-97.

Подписано в печать 15.01.2010 г. Формат 60x84 1/16
Усл. печ. л. 2,0. Тираж 120 экз. Заказ № 12

Отпечатано в типографии Института экономики УрО РАН
620014, г. Екатеринбург, ул. Московская, 29. Тел: (343) 371-16-12