

## Зоологические аспекты экологической сукцессии на выровненном отвале Назаровского углераза КАТЭКа в Красноярском крае

В. Г. МОРДКОВИЧ, И. И. ЛЮБЕЧАНСКИЙ

*Институт систематики и экологии животных СО РАН  
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11  
E-mail: lubech@gmail.com*

Статья поступила 27.09.2018

После доработки 20.11.2018

Принята к печати 20.11.2018

### АННОТАЦИЯ

На выровненных буроугольных отвалах на юге Красноярского края (Назарово, Канско-Ачинский топливно-энергетический комплекс, КАТЭК) в 1983–1985 гг. исследовано население жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae). Всего обследовано семь участков, возрастом от нескольких недель до 26 лет. Изменение численности и видового богатства населения жужелиц в ряду разновозрастных сообществ имеет волнообразный характер. Повышенными значениями демографических параметров выделяются три сообщества: пионерное, возрастом менее года, инициальное, возрастом два года, и медиальное, возрастом 26 лет. Три сообщества, эталонные для названных этапов, выделяются каждое своим набором видов-преферентов с повышенной плотностью популяций в ключевых местообитаниях. За 25 лет сукцессии в карабидоценозах третьего типа ценотической стратегии (специфических комбинаций адаптивных тактик) постепенно замещаются в следующей последовательности: пионеры-экстремалы → рудералы → стресс-толеранты. Параметры сукцессии таксоценоза жужелиц и порядок замещения их сообществ на выровненном отвале коренным образом отличаются от таковых с дифференциацией местообитаний по мезорельефу. В условиях холмисто-лощинного рельефа состав и структура населения жужелиц к 25 годам приблизились к нативным эталонам лесостепного биома гораздо ближе, чем в плакорных условиях нивелированного отвала.

**Ключевые слова:** жужелицы, карьеры, сукцессии, жизненная стратегия.

По мере увеличения масштабов, интенсивности и разнообразия антропогенных воздействий на природу усиливается интерес биологов к проблемам динамической экологии. С 1970–1980-х гг. и до настоящего времени ей посвящено более половины биологической литературы, издаваемой в мире [Миркин, Наумова, 2012]. Особенно большое внимание уделяется экологическим сукцессиям [Pormenter, Mastahon et al., 1987; Сукцессии..., 1993;

Frouz et al., 2008; Титлянова, Самбуу, 2016]. Острые дискуссии ведутся о типологии сукцессий, их совместимости у разных таксонов биоты, о зависимости саморазвития сообществ от экологических связей не только внутри изучаемого сообщества, но и в соседних, о правомочности и целесообразности аналогий между хронологическими последовательностями сообществ в одном местообитании и последовательностями разновозрастных экосистем, рассредоточенных в пространстве,

© Мордкович В. Г., Любечанский И. И., 2019

о роли абиотических трендов как триггеров сукцессии [Johnson, Miyanishi, 2008; Миркин, Наумова, 2012; Морджович, 2017].

Указанные проблемы, трудно обозримые в интегральной динамике сложноорганизованных нативных экосистем, более очевидны в предельно упрощенных экосистемах техногенных отвалов. Площадь техноземов стремительно растет, предоставляя экологам уникальный шанс экспериментировать с разными вариантами сукцессий, происходящих в нетрадиционном режиме на высоких скоростях. Отмеченные перспективы привлекают к техногенным отвалам и их биоте повышенное внимание специалистов разного профиля. Уже первые исследования на отвалах бурогольных бассейнов в Европе, Северной Америке, Сибири принесли неожиданные результаты, коренным образом изменившие отношение ко многим, незыблемым до того, канонам сукцессионной теории, сформулированных классиками фитоценологии применительно к нативным экосистемам [Clements, Shelford, 1939; Grime, 1979; Миркин, Наумова, 2012]. Оказалось, что пионерами-зачинателями сукцессии служат не высшие растения-рудералы, а беспозвоночные животные-эдафобионты, обладающие приспособлениями для пассивной и активной форезии, десантирующиеся на отвалы в первые часы его возникновения, формирующие функционально эффективные сообщества задолго до подключения к сукцессии растений [Dunger, 1968]. Далее выяснилось, что первые экологические связи в экосистемах отвалов формируются беспозвоночными-утилизаторами мортмассы, унаследованной от прежней погибшей экосистемы или занесенной ветром и водой из окружающих нативных ценозов. Благодаря деятельности утилизаторов, в верхнем слое субстрата отвалов в инертной доголе среде активно развиваются процессы гумификации (0,5 мг С/год на 1 г субстрата в первые 30 лет) и вскоре начинают доминировать над минерализацией, создавая условия, необходимые для прорастания семян растений-рудералов [Сукцессии..., 1993; Торп et al., 2001; Шугалей, 2009]. Установлено, что на территории отвалов, в частности угольных предприятий, образуются и последовательно сменяют друг друга экосистемы, невозможные в нативных ландшафтах, но, тем не менее, сохраняющие зональную направленность

сукцессионного развития. Однако, как показывает практический опыт, они даже через 50 лет не достигают климаксового состояния типичных экосистем соответствующего биома [Бабенко, 1982; Бурькин, 1985; Дмитриенко, 1990; Сукцессии..., 1993; Brändle et al., 2000].

Анализ разных контингентов биоты показал, что сукцессии разных таксонов растений и животных происходят в различных темпах, ритмах и даже направлении [Сукцессии..., 1993]. На многочисленных примерах показано, что разнообразие видов в биоценозах отвалов угледобычи, предельно низкое в начале сукцессии (2–4 вида), со временем растет. При этом виды, характерные для терминальных стадий сукцессии, появляются, хотя бы единично, в первый же год сукцессии. С другой стороны, виды-пионеры сохраняют весомые, иногда доминантные позиции в фитоценозах возрастом 20–30 и даже 50 лет. Из всех живых организмов быстрее и эффективнее других включаются в биотический круговорот редуценты: микроорганизмы и протисты, следом – беспозвоночные-гетеротрофы. Среди последних лидируют микроартроподы: ногохвостки и панцирные клещи, появляющиеся в субстрате отвалов в первый же день после отсыпки и достигающие уже через месяц высокой численности особей. Далее по ходу сукцессии она увеличивается во много раз, но за счет только немногих видов-эврибионтов (панцирные клещи *Oppiella nova*, *Tectocephus velatus* и др.) [Бабенко, 1982; Дмитриенко, 1990; Сукцессии..., 1993; Стебаева, Андриевский, 1997].

Почвенные членистоногие крупных и средних размеров (мезофауна), вопреки расхожему мнению, заселяют отвалы раньше не только растений, но и микроартропод, используя для этого как пассивные, так и активные способы форезии. Представители мезофауны используют свой потенциал  $\alpha$ -разнообразия более избирательно и целенаправленно, чем микроартроподы. Наиболее успешно колонизируют скудными ресурсами субстрат отвалов хорошо летающие мелкие виды с ярко выраженной демографической  $r$ -стратегией, всеядные, причем совмещающие или чередующие мицето-, альго-, зоо-, сапро- и фитофагию. Наиболее разнообразны и многочисленны на отвалах жуки-жужелицы, коротконадкрылые жуки, клопы, пауки, способные пользоваться скважностью субстра-

та или закапываться в него [Дмитриенко, Шаймуратова, 1986; Мордкович, Кулагин, 1986; Pormetner, Масmahon, 1987; Мордкович, 1994]. Как и микроартроподы, виды-пионеры мезофауны сохраняются в сообществах зрелых и даже терминальных стадий сукцессии возрастом до 30 лет. Однако степень их представленности в зрелых сообществах ниже, чем у микроартропод [Frouz et al., 2007; Лузянин и др., 2015].

Технологические стандарты рекультивации земель указывают на значимость мезорельефа. Техническая рекультивация предусматривает два варианта отсыпки вскрышных пород при формировании отвала: образование и сохранение в дальнейшем грядово-лощинного рельефа и последующую его нивелировку и превращение в ровную площадь, однообразную по многим параметрам, кроме возраста участков, разравниваемых в плановом порядке год за годом [Моторина, 1986].

Эти положения предопределили цель настоящего исследования – выяснить, как нивелировка грядово-лощинного рельефа отражается на параметрах биоразнообразия, в частности зооэдафона, и сукцессии.

Для реализации поставленной цели необходимо ответить на следующие вопросы:

1. Изменения состава и экологической структуры населения жужелиц носят стохастический характер или предсказуемый порядок, характерный для сукцессий?

2. Если характер изменений карабидоценоза в многолетней динамике соответствует статусу сукцессии, то как он согласуется с характером сукцессии других компонентов техногенных экосистем?

3. Обратим ли процесс изменений состава и структуры сообществ жужелиц?

4. Как смена видового состава от пионерного к инициальному и далее к медиальному этапу развития сообщества отражается на трансформации биоценологических связей?

5. Как система биоценологических связей в сообществе сочетается с типами “жизненной стратегии” биоты, смена которых традиционно считается главной движущей силой сукцессий?

6. Совпадают или различаются (и как) направление, скорость, порядок сукцессии, степень ее продвинутости на отвалах с выровненным рельефом и сохранивших холмисто-лощинный рельеф?

Район работ, где проведены исследования, располагается на территории Канско-Ачинского топливно-энергетического комплекса (КАТЭК). Рабочие участки находились на внешнем отвале, т.е. за пределами карьеров угледобычи Назаровского углераза, в 10 км южнее г. Назарово Красноярского края. Исследованный отвал отсыпан в период с 1954 по 1972 г. в пойму оз. Чертово, представлявшего собой старицу р. Чулым.

В течение 20 лет происходила биологическая рекультивация отвала без вмешательства человека за счет пассивной и активной форе­зии микрофлоры, протистов, растений и животных из окружающих ландшафтов и агроценозов лесостепного биома.

В период с 1958 по 1983 г. проводили искусственное выравнивание грядово-лощинного рельефа отвала и превращение его в плоскую приподнятую равнину, лишенную сложившегося за 25 лет рекультивации разнообразия местообитаний и биоценозов. Первая очередь планировки предпринята в 1958 г. (местообитание № 26), но затем прервана. Дальнейшую нивелировку тоже проводили не сразу на всей площади отвала, а участками, поэтапно год за годом, что позволило выделить еще шесть местообитаний, различающихся возрастом, считая с момента планировки, но занимающих одинаковое положение в рельефе (плакор), залегающих на одной и той же подстилающей породе (четвертичные суглинки с примесью песчаников, алевролитового щебня и мелкого бурого угля), получающих такую же норму атмосферных осадков за вегетационный период (220–260 мм) при сходных суммах летних температур в 5-сантиметровом слое грунта (табл. 1). Таким образом, отмеченную пространственную последовательность местообитаний и их биоценозов правомочно считать близкой к идеальной сукцессионной хронологической последовательности. Характеризуемую сукцессию квалифицировали как вторичную [Сукцессии..., 1993].

Исследования проводили в 1983–1985 гг. Номера местообитаний и приуроченных к ним сообществ соответствуют их абсолютному возрасту с момента нивелировки рельефа. Краткие сравнительные описания местообитаний приведены в табл. 1.

Экологические условия в разновозрастных местообитаниях самозарастающего выровненного отвала  
Назаровского углеразреза КАТЭКа

Параметр среды	Номер местообитания						
	0	1	2	3	4	5	26
Дата учета	01-30.08.1983	06-08.1984	06-08.1984	06-08.1985	06-08.1984	06-08.1985	06-08.1984
Относительный возраст местообитания	1-30 дней	1 год	2 года	3 года	4 года	5 лет	26 лет
Сумма летних осадков, мм	224	253	253	261	253	261	253
Влажность почвы, % в слое 0-5 см, 26.06.1984	15,9	19,6	19,5	19,9	22,3	24,5	30,7
C <sub>орг</sub> в слое 0-5 см, %, июнь 1984 г.	0,11	0,13	0,16	0,17	0,29	0,50	7,63
Общий запас фитомассы, г/м <sup>2</sup> , июль 1984 г.	Мортмасса: около 500	207	569	1600	1335	2173	2604
Проективное покрытие растительности, %	0	30	90	90	70	80	90
Число видов растений	0	14	34	40	45	48	60
Доминанты растительности в порядке убывания значимости	Нет растений	<i>Melilotus albus</i> <i>Trifolium pratense</i> <i>Cirsium setosum</i>	<i>C. setosum</i> <i>M. albus</i> <i>Elytrigia repens</i> <i>T. pratense</i>	<i>Agrostis gigantea</i> <i>M. albus</i> <i>Artemisia annua</i> <i>C. setosum</i> <i>T. pratense</i>	<i>A. gigantea</i> <i>M. albus</i> <i>Trifolium pratense</i> <i>C. setosum</i> <i>Poa pratensis</i>	<i>E. repens</i> <i>A. gigantea</i> <i>P. pratensis</i> <i>T. pratense</i>	<i>E. repens</i> <i>P. pratensis</i> <i>A. gigantea</i> <i>T. repens</i>

П р и м е ч а н и е. Номера местообитаний соответствуют их абсолютному возрасту с момента технической рекультивации (планировка территории). Данные о мортмассе погибшего ценоза № 0 приведены по [Сукцессии..., 1993].

Местообитание № 0 рекультивировано в конце лета 1983 г. К моменту исследования оно имело абсолютный возраст 15 дней и представляло собой голый суглинок, лишенный живой растительности, но с фрагментами мортмассы луговой залежи 30-летнего возраста. Местообитание № 3 – это тот же участок № 2, но год спустя (в 1985 г.). То же относится и к местообитаниям № 5 и 4.

Местообитание № 26 – самое старое на избранном полигоне (нивелировано в 1958 г.). К моменту исследований в 1984 г. оно имело абсолютный возраст 26 лет и представляло собой проценоз, все еще далекий по большинству параметров от зональных луговых или лугово-степных ценозов [Биологическая продуктивность..., 1988; Сукцессии..., 1993]. Зато по запасу фитомассы оно практически достигло уровня зональных суходольных лугов (ср. 2604 и 2800 г/м<sup>2</sup>). Влажность почвы в верхнем слое и содержание C<sub>орг</sub> на этом участке сопоставимы с нативными луговыми

почвами и лесостепными черноземами [Сукцессии..., 1993].

Таким образом, в характеризуемой хронологической последовательности экосистем отчетливо прослеживается постепенный рост α-разнообразия растительности с 0 до 60 видов, ее проективного покрытия – с 0 до 90 %, запаса фитомассы – с 207 до 2604 г/м<sup>2</sup>. На фоне постоянного доминирования клевера обыкновенного на протяжении всего отслеженного времени отмечено обязательное замещение доминантов на каждом этапе развития, а именно: рудерального разнотравья корневищными, затем – дерновинными злаками. В возрасте 26 лет клевер обыкновенный замещается клевером белым. Влажность почвы увеличивается по ходу сукцессии с 15,9 до 30,7 %, а C<sub>орг</sub> – с 0,11 до 7,7 %. Такая тенденция указывает на повышение комфортности условий обитания для зооэдафона с течением времени (см. табл. 1).

Зоологический материал собирали в период с 1983 по 1985 г. ежемесячно с июня по ав-

густ во всех вышеуказанных и охарактеризованных местообитаниях традиционным методом почвенных ловушек. Для них использовали цветочные горшки диаметром 10 см, глубиной 12 см, без применения консервантов и воды, искусственно увеличивающих уловистость метода. Ловушки закапывались в почву заподлицо с ее поверхностью по 10 шт. в каждом местообитании на расстоянии 1 м друг от друга в три ряда и экспонировались каждый месяц по 5 суток подряд. В каждом местообитании данные за три летних месяца суммировались. Полученные данные рассчитывали на условную величину – 50 ловушко-суток (л.-с.: 10 ловушек × 5 сут.).

Также рассчитывали индекс разнообразия Менхиника и индекс сходства населения Брэя – Кертиса. К последнему применено многомерное шкалирование. Для расчетов использовали программу PAST [Hammer et al., 2001].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Установлено, что большую часть мезофауны отвалов составляют имаго жуков-жужелиц, численность которых достигает сотен особей на единицу учета. Их доля от общего числа особей составляет в новорожденном сообществе 96 %, в средневозрастных – 70–80 %, в терминальных – 60–65 %. Общее разнообразие жужелиц на исследованном внешнем отвале составило 46 видов, что в 5–8 раз превышает видовое разнообразие других членистоногих отвала. Кроме жужелиц, на полигоне исследований представлены жуки-коротконадкрылы (Staphylinidae), быстрянки (Anthicidae), долгоносики (Curculionidae), а также клопы семейств Saldidae, Lygaeidae, многоножки-костянки (Lithobiidae), пауки (Araneae) и сенокосцы (Opiliones). Поскольку в основе исследования лежит принцип сравнения, то жужелицы оказались объектом, наиболее пригодным для решения поставленных задач. Распределение их численности по местообитаниям показано в табл. 2.

Население жужелиц новорожденного местообитания № 0 формируется с первых часов после нивелировки отвала. Из обитателей прежнего уничтоженного карабидоценоза отмечены только единичные экземпляры *Bembidion properans*, *Microlestes minutulus*, *Synuchus vivalis*, численность которых еще

несколько дней назад на этом же месте достигала десятков и сотен особей на единицу учета. Исходя из минимальной после нивелировки численности названных видов в заново формирующемся сообществе, их следует отнести к атактистическим элементам. Зато *B. femoratum* и *B. quadrimaculatum*, суммарная численность которых уже через две недели достигает 466 экз./50 л.-с., безусловно, относятся к первопроходцам. Соответственно своим физиологическим возможностям, они не могли размножиться на месте в таком количестве за столь короткий срок и десантируются из окружающих нативных и антропогенных экосистем, где плотность их популяций очень велика [Мордкович, 1970]. Через 2–3 недели к указанным выше видам присоединяются *Amara fulva* и *Poecilus curpeus*, но их численность на порядок-два ниже, чем у *Bembidion*. Суммарное видовое богатство в пионерном сообществе к концу первого месяца его существования составляет всего девять видов при беспрецедентно высоком обилии населения.

Население жужелиц местообитания № 1 сочетает в себе виды, свойственные как стартовому, так и двухлетнему сообществу. Из видов-первопроходцев отвала сохраняют доминантные позиции только *B. quadrimaculatum* (200 экз./50 л.-с.), в противоположность *B. femoratum*, численность которого быстро сходит на нет (см. табл. 2). Численность субдоминантов *A. fulva*, *P. curpeus* сохраняется на прежнем умеренном уровне. Параллельно появляются разнообразные, хотя пока и малочисленные виды жужелиц, достигающие максимума обилия позднее – в двухлетнем сообществе (*Asaphidion pallipes*, *Notiophilus aquaticus*, *Amara apricaria*, *Curtonotus aulicus*, *C. convexiusculus*, *Harpalus rufipes*, *H. affinis*, *P. lepidus*, *B. properans*, *P. versicolor*, *Calathus melanocephalus*, *M. minutulus*, *Clivina fossor*, *Pseudophonus griseus*). Благодаря им суммарное видовое богатство жужелиц в годовалом сообществе скачкообразно возрастает в 2,6 раза, до 23 видов, по сравнению с предыдущим пионерным сообществом. Однако появление множества новоприбывших видов с небольшой численностью не компенсирует потерь суммарного обилия населения с 497 до 336 экз./50 л.-с., обусловленного резким спадом численности пионерного вида *B. femoratum*.

**Численность и распределение видов жуужелиц по местообитаниям разного возраста и их топические и сукцессионные предпочтения, экз./50 л.-с., сумма за три летних месяца**

Вид жуужелиц	Экогруппа	Номер местообитания						
		0	1	2	3	4	5	26
<i>Bembidion femoratum</i> Strum	Э	<b>269</b>	9	2	–	–	–	–
<i>B. quadrimaculatum</i> (L.)	ТЛ	<b>197</b>	<b>200</b>	232	74	64	49	18
<i>B. properans</i> (Steph.)	ЛСК	2	27	35	57	44	85	<b>155</b>
<i>B. gilvipes</i> Strum	ДЛ	–	–	–	–	<b>41</b>	<b>31</b>	<b>38</b>
<i>Asaphidion pallipes</i> Duft.	ТЛ	–	3	<b>18</b>	14	–	–	–
<i>Clivina fossor</i> (L.)	ТЛ	–	2	–	–	19	8	<b>26</b>
<i>Trechus secalis</i> (Payk.)	ДЛ	1	3	<b>3</b>	1	3	2	–
<i>Leistus terminatus</i> (Panz.)	ДЛ	–	–	<b>5</b>	2	–	–	–
<i>Notiophilus aquaticus</i> (L.)	ТЛ	–	6	<b>44</b>	6	–	–	–
<i>N. palustris</i> (Duft.)	ДЛ	–	–	–	–	1	2	<b>3</b>
<i>Loricera pilicornis</i> F.	ДЛ	–	–	<b>7</b>	–	–	–	–
<i>Amara fulva</i> (O. F. Mull.)	ТЛ	<b>16</b>	14	<b>23</b>	14	–	–	–
<i>A. apricaria</i> (Payk.)	ТЛ	–	7	<b>20</b>	1	–	–	–
<i>A. bifrons</i> (Gyll.)	ТЛ	–	<b>14</b>	<b>15</b>	10	–	1	3
<i>A. tibialis</i> (Payk.)	ТЛ	3	–	<b>17</b>	7	–	5	4
<i>Curtonotus aulicus</i> (Panz.)	ТЛ	–	7	<b>11</b>	–	2	1	–
<i>C. convexiusculus</i> (Marsh.)	ТЛ	–	1	<b>70</b>	–	–	–	–
<i>A. equestris</i> (Duft.)	ТЛ	–	–	–	–	<b>25</b>	<b>20</b>	25
<i>A. similata</i> (Gyll.)	ДЛ	–	–	–	–	5	4	12
<i>A. majuscula</i> (Chaud.)	ДЛ	–	–	–	–	–	–	2
<i>A. ingenua</i> (Duft.)	ТЛ	–	–	<b>5</b>	–	–	–	–
<i>A. spreta</i> Dej.	ТЛ	–	–	<b>9</b>	–	–	–	–
<i>A. ovata</i> (F.)	ТЛ	–	<b>3</b>	–	–	–	–	–
<i>A. aenea</i> (De Geer)	ТЛ	–	–	<b>1</b>	1	–	–	–
<i>Sericoda quadripunctata</i> (De Geer)	ДЛ	–	2	<b>3</b>	–	–	–	–
<i>A. gracilipes</i> (Duft.)	ДЛ	–	–	–	–	–	–	<b>1</b>
<i>Anisodactylus signatus</i> (Panz.)	ТЛ	–	–	<b>3</b>	2	–	–	–
<i>Harpalus rufipes</i> (De Geer)	ТЛ	–	6	<b>61</b>	13	9	14	<b>10</b>
<i>Harpalus griseus</i> (Panz.)	ТЛ	–	1	–	–	–	<b>5</b>	<b>5</b>
<i>Harpalus affinis</i> (Schrank)	ТЛ	–	5	<b>10</b>	5	4	2	<b>3</b>
<i>H. distinguendus</i> (Duft.)	ТЛ	–	–	<b>9</b>	–	4	4	<b>5</b>
<i>H. rubripes</i> (Duft.)	ЛСК	–	–	2	–	8	5	<b>13</b>
<i>H. latus</i> (L.)	ДЛ	–	–	–	–	4	–	<b>20</b>
<i>H. modestus</i> Dej.	ЛСК	–	–	–	–	–	2	<b>2</b>
<i>H. zabroides</i> Dej.	ЛСК	–	–	–	–	–	–	<b>2</b>
<i>Pterostichus niger</i> (Schall.)	ДЛ	–	<b>3</b>	–	–	–	–	–
<i>Poecilus cupreus</i> (L.)	Э	<b>6</b>	4	–	–	–	–	–
<i>P. lepidus</i> (Leske)	ТЛ	–	5	<b>13</b>	2	–	–	–
<i>P. versicolor</i> (Strum)	ДЛ	–	6	3	–	16	15	<b>24</b>
<i>P. fortipes</i> (Chaud.)	ЛСК	–	–	–	–	14	<b>23</b>	<b>22</b>
<i>P. punctulatus</i> (Schall.)	ЛСК	–	–	–	–	–	–	<b>3</b>
<i>Calathus melanocephalus</i> L.	ДЛ	–	6	15	10	18	17	<b>24</b>
<i>C. erratus</i> (C. R. Sahlb.)	ТЛ	–	–	–	2	8	12	<b>14</b>
<i>Synuchus vivalis</i> (Ill.)	ДЛ	1	–	–	15	32	21	<b>38</b>
<i>Microlestes minutulus</i> (Goeze)	ЛСК	2	2	<b>3</b>	15	14	16	<b>40</b>

П р и м е ч а н и е. Жирным выделены предпочитаемые количественно местообитания; номер местообитания соответствует его относительному возрасту с момента планировки отвала; Э – эфемеры-экстремалы, ТЛ – травяно-луговые мезофилы, ЛСК – лугово-степные семиксерофилы, ДЛ – дендро-луговые мезофилы.

Население жужелиц местообитания № 2 демонстрирует качественный сдвиг в составе и структуре двухлетнего карабидоценоза. Численность *B. quadrimaculatum* возрастает в 1,2 раза. Он по-прежнему сохраняет статус доминанта (232 экз./50 л.-с.) несмотря на существенное прибавление в числе особей видов, уже отметившихся на предыдущем этапе сукцессии (*A. pallipes*, *N. aquaticus*, *A. apricaria*, *A. tibialis*, особенно *C. convexiusculus* (70 экз./50 л.-с.) и *H. rufipes* (61 экз./50 л.-с.)). В результате суммарное обилие и видовое богатство жужелиц на двухлетнем этапе развития карабидоценоза достигло максимального в изученном ряду хронологических сообществ значения – 639 экз./50 л.-с. и 27 видов.

Население жужелиц местообитания № 3 на третьем году сукцессии выделяется очередным в ряду сообществ сокращением суммарного обилия в 2,5 раза (с 639 до 252 экз./50 л.-с.), а видового богатства в 1,4 раза (с 27 до 19 видов) по сравнению с двухлетним сообществом. Из состава населения окончательно выпали пионеры *B. femoratum* и *P. cupreus*. Численность вида *B. quadrimaculatum* сократилась в 3,1 раза по сравнению с двухлетним и в 2,7 раза по сравнению с однолетним и одномесячным сообществами. Уменьшилась также численность субдоминантов предшествующего двухлетнего сообщества: *N. aquaticus* – с 44 до 6 экз./50 л.-с., *C. convexiusculus* – с 70 до 0 экз./50 л.-с., *A. apricaria* – с 20 до 1 экз./50 л.-с., *P. lepidus* – с 13 до 2 экз./50 л.-с., *H. rufipes* – с 61 до 13 экз./50 л.-с. Небольшой прирост численности видов, характерных для более старших по возрасту сообществ (*B. properans* – с 34 до 56, *S. vivalis* – до 15 экз./50 л.-с.), не компенсировал сокращения суммарного обилия и видового богатства населения на третьем году сукцессии.

Население жужелиц местообитаний № 4 и 5 оказались очень похожими друг на друга благодаря доминированию по численности одних и тех же видов, характерных для медиального этапа сукцессии в нативном лесостепном ландшафте.

Несмотря на увеличение абсолютного возраста до 4–5 лет, оба сообщества по-прежнему сохраняют черты сходства с населением инициального этапа сукцессии, главным образом за счет вида *B. quadrimaculatum*, численность которого остается на довольно высоком

уровне (49–64 экз./50 л.-с.). Однако доминантные позиции он уступает более эврибионтному виду *B. properans* (44–85 экз./50 л.-с.) и появившемуся заново виду *B. gilvipes*. Субдоминантные позиции в 4–5-летнем сообществе заняли: *C. fossor*, *A. equestris*, *P. versicolor*, *P. fortipes*, *C. melanocephalus*, *C. erratus*, *S. vivalis*, *M. minutulus*. Общее видовое богатство осталось практически на уровне трехлетнего возраста, но суммарное обилие населения снова увеличилось в 1,4 раза – до 336–344 экз./50 л.-с.

Население жужелиц местообитания № 26, несмотря на, казалось бы, солидный возраст – 26 лет, по составу видов мало отличается от сообщества 4–5-летнего возраста. Небольшое увеличение общего видового богатства (до 26 видов) обеспечили виды с очень низкими значениями численности (*Agonum gracilipes*, *H. modestus*, *H. zabrioides*, *P. punctulatus*, *A. majuscula*), характерные для климаксовых остепненно-луговых и парково-лесных сообществ нативной лесостепи Сибири [Мордкович, Волковинцер, 1974; Любечанский, Беспалов, 2011]. Однако львиную долю общего обилия особей обеспечили виды, типичные для нативной лесостепи: *P. properans* – 155 экз./50 л.-с., *C. fossor* – 26 экз./50 л.-с., *A. equestris* – 25 экз./50 л.-с., *B. gilvipes* – 38 экз./50 л.-с., *P. fortipes* – 22 экз./50 л.-с., *M. minutulus* – 40 экз./50 л.-с., а также *H. latus* – 20 экз./50 л.-с., *H. rubripes* – 13 экз./50 л.-с., *P. versicolor* – 24 экз./50 л.-с., *S. nivalis* – 38 экз./50 л.-с., *C. melanocephalus* – 24 экз./50 л.-с. [Мордкович, Волковинцер, 1974]. Суммарное видовое богатство жужелиц к 26-летнему возрасту сообщества достигает 26 видов, которые обеспечивают очередной подъем общего обилия населения до 512 экз./50 л.-с., т. е. в 1,5 раза выше по сравнению с 5-летним сообществом (см. табл. 2). Однако это существенно ниже, чем в окружающих нативных лугах и в парковых лесах сибирского лесостепья [Любечанский, Беспалов, 2011].

Проведено сравнение населения изученных биотопов и повторностей. Расчет индекса Оши-аи показал резкое отличие местообитания № 0 от всех остальных. Отмечено высокое сходство населения одного и того же биотопа в разные годы (№ 2 и 3, 4 и 5). Биотопы, кроме № 0, сгруппировались в соответствии со своим сук-

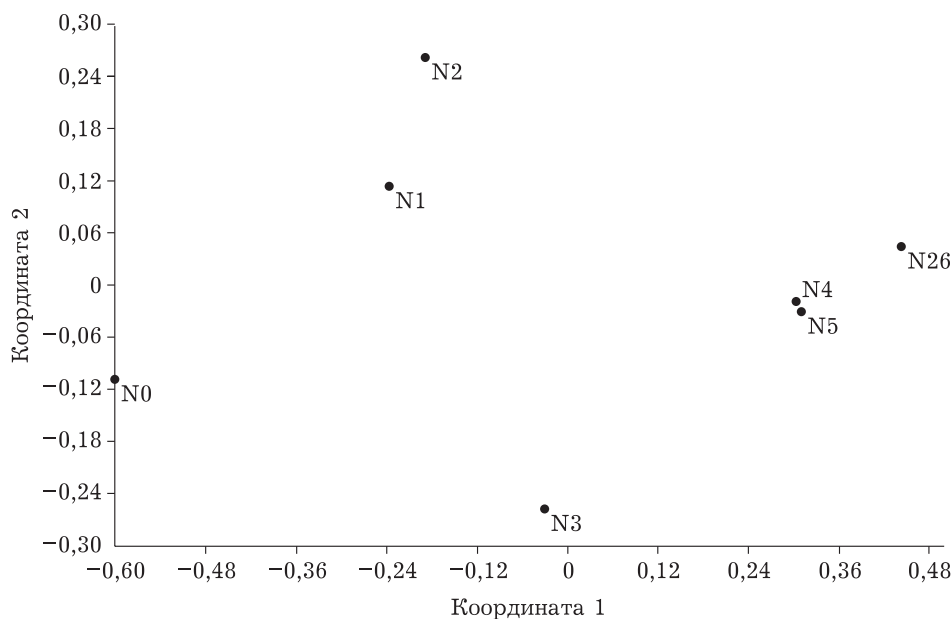


Рис. 1. Распределение карабидоценозов при многомерном шкалировании (индекс Брэя – Кертиса). Номера точек отражают возраст карабидоценозов в годах

цессионным возрастом: одну группу образовали биотопы № 1, 2, 3, а другую – 4, 5 и 26. Результаты многомерного шкалирования местобитаний показаны на рис. 1.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение характера сукцессии беспозвоночных животных на грядово-лощинном отвале КАТЭКа показало, что параметры биоразнообразия после 25 лет сукцессии на всех позициях искусственных катен не достигают идентичности с нативными сообществами лесостепи. Скорость и направления сукцессии зооценоза существенно различаются в зависимости от положения суррогатных ценозов в рельефе. На элювиальных и транзитных позициях техногенных катен, в отличие от нативных, сукцессия происходит с частыми рецидивами примитивных фаз. Отдельные виды, свойственные зональным экосистемам лесостепи, появляются только к семи годам после начала процесса. На аккумулятивной позиции техногенного отвала сукцессия происходит медленнее, но более последовательно, чем на других позициях, и, в отличие от почвы и фитоценоза, развивается в направлении не луговых травянистых, а лесных зооценозов, черты которых проявляются к 25 годам развития [Мордкович, Любечанский, 2019].

Принципиально иная экологическая обстановка складывается на выровненных отвалах, где развитие возникающих там композиций биоты происходит без участия катенного градиента, способствующего увеличению видового богатства и разнообразия. Кроме того, плакор, в сравнении с другими уничтоженными в данном случае катенными позициями, предусматривает наиболее инертный режим изменения экологической среды и замедленный режим биотического круговорота.

**Система экологических связей биоты.** Полученные результаты позволяют оценить особенности изменения параметров биоразнообразия жужелиц в хронологической последовательности техногенных экосистем не только на популяционно-видовом, но и ценотическом уровне организации жизни и раскрыть содержание сукцессии как процесса оптимизации системы экологических связей между разными компонентами экосистемы при приближении к зональному оптимуму.

Классифицируя экологические связи, В. Н. Беклемишев [1970] выделил четыре их типа, отражающие разные аспекты взаимоотношений в экосистеме: топические, трофические, форические и фабрические. Сам автор, преследуя вполне конкретные цели, ограничился анализом отмеченных связей, во-первых, только между разными элементами



биоты; во-вторых, только на организменном и популяционно-видовом уровнях ее организации; в-третьих, без учета среды обитания. Однако предложенная им система связей семантически не исключает расширенного толкования с учетом биогеоценотического уровня организации.

В этом случае топические связи можно оценивать не просто как совместимость разных видов в одном местообитании, но и по избирательному отношению видов к определенным местообитаниям и по формированию устойчивых композиций видов, обладающих сходными экологическими требованиями к определенным условиям среды. Трофические связи в расширенном толковании выглядят не просто использованием организмами друг друга в качестве пищи, а представляют собой систему предпочтений в выборе объектов и способов питания в разных условиях обитания. Форические связи – это не только использование одних организмов другими в качестве транспортного средства, но и способность биоты к миграции и расселению, с использованием для этого адаптивных возможностей собственного организма и потенциала среды для рассредоточения локальных популяций в наиболее подходящих условиях. Фабрические связи тоже не ограничиваются использованием одних организмов другими в качестве строительного ресурса, убежища, гнездовья, а могут учитывать также способность биоты активно

трансформировать среду обитания в выгодную для себя сторону, или пассивно, но эффективно использовать ее для своих нужд. К обозначенному набору экологических связей необходимо добавить, как минимум, еще один тип связей – демографических, между числом видов и особей каждого из них в рамках конкретного сообщества в определенных условиях среды.

**Изменение демографических отношений в таксоценое жуужелиц с увеличением возраста сообщества.** В рассматриваемом ряду разновозрастных сообществ суммарное обилие жуужелиц от пионерного этапа сукцессии к терминальному не растет перманентно, как у микроартропод [Бабенко, 1982; Дмитриенко, 1990], а меняется волнообразно. Из семи изученных сообществ высоким суммарным обилием на уровне  $\approx 500$  экз./50 л.-с. выделяются три – нулевое, двухлетнее и 26-летнее.

Первый подъем численности жуужелиц происходит на старте сукцессии, в первые недели после планировки отвала (рис. 2). Этот внезапный спурт обеспечивают два вида рода *Bembidion*, относящиеся к организмам, эволюция которых происходит в направлении увеличения затрат на размножение, а не поддержание жизни взрослого организма ( $r$ -отбор) [Пианка, 1981]. Несмотря на это, а также сходство габитуса *B. femoratum* и *B. quadrimaculatum*, их демографическая тактика по ходу сукцессии выстроена по-разно-

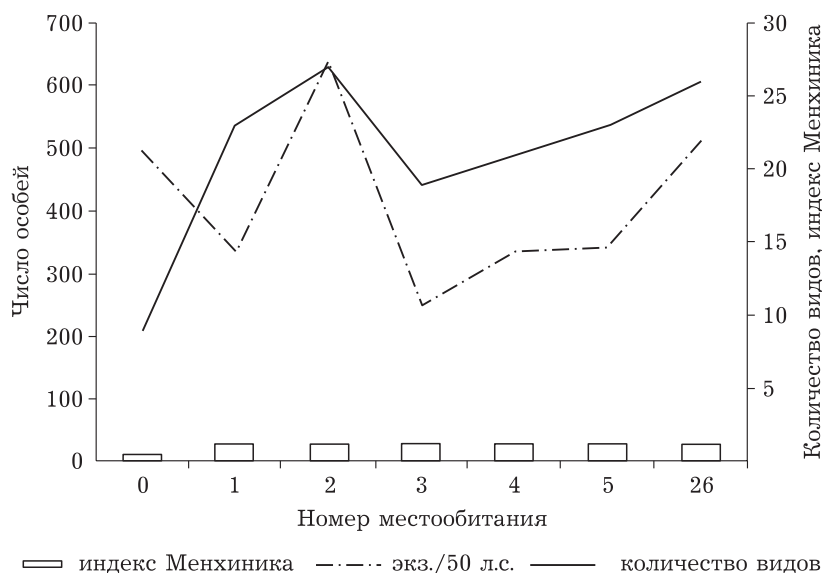


Рис. 2. Изменение демографических отношений в таксоценое жуужелиц с увеличением возраста экосистемы

му. У *B. femoratum* она точно соответствует классической *r*-стратегии. После вспышки численности на старте сукцессии уже на следующий год она сократилась в 30 раз, а на второй год до минимума. На третьем году этот вид окончательно исчез из состава карабидоценоза. Иначе ведет себя в возрастном ряду сообществ *B. quadrimaculatum*, который после мощной вспышки численности на старте сукцессии, одновременно с *B. femoratum*, в отличие от него и далее сохраняет высокий уровень обилия и доминантные позиции в сообществах: в течение последующих пяти лет, и практически до 26-летнего возраста сообщества. Разгадку эфемерности первого и долгожития второго габитуально похожего вида следует искать среди экологических связей другого типа.

Следующий подъем суммарного обилия жужелиц в двухлетнем сообществе обеспечивают не два, а десяток видов жужелиц, среди которых, кроме уже отмеченного *B. quadrimaculatum*, видную роль играют *Notiophilus aquaticus*, *Harpalus rufipes*, *Curtonotus convexiusculus*, *Amara fulva*. После второго подъема обилия следует его спад в 2,5–2 раза, который завершается новым подъемом обилия не ранее 26 лет. В третий раз вспышку обилия обеспечивают уже полтора десятка видов (см. рис. 2).

Тенденция изменения видового богатства не совпадает с тенденцией изменения обилия особей, отличаясь минимальным разнообразием на старте сукцессии, его ростом в двухлетнем сообществе до 27 видов, затем небольшим спадом к четырем годам сукцессии и далее небольшим, до 26 видов, ростом к 26 годам сукцессии.

Итак, с увеличением возраста отвала число населяющих его видов растёт, плотность их популяций уменьшается, а интенсивность межвидовой конкуренции и вероятность конкурентного исключения возрастают, что четко соответствует идеальной модели равновесия [Mac-Arthur, Wilson, 1967], рассчитанной для молодых островов в океане.

Индекс Менхиника, отражающий баланс между числом видов и особей в сообществе [Мэггаран, 1992], в предельно упрощенных условиях среды на старте сукцессии отличается минимальным значением (0,4). Однако всего через год его значение поднимает-

ся до значений, близких к 1,2, отражающих стрессорность условий обитания. Более высоких значений (2,3–2,6) индекс Менхиника достигает в стабильных, конкурентно сбалансированных климаксовых сообществах луговой степи сибирского лесостепья [Мордкович, Волковинцер, 1974; Любечанский, Беспалов, 2011]. Однако этого состояния таксоцен жужелиц нивелированного отвала за 25 лет так и не достигает (см. рис. 2).

**Изменение топических связей в таксоцене жужелиц с увеличением возраста сообществ.** Прежде всего обращает на себя внимание то, что в изученном ряду из семи сообществ возрастом от 0 до 26 лет выделяются спецификой видового состава, оцененной с помощью индекса различия Брэя – Кертиса, три блока сообществ: во-первых – стоящее особняком “инфантильное” сообщество № 0, возникающее сразу после нивелировки отвала на месте гибели залежно-лугового ценоза; во-вторых – блок молодых сообществ возрастом 1–3 года; в-третьих – блок зрелых сообществ возрастом от 4–5 до 26 лет (см. рис. 1). По сути, первая координата на графике многомерного шкалирования является временной, а вторая – отражает численность карабидоценоза.

Внутри каждого блока происходит дифференциация населения по наличию видов-преферентов (чья численность в определенном местообитании существенно выше, чем в других). Ярко выраженные преференты имеются в пионерном сообществе № 0, коэффициент преференции (отношение динамической плотности в предпочитаемом местообитании по отношению к суммарной численности во всей серии местообитаний) составляет для вида *B. femoratum* 96 %. Однако другой доминант этого сообщества является преферентом другого – № 2. В блоке молодых сообществ № 1–3 преферентным преимуществом выделяется сообщество № 2, оставляя сообщества № 1 и 3 без преферентов. Они могут квалифицироваться как переходные по сравнению с ключевым № 2. В нем 20 видов из 27 относятся к преферентам, среди которых наиболее высоким уровнем преференции обладают *C. convexiusculus* (99 %), *N. aquaticus* (78 %), *A. apricaria* (74 %), *A. fulva* (65 %), *C. aulicus* (61 %), *P. lepidus* (65 %), *Ps. rufipes* (54 %). Блок сообществ № 4, 5, 26 не уступает пре-

дыдущему по числу видов-преферентов. Наибольшей динамической плотности локальных популяций они достигают в сообществе № 26: *B. properans* (коэффициент преференции – 38 %), *B. gilvipes* (35 %), *A. equestris* (36 %), *P. fortipes* (37 %), *C. melanocephalus* (27 %), *C. erratus* (39 %), *P. versicolor* (36 %), *Clivina fossor* (49 %), *Microlestes minutulus* (43 %), *Synuchus vivalis* (36 %).

Порядок замещения видов-преферентов в сообществах сукцессионного ряда отчетливо маркирует дифференциацию таксоценоз жужелиц по мере развития сукцессии, позволяет разделить сообщества на ключевые – с наличием преферентов, и переходные – без них, определить этапы сукцессии, но не объясняет экологической сущности сукцессии. Ее определяют эколого-биотопический стандарт видов-преферентов, выработанный ими в ходе длительной эволюции, адекватно реально существующей в пространстве зонально-катенной матрицы специфических местообитаний, которые закономерно распределены в системе координат, заданных широтно-зональным и катенным экологическими градиентами среды. По характеру распределения видовых популяций в координатной системе местообитаний лесостепной зоны Сибири выделены комбинации видов по их отношению к лимитирующим факторам среды: теплообеспеченности, увлажнению и характеру ландшафтного покрова [Любечанский, Мордкович, 1997]. Из множества типов распределения на территории КАТЭКа представлены топоэкологические плеяды видов: травяно-луговых мезофилов (ТЛ), дендро-луговых мезофилов (ДЛ), лугово-степных семиксерофилов (ЛСК) (см. табл. 2). Первые в системе нативных местообитаний лесостепной зоны Сибири предпочитают мезофитные луга, вторые – умеренно увлажненные разреженные мелколиственные леса-колки и рожи на водоразделах, третьи – луговые степи и суходольные остепненные луга. Особую категорию составляют виды эфемеры-экстремалы (Э), которые предпочитают в степной зоне приболотные луга с крайне переменчивой гидротермической и геохимической обстановкой, а в лесостепной зоне встречаются неизбирательно, в том числе в большом количестве в агроценозах.

Анализ структуры населения с учетом топоэкологических связей видов показал, что

специфику пионерного сообщества определяют исключительно виды-экстремалы, прежде всего *B. femoratum*. Молодые сообщества начального этапа сукцессии, особенно № 2, отличаются ключевой ролью травяно-луговых мезофилов (81–86 % особей в сообществе). В сообществе № 3 такие виды сохраняют ведущие позиции в структуре населения (52 %), но наряду с ними заметную роль начинают играть дендро-луговые мезофилы – 20,6 % (*C. melanocephalus*, *S. vivalis*) и лугово-степные семиксерофилы – 27 % (*M. minutulus*, *B. properans*). На медиальном этапе сукцессии сообщество № 4 по топоэкологической структуре населения занимает промежуточное положение между сообществами № 3 и 5. В сообществах № 5 и 26, и особенно в последнем, на первые роли выдвигаются представители топоэкоплеяды лугово-степных семиксерофилов – 38–46 % (*B. properans*, *M. minutulus*, *H. rubripes*, *P. fortipes*). До 32 % возрастает доля дендро-луговых мезофилов (*B. gilvipes*, *H. latus*, *P. versicolor*, *C. melanocephalus*, *S. vivalis*) (табл. 3). Однако сравнение с нативными сообществами луговой степи [Мордкович, Волковинцер, 1974; Любечанский, Беспалов, 2011] показывает, что даже сообщество № 26 в ходе своего сукцессионного развития, двигаясь в направлении климакса, за четверть века прошло только половину необходимого пути (доля титульных для луговой степи видов составляет в нем всего 46 из 87 % требуемых для эталона).

Изменение трофических связей жужелиц в изученном хронологическом ряду разновозрастных сообществ сводится к комбинированию в структуре населения континентов: облигатных полизоофагов (*Cicindelini*, *Carabini*, *Lebiini*, *Bembidiini*, *Trehini*, *Notiophilini*, *Nebriini*, *Agonini*, *Loricerini*, *Clivinini*), миксофагов, совмещающих или чередующих в течение онтогенеза зоо- и фитофагию (*Amarini*, *Harpalini*, *Anisodactylini*), вариофагов еще более широкого профиля, чередующих зоо-, фито- и сапрофагию (*Pterostichini*, *Sphodrini*). Типология способов питания и их соответствие конкретным родам и видам сориентированы в соответствии со схемой И. Х. Шаровой [1981] с небольшими коррективами, определяемыми собственным опытом. Так, наряду с понятием миксофагия (смешанное питание) уместно использовать понятие “вариофагия”, исходя

Спектры топоэкологических плеяд жуужелиц в сукцессионном ряду разновозрастных сообществ нивелированного отвала, %

Топоэкологическая плеяда видов	Номер местообитания							Climax*
	0	1	2	3	4	5	26	
Экстремалы	95	3,3	0,3	0	0	0	0	0
Травяно-луговые мезофилы	4,2	81,5	85,9	52	40	35,2	22	9,2
Дендро-луговые мезофилы	0,4	6	7,6	20,6	35,7	26,7	31,6	1,4
Лугово-степные семиксерофилы	0,4	8,6	6,2	27,4	24,1	38,1	46,4	86,7
Степные ксерофилы	0	0	0	0	0	0	0	2,7
$\rho$ , %	0,91	0,06	0,34	0,15	0,14	0,13	0,43	

\* Здесь и в табл. 4 данные по климаксовому сообществу взяты из работы [Любечанский, Беспалов, 2011].

из имеющихся данных об изменении в кишечниках жуужелиц родов *Pterostichus*, *Poecilus*, *Calathus*, *Synuchus* количественного соотношения растительной и животной пищи от весны к осени и в разных биотопах [Skuhravy, 1959; Иняева, 1965; Соболева-Докучаева, 1975]. Характер изменения трофической структуры разновозрастных сообществ отражен в табл. 4.

На старте сукцессии (до одного месяца) господствующие позиции в таксоценозе жуужелиц занимают два вида *Bembidion*, морфологические, физиологические, поведенческие особенности которых (удлиненные заостренные мандибулы, интерстициальное пищеварение) недвусмысленно указывают на хищный способ питания, не исключаяющий, однако, зоо-сапрофагию. Объектами питания отмеченных мелких хищников служат появляющиеся параллельно с ними на только что скальпированном отвале микроартроподы, нематоды и мелкие представители мезофауны.

На фоне подавляющего господства облигатных полизоофагов, составляющих 96 % населения жуужелиц, стоит отметить появление, уже через месяц после нивелировки отвала, жуужелиц-фитозоофагов, чередующих зоо- и фитофагию, – *Amara fulva* (3 % насе-

ления), ориентированных на мортмассу, унаследованную от предшествующей залежи или на заносимые извне ветром семена и вегетативные части растений (см. табл. 4).

На инициальном этапе сукцессии, запечатленном в блоке сообществ № 1–3, в трофической структуре населения сохраняется господство мелких облигатных полизоофагов, особенно обильных в переходных сообществах № 1, 2. Однако параллельно возрастает доля миксофитозоофагов, особенно *H. rufipes*, *C. convexiusculus*, *A. apricaria*, *A. tibialis*, *H. affinis*, *H. distinguendus*. Увеличение доли этих видов, особенно в ключевом сообществе № 2 до 40 %, коррелирует с буйной вегетацией сосудистых растений-рудералов с большой надземной фитомассой, которая обеспечивает массированное поступление опада и формирование подстилки с комфортными условиями для герпетобионтов.

На третьем, медиальном, этапе сукцессии (в сообществах № 4, 5, 26) полизоофаги сохраняют ведущие места в структуре населения, но более скромные по сравнению с предыдущим этапом (ср. 76 и 56 %; см. табл. 4). По сравнению с сообществом № 2 уменьшается вдвое процентная доля фитозоофагов (см.

Изменения трофических связей жуужелиц в ряду разновозрастных сообществ на техногенном отвале КАТЭКа, %

Трофотип жуужелиц	Номер местообитания							Climax
	0	1	2	3	4	5	26	
Облигатные олигозоофаги	0	0	0	0	0	0	0	0
Облигатные полизоофаги	96	76	56	68	56	56	55	8
Миксофаги (фитозоофаги)	3	17	40	21	18	18	21	21
Вариафаги (фитосапрозоофитофаги)	1	7	4	11	26	26	24	71
$\Sigma$ особей в сообществе, %	100	100	100	100	100	100	100	100

табл. 4). Вместо них возрастает численность вариофагов широкого профиля (*Poecilus*, *Calathus*, *Synuchus*), что соответствует возросшему видовому богатству растительности и беспозвоночных. Обращает на себя внимание сходство трофической структуры населения сообществ всех трех сообществ третьего этапа сукцессии. Это единообразие можно расценивать как долговременное торможение карабидоценоза в застойном состоянии, далеко от климаксовых нативных эталонов лесостепи, где доля облигатных полизоофагов очень незначительна – всего 8 %. При этом мелких и многочисленных хищников в климаксовом ценозе замещают хищники крупные (*Carabus*, *Calosoma*, *Cicindela*). Кроме того, в климаксовом нативном сообществе луговой степи, при уменьшении роли фитоофагов, возрастает до 71 % доля вариофагов, чередующих способы питания в зависимости от сезона года (*P. fortipes*, *C. erratus*, *P. sericeus*) [Любечанский, Беспалов, 2011]. Таким образом, трофическая структура таксоцена жуужелиц на отвале за 26 лет развития так и не достигает состояния, характерного для климаксовых эталонов лесостепного ландшафта (см. табл. 4).

Фабрические связи жуужелиц с другими беспозвоночными животными проявляются слабо. Однако избирательное использование определенных свойств почвы в утилитарных целях, например в качестве жилища, убежища, транспортного коридора, плоскости для локомоции, убедительно отражено в морфологии и поведении жуужелиц, особенно их имаго. По характеру и степени связи с определенными свойствами и горизонтами почвы среди жуужелиц различают формы:

- напочвенные, использующие поверхность почвы для перемещения, но роющие вертикальные тоннели на стадии личинок;
- эксплуататоры почвенной скважности, трещиноватости, щелей вдоль крупных корней;
- формы, активно прокладывающие ходы в почве [Шарова, 1981].

В исследованном ряду разновозрастных сообществ на техногенном отвале на всех этапах сукцессии в течение 25 лет господствующее положение в структуре населения занимают жуки-скважники мелких (длина тела 3–7 мм) и средних (8–20 мм) размеров, адекватно рыхлому состоянию верхнего слоя грунта от-

вала. Виды с ярко выраженными приспособлениями к активному рытью (*Clivina fossor*) появляются по мере уплотнения грунта и увеличения в нем объема корней, начиная с четвертого года сукцессии, постепенно увеличивая динамическую плотность своих популяций (до 26 экз./50 л.-с.) в 26-летнем сообществе (см. табл. 2).

Форические связи жуужелицы используют в качестве средства для перемещения подходящие для этого абиотические свойства среды (форезия в расширенном смысле) – атмосферу и поверхность почвы между воздушным и почвенными ярусами биогеоценоза. У большинства жуужелиц вторая пара крыльев либо не развита, либо используется в избирательных или только крайних случаях [Крыжановский, 1983]. На отвалах, которые представляют собой аналоги островных экосистем, вторая пара крыльев у жуужелиц, как правило, имеется и активно используется для десантирования извне и обмена видовым составом между сообществами разного возраста.

Важным подспорьем для перемещения в пространстве служат у жуужелиц конечности. По характеру их приспособленности для распространения выделяют несколько форических типов [Мордкович, 1970; Шарова, 1981]: очень длинноногие, с голенастыми (длина голени больше бедра) задней и средней парами ног (например, *Cicindela*, *Nebria*, *Carabus*, *Calosoma*), условно, для краткости, назовем эти формы бегунами, с высокой скоростью перемещения на большие расстояния; формы со средними и короткими ногами, с голенастой только задней парой ног образно назовем ходоками (*Harpalini*, *Pterostichini*, *Sphodrini*, *Lebiini*, *Amarini*), передвигающиеся со средней скоростью на короткие расстояния; коротконогие формы с бедрами длиннее голени на всех трех парах ног, передвигающиеся медленно и недалеко (*Clivina*, *Dyschirius*) или быстро, рывками, но на короткое расстояние (*Bembidion*, *Asaphidion*, *Notiophilus*).

В ряду разновозрастных сообществ отвала представители третьего форического типа занимают доминирующее положение на всем протяжении сукцессии. Первый тип на выровненном отвале практически не представлен, в отличие от отвалов с дифференцированным рельефом (В. Т. Мордкович, И. И. Любечан-

ский, собственные данные). Существенные изменения структуры по ходу сукцессии связаны главным образом со вторым форическим типом, который едва представлен в стартовом сообществе (5 % населения), достигает 50 % численности сообщества на инициальном и еще больше – на медиальном этапе сукцессии. Однако структурного состояния климаксового лугово-степного нативного сообщества, где доля ходоков близка к 90 %, даже 26-летний карабидоценоз на выровненном отвале так и не достигает.

**Жизненные стратегии карабидоценоза как пакет экологических связей.** В соответствии с классическими постулатами, обоснованными фитоценологами, движущей силой сукцессии являются внутренние противоречия в сообществе, приводящие к последовательному замещению биологических видов с разными типами жизненной стратегии [Миркин, Наумова, 2012] – рудералов, стресс-толерантов и конкурентов [Раменский, 1938; Grime, 1979]. При этом такое семантически масштабное понятие, как стратегия, обосновывается только демографическими критериями (*r*- и *K*-отбор), а также образными описаниями способности видов уживаться друг с другом. Наряду с явно зауженным толкованием понятия “стратегия”, расплывчатый смысл имеет также и прилагательное “жизненная”.

С учетом результатов, обсужденных в предыдущих разделах данной статьи, целесообразно понимать стратегии совместимости и сотрудничества биоты как категории ценотического, а не популяционно-видового уровня организации на разных этапах сукцессии, сущность которых определяется системой адаптивных тактик, занимающих подчиненное положение по отношению к стратегиям. При этом стратегии биоты резонно именовать не жизненными, а более конкретно – ценотическими.

При таком подходе к трем классическим вариантам ценотических (жизненных) стратегий (*R*-рудералы, *ST*-стресс-толеранты, *S*-конкуренты) необходимо добавить как минимум еще одну – экстремальную (*E*), наиболее эффективную на стартовом этапе сукцессии в хрупких местообитаниях морской супралиторали, на дне пересыхающих мелководных озер, горных осыпях, а также вновь сформированных техногенных отвалах вскрышных пород в первые дни, максимум – недели их

существования, с предельно неустойчивыми и плохо предсказуемыми во времени условиями среды.

На нивелированном отвале стратегию экстремалов демонстрируют преференты внезапно скальпированного отвала в первые недели его существования. Эти жужелицы, в отличие от рудералов, тратят максимум энергии не на размножение на месте, а на массовое десантирование извне или экстренную эвакуацию из экстремального местообитания при запредельных изменениях лимитирующих факторов. Трофически экстремалы завязаны на мортмассу, оставшуюся от предшествующего скальпирования ценоза, а также на других экстремалов, атакующих новообразованный отвал с помощью активной или пассивной форезии параллельно с жужелицами.

По мере развития карабидоценоза, пионеры-экстремалы уже менее чем через год уступают место в сообществе рудералам, которые быстро занимают преферентные позиции и захватывают местообитание посредством размножения в беспрецедентно высоком количестве. Адекватно избытию фитомассы, образуемой мощной высокорослой и густой бурьянной растительностью, рудералы-жужелицы используют тип питания, совмещающий зоо- и фитофагию, вплоть до поедания цветов растений. Начиная с 4–5 лет сукцессии рудералов в карабидоценозе начинают замещать стресс-толеранты с широкой амплитудой демографических, топических, трофических и других биоценотических тактик. Максимального успеха стресс-толеранты достигают в 26-летнем сообществе. За четверть века сукцессии структура карабидоценозов, хотя и развивавшихся в сторону климаксов лесостепного биома, все еще очень далека от климаксовой стадии. Доля жужелиц, преферентных для нативного лугово-степного сообщества сибирской лесостепи, в 26-летнем сообществе отвала составляет всего 46 %, что вдвое меньше положенного для климакса лесостепной зоны, но и среди них виды с конкурентной ценотической стратегией имеют очень низкую численность.

## ВЫВОДЫ

1. Изменения в составе и структуре населения жужелиц, происходящие в ряду разно-

возрастных экосистем нивелированного отвала, происходят не хаотично, а в определенном порядке.

2. Этот порядок содержит в себе элементы, общие для большинства сукцессионных трендов других компонентов биоты, но отличается также закономерностями развития, присутствующими только жужелицам.

3. Изменение уровня численности и видового богатства населения жужелиц в ряду разновозрастных сообществ имеет волнообразный характер. Повышенными значениями демографических параметров выделяются три сообщества: пионерное, возрастом менее года, инициальное, возрастом два года, и медиальное, возрастом 26 лет. Они отражают три ключевых этапа карабидоценоза.

4. Три сообщества, эталонные для названных этапов, выделяются каждое своим набором видов-преферентов с повышенной плотностью популяций в ключевых местообитаниях, в отличие от остальных – безликих и промежуточных.

5. От пионерного этапа саморазвития сообщества (№ 0) к инициальному (сообщества № 1–3) и далее к медиальному (сообщества № 4, 5, 26) меняются не просто набор видов (в том числе преферентов) и соотношение их численности, но, главное, – система биоценологических связей.

6. Определенные комбинации экологических связей формируют интегральные категории биоценологических отношений – жизненные стратегии, которые правомочно именовать ценотическими, так как проявляются они только на соответствующем уровне организации жизни. Анализ результатов исследования по-прежнему добавляет к трем, традиционно выделяемым типам жизненной (ценотической) стратегии: рудералам (*R*), стресс-толерантам (*ST*) и конкурентам (*C*), еще один – экстремалов (*E*).

7. За 25 лет сукцессии в карабидоценозах три типа ценотической стратегии (специфических комбинаций адаптивных тактик) постепенно замещаются в следующей последовательности: пионеры-экстремалы → рудералы → стресс-толеранты. Представители конкурентной стратегии даже на этапе 26 лет хоть и появляются, но представлены единичными экземплярами, а значит, практически не влияют на функционирование экосистемы.

8. Параметры сукцессии таксоценоза жужелиц и порядок их замещения на нивелированном отвале, занимающем геоморфологическое положение, аналогичное естественным плакорам, коренным образом отличаются от населения отвала с дифференциацией местообитаний по мезорельефу. В условиях холмисто-лощинного рельефа состав и структура населения жужелиц к 25 годам приблизились к нативным эталонам лесостепного биома гораздо ближе, чем в плакорных условиях нивелированного отвала. Более того, в различных по рельефу местообитаниях сообщества развиваются в разных направлениях: в сторону лугово-степных эталонов на элювиальных и транзитных позициях рельефа или в сторону парково-лесных сообществ – на аккумулятивных позициях катен.

В плакорных условиях нивелированного отвала развитие сообществ с 4-летнего возраста до 26 лет остается неизменным, сочетая в составе и структуре более-менее равное соотношение травяно-луговых, дендро-луговых мезофилов и лугово-степных семиксерофилов.

Исследование поддержано Программой фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект № VI.51.1.5. (0311-2016-0005).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бабенко А. Б. Динамика почвенных микроартропод при зарастании техногенных отвалов // Зоол. журн. 1982. Т. 61, № 12. С. 1815–1825.
- Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. 502 с.
- Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности / Ин-т почвоведения и агрохимии СО АН СССР. Новосибирск: Наука, 1988. 134 с.
- Бурькин А. М. Некоторые теоретические вопросы рекультивации техногенных ландшафтов // Рекультивация земель, нарушенных горными работами на КМА. Воронеж: ВСХИ, 1985. С. 3–11.
- Дмитриенко В. К. Динамика сообществ беспозвоночных в грунтах промышленных отвалов западной зоны КАТЭКа, используемых для лесовыращивания // Современное состояние биоценозов зоны КАТЭКа. Л.: Гидрометеиздат, 1990. С. 186–197.
- Дмитриенко В. К., Шаймуратова Н. С. Структура комплексов педобионтов рекультивируемых земель западной зоны КАТЭКа // География и природ. ресурсы. 1986. № 4. С. 81–85.
- Иняева З. И. Жужелицы на посевах полевых культур: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1965. 18 с.
- Крыжановский О. Л. Фауна СССР. Жесткокрылые. Жуки подотряда Aderphaga (часть 1). Л.: Изд-во АН СССР, 1983. Т. 1, вып. 2. 341 с.

- Лузянин С. Л., Дудко Р. Ю., Беспалов А. Н., Еремеева Н. И. Биоразнообразие жужелиц (Coleoptera, Carabidae) на отвалах угольных разрезов Кузбасса // Евразият. энтомол. журн. 2015. Т. 14, № 5. С. 455–467.
- Любечанский И. И., Беспалов А. Н. Пространственная гетерогенность населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в градиенте леса и степи: локальный уровень рассматривания // Сиб. экол. журн. 2011. № 4. С. 517–525.
- Любечанский И. И., Мордкович В. Г. Экологическая классификация напочвенных животных на примере жуков-жуелиц Западно-Сибирской равнины // Там же. 1997. № 6. С. 597–608.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: Гилем, 2012. 487 с.
- Мордкович В. Г. Герпетобий котловинных степей юга Сибири (преимущественно на примере жуков-жуелиц и чернотелок): автореф. дис. ... канд. биол. наук / Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных. М., 1970. 24 с.
- Мордкович В. Г. Зоологические сукцессии на молодых техногенных катенах и принцип пространственно-временных аналогов // Изв. РАН. Сер. биол. 1994. № 3. С. 446–452.
- Мордкович В. Г. Сопряженность экологических сукцессий с катенной организацией пространства // Журн. общ. биологии. 2017. Т. 78, № 4. С. 32–46.
- Мордкович В. Г., Волковинцер В. И. Особенности животного населения почв // Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. С. 18–21.
- Мордкович В. Г., Кулагин О. Е. Состав жуелиц и диагностика направления техногенных экосистем Кузбасса // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1986. № 2. С. 86–92.
- Мордкович В. Г., Любечанский И. И. Жуки-жуелицы (Coleoptera, Carabidae) и зоодиагностика экологической сукцессии на техногенных катенах бурогольных отвалов КАТЭКа (Красноярский край) // Изв. РАН. Сер. биол. 2019. № 5. В печати.
- Моторина Л. В. Естественное восстановление биогеоценозов и рекультивация земель, нарушенных при открытой добыче полезных ископаемых // Общие проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1986. Т. 2. С. 44–46.
- Мэргаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 181 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.
- Соболева-Докучаева И. И. Использование серологического метода для определения роли жуелиц (Coleoptera, Carabidae) в агробиоценозах // Журн. общ. биологии. 1975. Т. 36, № 5. С. 749–761.
- Стебаева С. К., Андриевский В. С. Ногохвостки (Collembola) и панцирные клещи (Oribatei) на бурогольных отвалах Сибири (Красноярский край) // Зоол. журн. 1997. Т. 76, № 9. С. 1004–1015.
- Сукцессии и биологический круговорот / под ред. В. М. Курачева. Новосибирск: Наука, 1993. 157 с.
- Титлянова А. А., Самбуу А. Д. Сукцессии в травяных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2016. 308 с.
- Шарова И. Х. Жизненные формы жуелиц. М.: Наука, 1981. 360 с.
- Шугалей Л. С. Устойчивость почв лесостепи и южной тайги Средней Сибири к экзогенным воздействиям // Вест. КрасГАУ. 2009. № 9. С. 66–77.
- Brändle M., Durka W., Altmoos M. Diversity of surface dwelling beetle assemblages in open-cast lignite mines in Central Germany // Biodiv. and Conserv. 2000. Vol. 9. P. 1297–1311.
- Clements F. E., Schelford V. E. Bio-Ecology. N. Y.: John Wiley & Sons, 1939. 425 p.
- Dunger W. Die Entwicklung der Bodenfauna auf rekultivierten Kippen und Halden des Braunkohlentagebaues // Abh. und Ber. Naturkundemuseum. Gorlitz. 1968. Bd. 43, N 2. 256 S.
- Frouz J., Pižl V., Tajovský K. The effect of earthworms and other saprophagous macrofauna on soil microstructure in reclaimed and unreclaimed post-mining sites in Central Europe // Eur. Journ. Soil Biol. 2007. Vol. 43, suppl. 1. P. S184–S189.
- Frouz J., Prach K., Pižl V., Háněl L., Starý J., Tajovský K., Materna J., Balík V., Kalčík J., Řehouňková K. Interactions between soil development, vegetation and soil fauna during spontaneous succession in post mining sites // Ibid. 2008. Vol. 44. P. 109–121.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia. Electronica. 2001. Vol. 4, N 1. P. 9. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm).
- Grime J. P. Plant Strategies and Vegetation Process. Chichester; N.Y.; Brisbane; Toronto: John Wiley and Sons, 1979. 222 p.
- Johnson E. A., Miyanischi K. Testing the assumptions of chronosequences in succession // Ecol. Lett. 2008. Vol. 11. P. 419–431. doi 10.1111/j.146100248.2008.01173.x.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. The Theory of Island Biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press, 1967. 224 p.
- Pormenter R. R., Macmahon J. A. Early Successional patterns of arthropod recolonization on reclaimed strip mines in Southwestern Wyoming: The ground-dwelling beetle Fauna (Coleoptera) // Environ. Entomol. 1987. Vol. 16. P. 168–177.
- Skuhavy V. Pfipevek k bionomii polnich Strevlikovitych (Coleoptera, Carabidae). Hozpravy Ceskoslovenske akademie. 1959. Vol. 69, N 2. P. 1–64.
- Topp W., Simon M., Kautz G., Dworschak U., Nicolini F., Prückner S. Soil fauna of a reclaimed lignite open-cast mine of the Rhineland: improvement of soil quality by surface pattern // Ecol. Eng. 2001. Vol. 17. P. 307–322.



# Zoological aspects of the ecological succession on the plain dump of the Nazarovo lignite open-cast mine in Krasnoyarsk Krai

V. G. MORDKOVICH, I. I. LYUBECHANSKII

*Institute of Systematics and Ecology of Animals of SB RAS  
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11  
E-mail: lubech@gmail.ru*

In 1983–1985, the population of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of plain lignified brown coal dumps in the south of the Krasnoyarsk Krai (Kansk-Achinsk fuel and energy complex, KATEK) was investigated. 7 sites were studied, ranging in age from several weeks to 26 years. The change of abundance and species richness of ground beetle populations in a sequence of uneven-aged communities has a wavy character. These demographic parameters are high in three communities: pioneer (less than one year old), initial (age 2 years), and medial (age 26 years). Three communities which can be said model ones for the above stages, are distinguished by their own set of preferential species with an increased density of populations in key habitats. For a quarter of a century of succession in carabidocenosis, the 3 types of the cenotic strategy (specific combinations of adaptive tactics) are gradually replaced in the following sequence: extreme pioneers → ruderal → stress-tolerants. The parameters of ground beetles population succession and the order of their replacement on the plain dump are radically different from the population of the dump with differentiation of habitats by mesorelief. In the conditions of the hilly-hollow relief, the composition and structure of the 25 year-old beetle population approached the native standards of the forest-steppe biome much closer than in the placer conditions of the leveled dump.

**Key words:** carabid beetles, open-cast mines, successions, life strategies.