

## РЕАКЦИЯ ФИЛЛОФАГОВ ОСИНЫ НА ВЫБРОСЫ СРЕДНЕУРАЛЬСКОГО МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА

© 2013 г. Е. А. Бельская, Е. Л. Воробейчик

*Институт экологии растений и животных УрО РАН*

*620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202*

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

Поступила в редакцию 26.06.2012 г.

В течение четырех лет оценивали поврежденность листьев осины листогрызущими насекомыми и минерами в окрестностях крупного медеплавильного завода на Среднем Урале. Выявлено значительное снижение общего изъятия, доли поврежденных листьев и среднего изъятия поврежденного листа вблизи завода. Величина эффекта одинакова для всех трех показателей и устойчива во времени. Обе группы филлофагов снижали трофическую активность на импактной территории, но загрязнение в большей степени влияло на листогрызущих насекомых, а для минеров более значимы были индивидуальные особенности дерева и условия его произрастания.

*Ключевые слова:* Средний Урал, листогрызущие насекомые, минеры, осина, медеплавильный завод, промышленное загрязнение, поврежденность листьев.

DOI: 10.7868/S0367059713020042

Численность и трофическая активность насекомых-филлофагов, играющих важную роль в функционировании лесных экосистем, зависят от многих биотических и абиотических факторов. Многочисленные работы, посвященные изучению этих зависимостей, позволили сформулировать различные гипотезы о взаимоотношениях в системе “кормовое растение–фитофаг–энтомофаг” (Hain, 1987; Мартемьянов, Бахвалов, 2007). Промышленное загрязнение можно рассматривать как дополнительный сильный абиотический фактор антропогенного происхождения, действующий на эту систему.

Реакцию биоты наземных экосистем на токсическую нагрузку удобно изучать в импактных регионах, сформированных в зонах действия точечных источников выбросов (Воробейчик, Козлов, 2012). С использованием метанализа выявлена очень большая неоднородность эффекта загрязнения: чаще наблюдается снижение поврежденности листьев деревьев вблизи заводов, но может быть зарегистрирована как стимуляция деятельности филлофагов при средних и высоких уровнях загрязнения, так и отсутствие реакции (Kozlov et al., 2009; Zvereva, Kozlov, 2010). Это определяет необходимость дальнейшего накопления информации о реакции филлофагов на загрязнение. Среди возможных причин неоднородности эффекта называют характеристики источника выбросов (тип, мощность, продолжительность

действия), особенности живых организмов (трофическая специализация, жизненный цикл) и условия окружающей среды (тип растительности, климат) (Kozlov, Zvereva, 2011). На наш взгляд, к этому перечню, по крайней мере в отношении филлофагов, следует добавить погодные условия в окрестностях конкретного источника.

Межгодовые колебания численности насекомых-филлофагов связывают с гидротермическими условиями текущего и предыдущих вегетационных сезонов (Богачева, 1990; Reynolds et al., 2007; Мешкова, 2009; Бахвалов и др., 2010). Однако вопрос о влиянии погодных условий на эффекты загрязнения почти не исследован, отчасти из-за малочисленности многолетних наблюдений за филлофагами в импактных регионах.

Крайне неравномерно в импактных регионах изучена поврежденность разных видов деревьев, что может быть возможной причиной смещения в оценке эффекта загрязнения на филлофагов. Большинство работ выполнено на березе, по другим видам, в частности по осине, данные единичны (Kozlov et al., 2009).

Цель настоящей работы – анализ межгодовой изменчивости поврежденности листьев осины в градиенте загрязнения выбросами крупного медеплавильного завода. Мы проверяли гипотезу об устойчивости во времени эффекта загрязнения на насекомых-филлофагов. Осина (*Populus tremula* L.) – один из широко распространенных лесообразующих

видов таежной зоны. Благодаря вегетативному размножению, высокой скорости роста, а также светолюбивости она быстро заселяет нарушенные участки леса, часто встречаясь по опушкам, лесным дорогам и на вырубках.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Работы выполнены в течение 2004–2006 и 2008 гг. в районе действия Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), расположенного на окраине г. Ревды (Свердловская обл.). СУМЗ – одно из крупнейших предприятий цветной металлургии России; действует с 1940 г., выбрасывает в атмосферу оксиды серы, азота, соединения фтора и полиметаллическую пыль (Cu, Pb, Cd, Zn, Fe и др.). Максимальный объем эмиссии приходился на 1980-е годы, достигая 140 тыс. т/год. Начиная с конца 1990-х годов выбросы постепенно снижались: в 2004 г. их объем составлял 28.3 тыс. т/год, в 2008 г. – 24.1 тыс. По содержанию металлов в почве и снеге, а также состоянию высшей растительности ранее были выделены три зоны загрязнения: импактная – до 3 км к западу от источника загрязнения, буферная – от 3 до 6 км, фоновая – от 7 км и далее (Воробейчик и др., 1994). Состояние разных объектов биоты в районе СУМЗа изучали в течение многих лет (Кайгородова, Воробейчик, 1996; Бельский, Ляхов, 2003; Веселкин, 2004; Ермаков, 2004; Бельская, Зиновьев, 2007; Мухачева, 2007; Mikhailova, 2007; Золотарев, 2009; Нестерков, Воробейчик, 2009; Trubina, 2009; Ставищенко, 2010; Сморгалов, Воробейчик, 2011; Воробейчик, Пищулин, 2011), но реакции филофагов на загрязнение рассматривали только эпизодически (Kozlov et al., 2009).

Сбор материала проводили в темной хвойном лесу на 4 стационарных участках, каждая площадью около 10 га. Два из них были расположены в фоновой зоне: в 30 км к западу от СУМЗ – малиново-папоротниково-кислицевый елово-пихтовый лес с примесью осины и березы, в 20 км –вейниково-кислицевый пихтово-еловый лес с примесью березы, сосны, осины; один – в буферной (6 км): мертвопокровный елово-пихтовый лес с примесью сосны, березы и лиственницы; один – в импактной (1.5 км к юго-западу): мертвопокровный сосново-елово-пихтовый лес с примесью березы и осины.

На каждом участке случайно выбирали по 30 (в 2004 г. – по 25) одиночно стоящих (как правило, вдоль лесных дорог и просек), хорошо освещенных деревьев осины приблизительно одинаковой высоты (5–10 м). В пределах участка деревья были расположены на расстоянии не менее 10–20 м друг от друга. В конце периода активной вегетации (конец июля – начало августа) с южной стороны каждого дерева на высоте 1.5–2.0 м срезали по одной ветви длиной 20–30 см (в среднем около

40 листьев), которые анализировали в лаборатории. Такая схема отбора была выбрана для снижения вариабельности поврежденности листьев, связанной с различиями микроклимата в пределах участка и кроны дерева, а также уменьшения опосредованного влияния загрязнения через изреживание древостоя. Сбор материала и все оценки поврежденности проведены одним учетчиком. За 4 года проанализировали 18211 листьев с 457 деревьев (недоучтено 2 дерева в 2005 г. и 1 дерево в 2006 г.).

Выделяли два типа повреждений: 1) выедание тканей и жилок листа, в том числе скелетирование (листогрызущие насекомые); 2) мины (мины). Результаты учета галлов в данной работе не рассматриваются. Для каждого листа визуально определяли балл интенсивности изъятия дифференцированно по двум типам повреждений. Использовали шкалу И.А. Богачевой (1979): 0 – неповрежденный лист; 1 – в листе одно небольшое отверстие; 2 – до 3 более крупных отверстий или несколько мелких; 3 – несколько крупных отверстий, захватывающих основные жилки листа; 4 – множественные повреждения, изъято не более 50% площади листа; 5 – изъято более 50% площади листа; 6 – изъято 100%.

Для определения соотношения между баллом интенсивности повреждения и абсолютной площадью изъятия листовой пластинки отобрали по 20 листьев первого–пятого баллов, которые сканировали после высушивания в гербарии. Предпочтение отдавали скелетированным листьям, так как при данном типе повреждения сохраняются контуры листа, что позволяет точнее определить его площадь и соответственно долю изъятия. Изображения обрабатывали с использованием программы SIAMS PHOTOLAB (<http://www.siams.com>), оценивая долю изъятия площади для каждого листа. Среднюю величину изъятия, соответствующую каждому баллу, использовали в дальнейших расчетах (табл. 1).

Сбор материала для определения видового состава филофагов проводили в 2008 г. одновременно с учетом повреждений. Открытоживущих личинок фотографировали, листья с минами гербаризировали.

При анализе данных во всех случаях экспериментальной единицей считали дерево. Рассматривали три показателя поврежденности: общее изъятие ( $C$ , доля площади изъятия с учетом как поврежденных, так и неповрежденных листьев), экстенсивность ( $E$ , доля поврежденных листьев независимо от степени повреждения), интенсивность ( $S$ , доля площади изъятия листовой пластинки только у поврежденных листьев). Оценивали как суммарную поврежденность (весь комплекс филофагов), так и дифференцированно по типам повреждений (отдельно листогрызущие и

**Таблица 1.** Соотношение баллов поврежденности и площади изъятия листовой пластинки

Балл поврежденности	Изъятие, %		Количество листьев
	Среднее (95%-ный доверительный интервал)	Нижний и верхний децили	
1	0.6 (0.4–0.9)	0.1–1.3	20
2	2.3 (1.5–3.1)	0.6–4.5	20
3	20.4 (16.3–24.6)	8.6–31.8	20
4	51.7 (44.9–58.5)	33.7–68.7	20
5	79.2 (71.5–86.9)	60.8–93.3	9

минеры). Экстенсивность в большей степени зависит от численности филлофагов, тогда как интенсивность (и соответственно общее изъятие) – от их видового состава.

Для сравнения средних значений поврежденности между участками и годами применяли двухфакторный дисперсионный анализ с поправкой Уайта-Хьюбера на неоднородность дисперсий, алгоритм НСЗ (Long, Ervin, 2000). Множественные сравнения выполняли по критерию Тьюки, разделение дисперсии на компоненты – по Снедекору. Коэффициенты вариации сравнивали по *Z*-критерию – аналогу *t*-критерия Стьюдента (Zar, 2010). В дополнении к дисперсионному анализу для оценки степени влияния загрязнения использовали величину эффекта по Хеджесу (Borenstein et al., 2009): при усреднении по годам использовали модель со случайными эффектами; доверительные интервалы определены бутстрепом (10 тыс. повторений); значимость межгодовой гетерогенности (*Q*) оценена с использованием распределения  $\chi^2$  (расчеты выполнены в программе MetaWin 2.0).

Для анализа изменения соотношения составляющих общего изъятия в градиенте загрязнения использовали отношение откликов (response ratio), которое рассчитывается как  $RR = \ln(x_i/x_f)$ , где  $x_i$  – значение показателя на *i*-м участке градиента,  $x_f$  – значение показателя на фоновой территории (30 км). Данное отношение обладает двумя свойствами, удобными при интерпретации результатов – симметричностью и аддитивностью (Hedges et al., 1999). Свойство симметричности заключается в следующем: например, если  $x_1/x_2 = 15/3$ , то  $RR = 1.61$ , а если  $x_1/x_2 = 3/15$ , то  $RR = -1.61$ ; если  $x_1 = x_2$ , то  $RR = 0$ . Свойство аддитивности особенно полезно для наших целей. Величину общего изъятия (% в пределах конкретного дерева) можно представить как произведение интенсивности (*S*, %) и экстенсивности (*E*, доля единицы), т.е.  $C = S \times E$ . Тогда, например, если  $C_1/C_2 = (S_1 \times E_1)/(S_2 \times E_2) = (15 \times 0.15)/(3 \times 0.50) = 2.25/4.50$ , то для общего изъятия отношение откликов  $RR_C = 0.41$ , что строго равно сумме отноше-

ния откликов для интенсивности ( $RR_S = 15/3 = 1.61$ ) и отношения откликов для экстенсивности ( $RR_E = 0.15/0.50 = -1.20$ ), т.е.  $RR_C = RR_S + RR_E = 1.61 + (-1.20) = 0.41$ . Свойство аддитивности позволяет определить, за счет какой именно составляющей – экстенсивности или интенсивности – происходит изменение общего изъятия. При усреднении значений по нескольким деревьям аддитивность сохраняется только при использовании средней геометрической; поэтому при расчетах отношения откликов использована именно она.

Для оценки содержания металлов в листьях одновременно с учетом поврежденности в 2008 г. с тех же деревьев отобрали по 10 листьев с дерева, удалили черешки и высушили при температуре 60°C. Листья с одного дерева составляли одну смешанную пробу. Пробы (около 0.1 г воздушно-сухой массы) озоляли в смеси 7 мл концентрированной  $HNO_3$  и 1 мл деионизированной  $H_2O$  в тefлоновых стаканах в системе для микроволнового разложения MWS-2 (Berghof, Германия). Концентрации металлов (Cu, Pb, Cd, Zn, Fe) измерили на атомно-абсорбционном спектрометре AAS 6 vario (Analytik Jena, Германия). Наша лаборатория аккредитована на техническую компетентность (аттестат РОСС.RU0001.515630). Всего проанализировано 120 образцов. Загрязнение лесной подстилки оценивали в 2004 г., методика отбора и анализа проб описана ранее (Бельская, Зиновьев, 2007).

Для оценки погодных условий вегетационного периода использованы данные ближайшей метеостанции (г. Ревда).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Загрязненность территории**, оцененная по содержанию металлов в лесной подстилке и листьях осины, увеличивается с приближением к источнику выбросов (табл. 2). Максимальное превышение концентраций вблизи завода по сравнению с участком в 30 км отмечено для меди (116.2 раза – в подстилке и 3.9 раза – в листьях) и свинца (30.0 и 43.1 раза соответственно). В мень-

**Таблица 2.** Концентрации (мкг/г) металлов в лесной подстилке (подвижные формы) и в листьях осины (валовое содержание) на разном удалении от завода

Металл	Расстояние до завода, км			
	30	20	6	1
Лесная подстилка				
Cu	47.6 (45–51)	53.1 (50–56)	1067.4 (813–1361)	5530.4 (5260–5969)
Pb	92.7 (87–97)	101.5 (90–108)	895.1 (809–947)	2780.9 (2589–3154)
Fe	1152.3 (1057–1309)	1177.8 (1000–1436)	2820.2 (2406–3133)	12425.5 (9683–17322)
Zn	245.8 (230–257)	296.8 (276–318)	706.3 (571–774)	1111.4 (915–1374)
Cd	3.5 (3.2–3.8)	3.5 (3.2–3.9)	20.8 (16.7–23.5)	28.1 (22.5–35.0)
Листья				
Cu	7.9 (5–11)	8.2 (5–10)	8.7 (6–12)	30.6 (18–68)
Pb	2.3 (0.4–5)	2.6 (0.3–6)	4.5 (0.6–8)	99.1 (23–275)
Fe	68.4 (55–88)	99.7 (69–127)	102.8 (73–143)	224.9 (151–419)
Zn	264.1 (146–301)	268.1 (159–435)	584.8 (308–832)	698.1 (263–1172)
Cd	2.7 (0.8–4.9)	2.9 (1.1–5.0)	5.8 (2.8–11.0)	6.6 (2.8–16.4)

Примечание. Приведено среднее арифметическое, в скобках – минимальное и максимальное значение; учетная единица: для подстилки – площадка ( $n = 3$ ), для листьев – дерево ( $n = 30$ ).

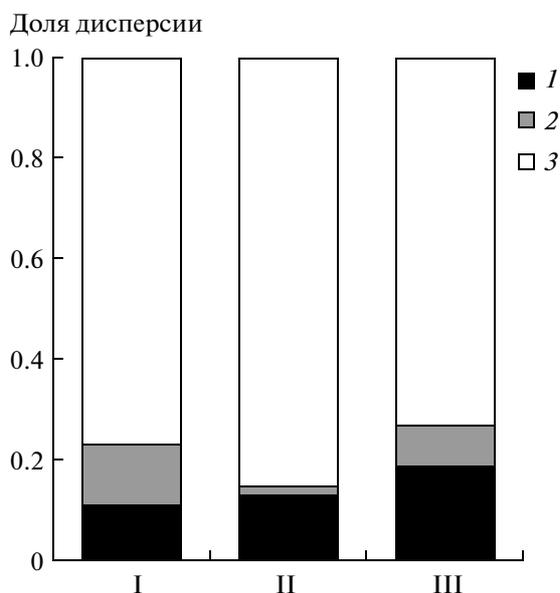
шей степени накапливаются железо (10.8 и 3.3 раза), кадмий (8.0 и 2.4 раза) и цинк (4.5 и 2.6 раза). По содержанию металлов в подстилке участки хорошо соответствуют трем выделенным зонам – фоновой (в 20 и 30 км от завода), буферной (6 км), импактной (1 км). Аналогичная, хотя и менее чет-

кая, кластеризация участков получена по содержанию металлов в листьях.

**Анализ суммарной поврежденности.** Различия между участками градиента загрязнения по величине общего изъятия значимы ( $F = 17.5$ ,  $p < 0.0001$ ,  $df = 3$ ). В фоновой зоне филофаги изымали в среднем за все годы 8–10% от площади листьев (табл. 3), значимые различия между участками в 20 и 30 км отмечены лишь в 2008 г. ( $p < 0.0001$ ) – величина общего изъятия в 20 км от завода была выше в 1.8 раза. В импактной зоне во все годы общее изъятие было меньше фоновое (в среднем в 2 раза), однако только в 2008 г. различия между участками в 1 и 20 км от завода значимы ( $p < 0.0001$ ). Пространственная вариабельность поврежденности в импактной зоне, напротив, возрастала: в 20 км от завода коэффициент вариации был значимо ниже импактных значений в 2004 и 2006 гг. (соответственно  $z = 2.56$  и  $z = 2.07$  при  $p = 0.05$ ).

Величина общего изъятия значимо различалась между годами ( $F = 18.5$ ,  $p < 0.001$ ,  $df = 3$ ). В 2006 г. почти во всех зонах этот показатель был самым низким, в 2008 г. – самым высоким; взаимодействие “участок × год” незначимо ( $F = 1.4$ ,  $p = 0.183$ ,  $df = 9$ ). Межгодовые различия вносили большой вклад в изменчивость общего изъятия (18.7% дисперсии) по сравнению с различиями между участками градиента (8.0%), но более 70% изменчивости обусловлено неучтенными факторами (рис. 1).

Экстенсивность зависела как от участка ( $F = 47.1$ ,  $p < 0.0001$ ,  $df = 3$ ), так и года ( $F = 42.0$ ,  $p < 0.0001$ ,  $df = 3$ ), взаимодействие “участок × год” значимо ( $F = 3.91$ ,  $p < 0.0001$ ,  $df = 9$ ). На расстоя-



**Рис. 1.** Компоненты дисперсии общего изъятия площади листьев листогрызущими филофагами (I), минерами (II) и обеими группами (III).

1–3 – дисперсия, обусловленная различием между: 1 – годами, 2 – участками градиента, 3 – остаточная.

**Таблица 3.** Показатели суммарной поврежденности листьев осины в разные годы и на разном удалении от СУМЗа

Год	Удаление от завода, км			
	30	20	6	1
Экстенсивность, %				
2004	69.1 ± 3.4 ** (32.9)	76.6 ± 3.3 ** (12.7*)	65.7 ± 16.3 (30.5)	49.5 ± 3.3 (45.7)
2005	59.3 ± 3.6 ** (37.0)	80.3 ± 1.9 ** (24.8*)	56.3 ± 3.1 (43.9)	41.2 ± 3.4 (44.8)
2006	57.9 ± 3.9 (19.5*)	57.3 ± 2.6 (15.5*)	51.6 ± 1.3 (21.4*)	50.1 ± 4.2 (35.4)
2008	77.4 ± 2.8 (28.5)	91.2 ± 2.6 ** (18.6)	73.1 ± 2.9 (30.2)	69.0 ± 4.5 (41.4)
AVG	65.9 ± 4.6 (13.8)	76.4 ± 7.1 (18.5)	61.7 ± 4.8 (15.6)	52.5 ± 5.9 (22.4)
Интенсивность, %				
2004	11.5 ± 1.3 (55.7*)	9.7 ± 1.1 (59.0*)	8.8 ± 1.0 (55.3*)	5.7 ± 1.3 (117.2)
2005	10.2 ± 0.9 (48.8)	11.5 ± 1.6 (74.3)	8.2 ± 0.9 (60.2)	7.0 ± 0.8 (61.3)
2006	10.1 ± 1.3 (69.2)	8.8 ± 0.7 (44.1*)	8.6 ± 1.4 (89.1)	4.1 ± 0.6 (80.9)
2008	13.0 ± 1.7 (72.2)	20.4 ± 2.9* (76.7)	15.3 ± 1.7 (61.3)	11.3 ± 1.5 (73.8)
AVG	11.2 ± 0.7 (12.1)	12.6 ± 2.7 (42.2)	10.2 ± 1.7 (33.2)	7.0 ± 1.5 (43.9)
Общее изъятие, %				
2004	8.2 ± 1.2 (75.4)	7.3 ± 0.8 (57.2*)	5.9 ± 0.8 (67.4)	3.4 ± 1.2 (168.3)
2005	6.4 ± 0.8 (69.5)	9.4 ± 1.5 (82.5)	5.1 ± 0.7 (80.8)	3.1 ± 0.5 (89.4)
2006	6.1 ± 1.0 (87.6)	5.2 ± 0.5 (55.3*)	5.5 ± 1.3 (134.2)	2.4 ± 0.5 (116.1)
2008	10.9 ± 1.8 (88.3)	19.7 ± 2.9 ** (81.1)	12.0 ± 1.7 (75.6)	8.8 ± 1.5 (90.9)
AVG	7.9 ± 1.1 (27.9)	10.4 ± 3.2 (61.9)	7.1 ± 1.6 (45.8)	4.4 ± 1.5 (66.6)

Примечание. Приведены среднее ± ошибка, в скобках – коэффициент вариации (%), в пределах каждого года характеризующий изменчивость между деревьями. Учетная единица для каждого года исследования – дерево: в 2004 г. –  $n = 25$ , в остальные годы –  $n = 30$ . AVG – среднее ± ошибка значение между годами ( $n = 4$ ), в скобках – коэффициент вариации (%), характеризующий межгодовую изменчивость. Значимость отличия от импактного участка: \* –  $p < 0.05$ ; \*\* –  $p < 0.01$ .

нии 1 км от завода экстенсивность снижалась по сравнению с участками в 20 км (2004 и 2005 гг. –  $p < 0.001$ , 2008 г. –  $p = 0.0006$ ) и 30 км (2004 г. –  $p = 0.0153$ , 2005 г. –  $p = 0.0001$ ). В 2006 г. доля поврежденных листьев была близка на всех участках градиента. Увеличение варибельности экстенсивности в импактной зоне по сравнению с участком в 20 км от завода наблюдали в 2004–2006 гг. (соответственно  $z = 5.12$ ,  $p = 0.001$ ;  $z = 2.35$ ,  $p = 0.05$  и  $z = 5.59$ ,  $p = 0.001$ ), в 30 км – в 2006 г. ( $z = 2.90$ ,  $p = 0.05$ ).

Различия в интенсивности повреждений между участками градиента также были значимы ( $F = 16.85$ ,  $p < 0.0001$ ,  $df = 3$ ) (см. табл. 3), но лишь в 2008 г. отмечено значимое снижение этого показателя вблизи завода по сравнению с 20-м км ( $p = 0.0004$ ). Значимость влияния года на интенсивность повреждений ( $F = 14.87$ ,  $p < 0.0001$ ,  $df = 3$ ) обусловлена ее высокой величиной в 2008 г. на всех участках. Изменение интенсивности в градиенте загрязнения было однотипным во все годы (взаимодействие “участок × год” незначимо,  $F = 1.3$ ,  $p = 0.235$ ,  $df = 9$ ). Увеличение коэффициентов вариации этого показателя на импактном участке по сравнению с участками в 20 и 30 км наблюдали в 2004 г. (соответственно  $z = 2.03$  и  $z = 2.21$  при

$p = 0.05$ ), с участком в 20 км – в 2006 г. ( $z = 2.17$ ,  $p = 0.05$ ).

Сравнение двух контрастных участков (30 и 1 км) по величине эффекта четко продемонстрировало отрицательное влияние загрязнения на все рассмотренные показатели поврежденности. Обобщенная по всем годам величина эффекта оказалась близкой у всех трех показателей:  $-0.68$  (доверительный интервал  $-0.86...-0.38$ ) – для общего изъятия,  $-0.66$  ( $-0.99...-0.37$ ) – для экстенсивности,  $-0.67$  ( $-0.98...-0.35$ ) – для интенсивности. Во всех случаях доверительные интервалы не перекрывают ноль, а величина эффекта однородна во времени ( $Q = 2.9, 3.0, 2.9$  для общего изъятия, экстенсивности и интенсивности соответственно при  $df = 3$ ,  $p > 0.39$ ).

**Дифференцированный анализ поврежденности.** По нашим наблюдениям, в районе исследований листья повреждали гусеницы сем. Thyatiridae, Notodontidae и Noctuidae, личинки пилильщиков сем. Tenthredinidae, а также личинки и имаго жуков, среди которых наиболее многочисленными были *Chrysomela populi* L., *Ch. tremulae* F., *Gonioctena decemnotata* (Marsh.), *G. viminalis* (L.) (Chrysomelidae) и *Byctiscus betulae* (L.) (Attelabidae). В минах отмечали гусениц чешуекрылых: преимуще-

**Таблица 4.** Доля (%) изъятия площади листьев осины минерами в общем изъятии

Год	Удаление от завода, км			
	30	20	6	1
2004	17.3 ± 4.9	12.4 ± 3.4	8.4 ± 2.2	12.6 ± 3.7
2005	13.4 ± 4.1	2.0 ± 0.7	11.1 ± 2.6	18.6 ± 4.4
2006	28.7 ± 5.7	26.1 ± 5.5	45.0 ± 5.8	21.1 ± 4.5
2008	33.6 ± 5.8	23.1 ± 5.0	34.6 ± 5.8	27.6 ± 5.1

Примечание. Приведено среднее ± ошибка; учетная единица – дерево: в 2004 г. –  $n = 25$ , в остальные годы –  $n = 30$ .

шественно *Phyllonorycter apparella* (H.-S.), а также *Caloptilia stigmatella* (F.), *Phyllocnistis labyrinthella* (Bjerk.) (Gracillariidae), личинок мух *Aulagromyza tremulae* (Hering) (сем. Agromyzidae), ложногусениц пилильщиков *Fenusella glaucopis* (Konow) (Tenthredinidae).

В данной работе филофаги были подразделены на две группы – листогрызущих и минеров. В первую входят насекомые, обитающие на поверхности листьев – как открытоживущие, так и ведущие полускрытый образ жизни (трубковерты, листовертки), во вторую – скрытоживущие насекомые. В районе исследований наиболее распространены повреждения, наносимые листогрызущими насекомыми. Доля минеров в общем изъятии сильно варьировала по годам (от 2 до 45%), но не зависела от участка (табл.4). В среднем за все годы минеры изымали от 0.9% поверхности листьев в импактной зоне до 2.6% в фоновой.

Реакция обеих групп филофагов на загрязнение, оцененная с помощью отношения откликов, представлена на рис. 2. В импактной зоне у обеих групп филофагов из года в год наблюдалось однотипное снижение общего изъятия по сравнению с участком в 30 км. В буферной зоне сохранялось угнетение активности листогрызущих насекомых, а у минеров, напротив, наблюдалась стимуляция активности в 2005, 2006 и 2008 гг. Такие же разнонаправленные отклики отмечены и на участке в 20 км: повышение общего изъятия листогрызущими насекомыми по сравнению с 30 км происходило в 2005 и 2008 гг., тогда как для минеров в эти годы зарегистрировано снижение активности.

Отклики составляющих общего изъятия в градиенте загрязнения изменялись либо однонаправленно, либо разнонаправленно, а при однонаправленном изменении различались по величине. Как правило, у обеих групп филофагов отклики интенсивности и экстенсивности повреждений были однонаправленными; в случае разнонаправленности их величина была мала. Вклад интенсивности и экстенсивности в отклик общего изъятия не зависел от уровня загрязнения или года.

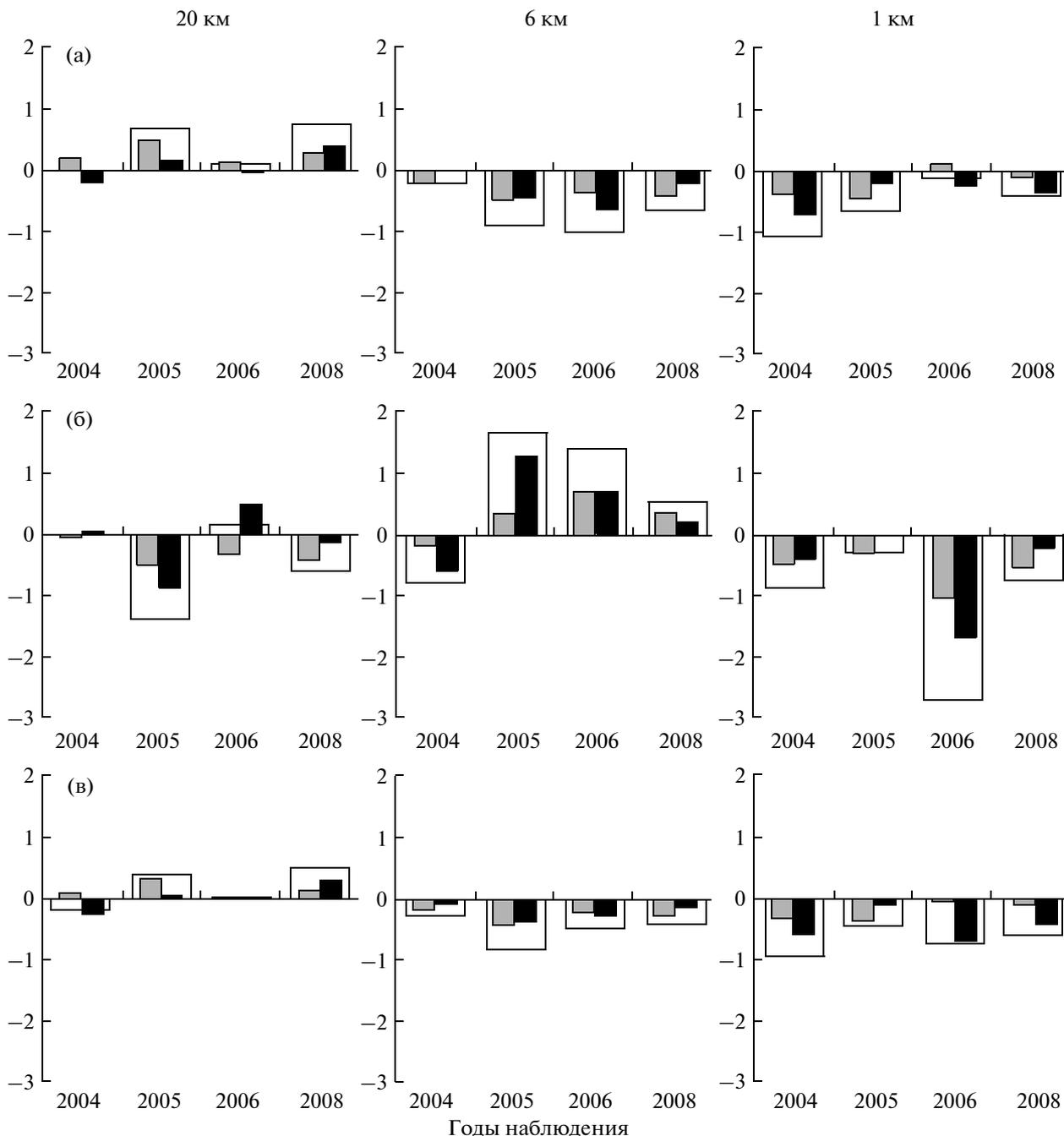
Вклад межгодовых различий в изменчивость общего изъятия был сходен у обеих групп фило-

фагов (см. рис. 1): у листогрызущих насекомых на их долю приходилось 11.1% дисперсии, у минеров – 12.6%. В то же время различия между участками вносили заметный вклад только в поврежденность, вызванную листогрызущими насекомыми (11.6% общей дисперсии), но не минерами (2.0%), для которых большее значение имели неучтенные факторы.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Несмотря на снижение выбросов в последние годы, высокое содержание тяжелых металлов в почве определяет большую величину токсической нагрузки на все компоненты экосистем, в том числе древесную растительность. Повышенные концентрации металлов в листьях вблизи завода (см. табл. 1) указывают на возможность прямого действия токсикантов на фитофагов. Наблюдаемое нами из года в год снижение поврежденности листьев осины на сильно загрязненной территории – вполне ожидаемый результат, согласующийся с современными представлениями об угнетении фитофагов при повышении содержания металлов в их корме (Butler, Trumble, 2008; Massad, Dyer, 2010).

Однако было бы неверно связывать снижение поврежденности только с прямым токсическим действием тяжелых металлов или других поллютантов на фитофагов, так как часто не обнаруживаются значимых корреляций между концентрацией металлов в листьях деревьев и их поврежденностью (Kozlov et al., 2009). Величина изъятия – это интегральный показатель, помимо всего прочего, отражающий результат сложных взаимоотношений в системе “растение–фитофаг–естественные враги”. Загрязнение может воздействовать на каждое из этих звеньев (Butler, Trumble, 2008), сдвигая баланс в ту или иную сторону. Поэтому в условиях загрязнения теоретически можно ожидать как подавления активности фитофагов, так и ее стимуляцию. Подчеркнем, что на материале только натуральных наблюдений, без привлечения дополнительной информации, невозможно строго оценить вклад тех или иных причин в изменение активности фитофагов. Со-



**Рис. 2.** Отношение откликов для поврежденности листогрызущими филлофагами (а), минерами (б) и обеими группами (в) на удалении 20, 6 и 1 км от завода по сравнению с фоновой территорией (30-й км) в разные годы наблюдений. Серая заливка – экстенсивность повреждения, черная – интенсивность, сплошная линия – общее изъятие листьев.

ответственно все приведенные ниже рассуждения об этом носят в значительной степени умозрительный характер.

Качество корма рассматривают как один из основных факторов, влияющих на численность насекомых-фитофагов (Рафес, 1968; Викторов, 1971). Изменение биохимических реакций растения в условиях загрязнения (Загрязнение..., 1988)

влияет на содержание как питательных, так и защитных веществ в листьях (Ситникова, 1990; Loponen et al., 1998; Durand et al., 2010; Nikula et al., 2010) и, как следствие, на физиологическое состояние фитофагов (Koricheva et al., 1998). Поскольку в нашем случае нет стимуляции трофической активности, можно предположить, что при загрязнении не происходит ни увеличения кон-

центраций биогенов в растениях, ни снижения содержания вторичных метаболитов. Впрочем, защитные функции последних в определенной степени могут выполнять тяжелые металлы, по крайней мере такая возможность обсуждается для растений-гипераккумуляторов (Boyd, 2007).

Взаимоотношения между фитофагами и их естественными врагами в условиях промышленного загрязнения изучены слабо. Данные большинства исследований свидетельствуют либо об отсутствии реакции, либо об угнетающем действии загрязнителей на энтомофагов (Heliövaara, Väisänen, 1986; Butler et al., 2009). В случае снижения активности хищников и паразитов можно ожидать возрастания обилия их жертв в окрестностях промышленных предприятий и соответственно увеличения поврежденности. Такое объяснение повышению численности филофагов березы на загрязненных территориях предложили Е.Л. Зверева и М.В. Козлов (Zvereva, Kozlov, 2000, 2006). В нашем случае снижение поврежденности листьев в импактной зоне не позволяет связать этот эффект с угнетением энтомофагов.

Воздействие промышленного загрязнения на филофагов может быть и более опосредованным — в частности, через изменение микроклиматических условий среды их обитания. Многие виды насекомых-филофагов предпочитают заселять хорошо прогреваемые и освещаемые участки с невысоким увлажнением (Кондаков, 2002; Мешкова, 2009). Изменение светового и гидротермического режимов может приводить к структурным перестройкам сообществ филофагов, их перераспределению между деревьями и в пределах кроны отдельных деревьев (Воронцов, 1963). По мере приближения к СУМЗ уменьшаются плотность, полнота и запас древостоя, сомкнутость крон и плотность подроста (Воробейчик и др., 1994), что неизбежно должно привести к увеличению освещенности древостоя. Мы попытались свести к минимуму различия в фитоклимате древостоев разных зон загрязнения, проведя учеты на хорошо освещенных одиночных деревьях. Поэтому влиянием данного фактора можно пренебречь, тем более что обнаружено снижение трофической активности филофагов на загрязненной территории.

Трофическая активность филофагов зависит от многих абиотических факторов, что определяет ее значительную межгодовую изменчивость. Температуру воздуха рассматривают как главный из них, напрямую действующий на фитофагов (Vale et al., 2002), численность которых положительно коррелирует с летними температурами (Богачева, 1990; Reynolds et al., 2007). За период наших исследований наиболее теплым было лето 2008 г. (среднемесячная температура июля равна 19.9°C), наиболее холодным — 2006 г. (15.4°C).

Соответственно в эти годы отмечена максимальная и минимальная поврежденность. Небольшая длина временного ряда не позволяет нам строго оценить модифицирующее влияние погодных условий года на реакцию филофагов на загрязнение. Однако тот факт, что наименьшие различия между фоновым и импактным уровнями поврежденности отмечены в наиболее теплое лето 2008 г., не согласуется с заключением М.В. Козлова и Е.Л. Зверевой (Kozlov, Zvereva, 2011) об увеличении величины эффекта загрязнения на фитофагов при повышении средней температуры июля. Эти авторы с помощью метаанализа сравнивали несколько загрязненных районов, используя многолетние климатические данные, определяемые географическим положением источника выбросов. Возможно, механизм взаимодействия климата и загрязнения в широтном градиенте отличается от механизма взаимодействия погодных условий и загрязнения в районе действия конкретного точечного источника выбросов.

Условия года значимо влияли только на изменение экстенсивности повреждения. Отсутствие взаимодействия факторов “год × участок” для интенсивности и общего изъятия делают эти показатели наиболее удобными при оценке реакций филофагов на загрязнение, тем более что по величине эффекта все три рассмотренных параметра оказались близки. Использование для этих целей экстенсивности может привести к смещению оценок при метаанализе, если поврежденность вблизи разных источников оценена в разные годы.

Особо следует остановиться на возможных причинах высокой вариабельности поврежденности. Согласно И.А. Богачевой (1990), пространственная изменчивость поврежденности растений складывается из географической (в разных географических районах), локальной (различия абиотических условий в разных участках одного географического района), биотопической (разные микроклиматические условия в пределах одного участка) и индивидуальной (различия между отдельными деревьями). Рассматриваемые нами факторы — загрязненность территории и год — объясняют менее четверти общей дисперсии поврежденности (см. рис. 1). В нашей работе акцент сделан на биотопической и индивидуальной вариабельности: мы обследовали небольшое количество больших по площади участков леса, причем учеты проводили во многих точках участка на большом количестве деревьев. Поэтому среди неучтенных факторов могут быть возраст дерева, его генетические особенности, детерминирующие интенсивность продуцирования вторичных метаболитов, степень ослабленности, условия микроклимата и химизм почвы в месте произрастания. Механизмы действия этих факторов на поврежденность в условиях загрязнения практически не изучены. Увеличение коэффициентов вариации

поврежденности листьев на импактной территории позволяет предположить, что локальные и индивидуальные различия условий обитания филлофагов усиливаются в градиенте загрязнения.

Реакции насекомых-фитофагов на действие факторов среды зависят от типа питания и образа жизни (Koricheva et al., 1998; Vehvilainen et al., 2007; Cornelissen et al., 2008). Наши результаты демонстрируют, что различия между участками градиента загрязнения имеют большее значение для листогрызущих насекомых, чем минеров, для которых важнее индивидуальные различия между деревьями. Такой результат вполне ожидаем и определяется прежде всего разным образом жизни представителей этих групп. Минеры, личинки которых питаются внутри растительных тканей, защищены от действия таких внешних факторов, как температура и солнечная радиация (Баранчиков, Ермолаев, 1998; Pincebourde, Casas, 2006), и слабо реагируют на загрязнение (Mulder, Breure, 2006; Zvereva, Kozlov, 2010). В отличие от листогрызущих эти насекомые не потребляют при питании токсичную пыль, осевшую на поверхности листьев. С другой стороны, индивидуальные особенности деревьев, например асинхронное разворачивание листьев весной, действуют на них в большей степени по сравнению с подвижными открытоживущими видами (Forkner et al., 2008). Тем не менее при высоком уровне загрязнения направленность отклика совпадает у обеих рассматриваемых групп (см. рис. 2). Более того, в отдельных случаях его величина у минеров даже выше, чем у листогрызущих насекомых. Однако в силу большего вклада последних в поврежденность листьев по сравнению с минерами (см. табл. 4) именно эта группа определяет направленность отклика всего комплекса филлофагов, тогда как реакция минеров лишь его модифицирует. Различия в направленности откликов минеров и листогрызущих насекомых при промежуточных уровнях загрязнения также подчеркивают отмеченную выше специфику реакций двух рассматриваемых групп филлофагов.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данная работа заполняет пробел в экологии импактных регионов, связанный с анализом влияния промышленного загрязнения на поврежденность филлофагами листьев осины. При сравнении наиболее контрастных участков выявлено значительное снижение общего изъятия, экстенсивности и интенсивности повреждения листьев осины на прилегающей к заводу территории. Величина этого эффекта близка для всех трех рассмотренных показателей поврежденности и устойчива во времени, несмотря на большие межгодовые различия абсолютных значений. Влияние года на эффект загрязнения проявляется

только для одного из показателей — экстенсивности и при сравнении во всем градиенте, включая промежуточные уровни нагрузки. Следовательно, доля поврежденных листьев, определяемая в основном численностью насекомых-филлофагов, — это наиболее простой при учетах, но и наиболее изменчивый показатель поврежденности. Соответственно его использование в мета-анализе однолетних данных может быть дополнительным источником неоднородности эффекта.

Выявленное увеличение вариабельности поврежденности листьев на импактной территории позволяет предположить, что под действием загрязнения возрастает гетерогенность среды обитания филлофагов, которая определяется генетическими особенностями деревьев, степенью их ослабленности и локальным микроклиматом. Именно эти не учитываемые в данной работе факторы объясняют основную долю изменчивости общего изъятия, тогда как на различия между участками приходится менее 10%. Разница в образе жизни филлофагов также накладывает определенный отпечаток на их реакцию на загрязнение: активность и листогрызущих насекомых, и минеров снижается на импактной территории, но загрязнение в большей степени влияет на листогрызущих, а для минеров значительную роль играют индивидуальные особенности дерева и условия его произрастания.

Мы признательны сотрудникам Института экологии растений и животных УрО РАН Г.А. Замшиной за определение видов филлофагов, М.В. Чибиряку за помощь в освоении программы SIAMS PHOTOLAB, В.С. Микрюкову — за участие в анализе данных, Э.Х. Ахуновой и А.В. Щепеткину — за проведение химических анализов, И.А. Богачевой — за комментарии к тексту рукописи. Работа завершена при поддержке РФФИ (проект № 10-04-00146), Президиума УрО РАН (проект № 12-М-23457-2041) и Программы развития ведущих научных школ (проект НШ-5325.2012.4).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранчиков Ю.Н., Ермолаев И.В. Факторы динамики популяций насекомых-минеров // Энтомологические исследования в Сибири. Красноярск: КФ РЭО, 1998. Вып. 1. С. 4–32.
- Бахвалов С.А., Колтунов Е.В., Мартымянов В.В. Факторы и экологические механизмы популяционной динамики лесных насекомых-филлофагов. Новосибирск: СО РАН, 2010. 299 с.
- Бельская Е.А., Зиновьев Е.В. Структура комплексов жу-желиц (Coleoptera, Carabidae) в природных и техногенно нарушенных лесных экосистемах на юго-западе Свердловской области // Сиб. экол. журн. 2007. № 4. С. 533–543.
- Бельский Е.А., Ляхов А.Г. Реакции населения птиц южной тайги Среднего Урала на техногенное загрязнение среды обитания // Экология. 2003. № 3. С. 200–207.

- [*Belskii E.A., Lyakhov A.G.* Response of the Avifauna to Technogenic Environmental Pollution in the Southern Taiga Zone of the Middle Urals // *Rus. J. of Ecology*. 2003. V. 34, № 3. P. 181–187].
- Богачева И.А.* Упрощенный метод определения доли листовой поверхности, изъятый листогрызущими насекомыми // *Применение количественных методов в экологии*. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 110–116.
- Богачева И.А.* Взаимоотношения насекомых-фитофагов и растений в экосистемах Субарктики. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 137 с.
- Веселкин Д.В.* Анатомическое строение эктомикориз *Abies sibirica* Ledeb. и *Picea obovata* Ledeb. в условиях загрязнения лесных экосистем выбросами медеплавильного комбината // *Экология*. 2004. № 2. С. 90–98. [*Veselkin D.V.* Anatomical structure of ectomycorrhiza in *Abies sibirica* Ledeb and *Picea obovata* Ledeb. Under conditions of forest ecosystems polluted with emissions from copper-smelting works // *Rus. J. of Ecology*. 2004. V. 35, № 2. P. 71–78].
- Викторов Г.А.* Трофическая и синтетическая теории динамики численности насекомых // *Зоол. журн.* 1971. Т. 50. Вып. 3. С. 361–372.
- Воробейчик Е.Л., Козлов М.В.* Воздействие точечных источников эмиссии поллютантов на наземные экосистемы: методология исследований, экспериментальные схемы, распространенные ошибки // *Экология*. 2012. № 2. С. 83–91. [*Vorobeichik E.L., Kozlov M.V.* Impact of Point Polluters on Terrestrial Ecosystems: Methodology of Research, Experimental Design, and Typical Errors // *Rus. J. of Ecology*. 2012. V. 43, № 2. P. 89–96].
- Воробейчик Е.В., Пищулин П.Г.* Влияние деревьев на скорость деструкции целлюлозы в почвах в условиях промышленного загрязнения // *Почвоведение*. 2011. № 5. С. 597–610.
- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г.* Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
- Воронцов А.И.* Биологические основы защиты леса. М.: Высшая школа, 1963. 324 с.
- Ермаков А.И.* Изменение структуры населения жуелиц лесных экосистем под воздействием токсической нагрузки // *Экология*. 2004. № 6. С. 450–455. [*Ermakov A.I.* Structural Changes in the Carabid Fauna of Forest Ecosystems under a Toxic Impact // *Rus. J. of Ecology*. 2004. V. 35, № 6. P. 403–408].
- Загрязнение воздуха и жизнь растений: Пер. с англ. / Под ред. М. Трешоу. Л.: Гидрометеиздат, 1988. 535 с.
- Золотарев М.П.* Изменение таксономической структуры населения паукообразных герпетобионтов в градиенте загрязнения от выбросов медеплавильного комбината // *Экология*. 2009. № 5. С. 378–382. [*Zolotarev M.P.* Changes in the Taxonomic Structure of Herpetobiont Arachnids along the Gradient of Pollution with Emissions from a Copper Smelter // *Rus. J. of Ecology*. 2009. V. 40, № 5. P. 356–360].
- Кайгородова С.Ю., Воробейчик Е.Л.* Трансформация некоторых свойств серых лесных почв под воздействием выбросов медеплавильного комбината // *Экология*. 1996. № 3. С. 187–193. [*Kaigorodova S.Yu., Vorobeichik E.L.* Changes in Certain Properties of Grey Forest Soil Polluted with Emissions from a Copper-smelting Plant // *Rus. J. of Ecology*. 1996. V. 27. № 3. P. 187–193].
- Кондаков Ю.П.* Массовые размножения сибирского шелкопряда в лесах Красноярского края // *Энтомологические исследования в Сибири*. Красноярск, 2002. Вып. 2. С. 25–74.
- Мартемьянов В.В., Бахвалов С.А.* Экологические взаимосвязи в системе триотофа и их влияние на развитие и популяционную динамику лесных филофагов // *Евразиат. энтомол. журн.* 2007. Т. 6. Вып. 2. С. 205–221.
- Мешкова В.Л.* Сезонное развитие хвоелистогрызущих вредителей леса. Харьков: Новое слово, 2009. 396 с.
- Мухачева С.В.* Особенности пространственно-временного размещения населения рыжей полевки в градиенте техногенного загрязнения среды обитания // *Экология*. 2007. № 3. С. 178–184. [*Mukhacheva S.V.* Spatiotemporal Population Structure of the Bank Vole in a Gradient of Technogenic Environmental Pollution // *Rus. J. of Ecology*. 2007. V. 38. № 3. P. 161–167].
- Нестерков А.В., Воробейчик Е.Л.* Изменение структуры населения беспозвоночных-хортобионтов под воздействием выбросов медеплавильного завода // *Экология*. 2009. № 4. С. 303–313. [*Nesterkov A.V., Vorobeichik E.L.* Changes in the Structure of Chortobiont Invertebrate Community Exposed to Emissions from a Copper Smelter // *Rus. J. of Ecology*. 2009. V. 40. № 4. P. 303–313].
- Рафес П.М.* Роль и значение растительных насекомых в лесу. М.: Наука, 1968. 235 с.
- Ситникова А.С.* Влияние промышленных загрязнений на устойчивость растений. Алма-Ата: Наука, 1990. 88 с.
- Сморкалов И.А., Воробейчик Е.Л.* Почвенное дыхание лесных экосистем в градиентах загрязнения среды выбросами медеплавильных заводов // *Экология*. 2011. № 6. С. 429–435. [*Smorkalov I.A., Vorobeichik E.L.* Soil Respiration of Forest Ecosystems in Gradients of Environmental Pollution by Emissions from Copper Smelters // *Rus. J. of Ecology*. 2011. V. 42. № 6. P. 429–435].
- Ставищенко И.В.* Состояние лесных сообществ ксилотрофных грибов под воздействием промышленных аэрополлютантов // *Экология*. 2010. № 5. С. 397–400. [*Stavishenko I.V.* The state of forest xylophagous fungal communities exposed to industrial air pollutants // *Rus. J. of Ecology*. 2010. V. 41. № 5. P. 445–449].
- Bale J., Masters G.J., Hodkinson I.* Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores // *Global Change Biology*. 2002. V. 8. P. 1–16.
- Borenstein M., Hedges L.V., Higgins J.P.T., Rothstein H.R.* Introduction to meta-analysis. Chichester: John Wiley & Sons, 2009. 421 p.
- Boyd R.S.* The defense hypothesis of elemental hyperaccumulation: Status, challenges and new directions // *Plant Soil*. 2007. V. 293. P. 153–176.
- Butler C.D., Beckage N.E., Trumble J.T.* Effects of terrestrial pollutants on insect parasitoids // *Env. Toxicol. Chem.* 2009. V. 28. P. 1111–1119.
- Butler C.D., Trumble J.T.* Effects of pollutants on bottom-up and top-down processes in insect-plant interactions // *Env. Pollut.* 2008. V. 156. P. 1–10.
- Cornelissen T., Wilson F.G., Vasconcellos-Neto J.* Size does matter: Variation in herbivory between and within plants

- and the plant vigor hypothesis // *Oikos*. 2008. V. 117. P. 1121–1130.
- Durand T.C., Sergeant K., Planchon S.* et al. Acute metal stress in *Populus tremula* × *P. alba* (717-1B4 genotype): Leaf and cambial proteome changes induced by cadmium<sup>2+</sup> // *Proteomics*. 2010. V. 10. P. 349–368.
- Forkner R.E., Marquis R.J., Lill J.T., Corff J.L.* Timing is everything? Phenological synchrony and population variability in leaf-chewing herbivores of *Quercus* // *Ecol. Entomol.* 2008. V. 33. P. 276–285.
- Hain F.P.* Interactions of insects, trees and air pollutants // *Tree Physiology*. 1987. V. 3. P. 93–102.
- Hedges L.V., Gurevitch J., Curtis P.S.* The meta-analysis of response ratios in experimental ecology // *Ecology*. 1999. V. 80. № 4. P. 1150–1156.
- Helövaara K., Väisänen R.* Parasitization in *Petrova resinella* (Lepidoptera, Tortricidae) galls in relation to industrial air pollutants // *Silva Fennica*. 1986. V. 20. P. 233–236.
- Koricheva J., Larsson S., Haukioja E.* Insect performance on experimentally stressed woody plants: a Meta-Analysis // *Annu. Rev. Entomol.* 1998. V. 43. P. 195–216.
- Kozlov M.V., Zvereva E.L.* A second life for old data: Global patterns in pollution ecology revealed from published observational studies // *Env. Pollut.* 2011. V. 159. P. 1067–1075.
- Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E.* Impacts of point polluters on terrestrial biota. Berlin etc.: Springer, 2009. 466 p.
- Long J.S., Ervin L.H.* Using heteroscedasticity consistent standard errors in the linear regression model // *American Statistician*. 2000. V. 54. P. 217–224.
- Loponen J., Ossipov V., Lempa K.* et al. Concentrations and among-compound correlations of individual phenolics in white birch leaves under air pollution stress // *Chemosphere*. 1998. V. 37. P. 1445–1456.
- Massad T.J., Dyer L.A.* A meta-analysis of the effects of global environmental change on plant-herbivore interactions // *Arthropod-Plant Interactions*. 2010. V. 4. P. 181–188.
- Mikhailova I.* Populations of epiphytic lichens under stress conditions: survival strategies // *The Lichenologist*. 2007. V. 39. P. 83–89.
- Mulder C., Breure A.M.* Impact of heavy metal pollution on plants and leaf-miners // *Environ. Chem. Lett.* 2006. V. 4. P. 83–86.
- Nikula S., Vapaavuori E., Manninen S.* Urbanization-related changes in European aspen (*Populus tremula* L.): Leaf traits and litter decomposition // *Env. Pollut.* 2010. V. 158. P. 2132–2142.
- Pincebourde S., Casas J.* Multitrophic biophysical budgets: Thermal ecology of an intimate herbivore insect-plant interaction // *Ecol. Monographs*. 2006. V. 76. P. 175–194.
- Reynolds L.V., Ayres M.P., Siccama T.G., Holmes R.T.* Climatic effects on caterpillar fluctuations in northern hardwood forests // *Canad. J. Forest Res.* 2007. V. 37. P. 481–491.
- Trubina M.R.* Species richness and resilience of forest communities: combined effects of short-term disturbance and long-term pollution // *Plant Ecol.* 2009. V. 201. P. 339–350.
- Vehviläinen H., Koricheva J., Ruohomäki K.* Tree species diversity influences herbivore abundance and damage: Meta-analysis of long-term forest experiments // *Oecologia*. 2007. V. 152. P. 287–298.
- Zar J.H.* Biostatistical analysis. New Jersey: Pearson Education, 2010. 944 p.
- Zvereva E.L., Kozlov M.V.* Effects of air pollution on natural enemies of the leaf beetle *Melasoma lapponica* // *J. Appl. Ecol.* 2000. V. 37. P. 298–308.
- Zvereva E.L., Kozlov M.V.* Top-down effects on population dynamics of *Eriocrania* miners (Lepidoptera) under pollution impact: does an enemy-free space exist? // *Oikos*. 2006. V. 115. P. 413–426.
- Zvereva E.L., Kozlov M.V.* Responses of terrestrial arthropods to air pollution: a meta-analysis // *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2010. V. 17. P. 297–311.