

УДК 574.4:504.054

## ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ НАСЕЛЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ-ХОРТОБИОНТОВ ПОД ДЕЙСТВИЕМ ВЫБРОСОВ МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА

© 2009 г. А. В. Нестерков, Е. Л. Воробейчик

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: nesterkov@list.ru

Поступила в редакцию 08.10.2008 г.

Надземная фитомасса луговых растений и плотность населения беспозвоночных-хортобионтов оценены в 2006–2007 гг. с использованием биоценометра на вторичных суходольных лугах на трех участках, отличающихся по уровню загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного завода (г. Ревда Свердловской обл.). По мере приближения к заводу сухая фитомасса снижается в 1.3–1.9 раза, до 100% возрастает доля злаков. Общее обилие беспозвоночных возле завода увеличено в 2–3 раза за счет сосущих фитофагов, доля которых достигает 80% от численности населения. Обилие грызущих фитофагов и зоофагов возле завода снижено, а отдельные таксоны полностью исчезли (моллюски, сенокосцы-фалангииды). Возможными причинами перестройки структуры населения хортобионтов могут быть изменения в физиологическом состоянии растений, видовом разнообразии и архитектуре травостоя, обусловленная этим модификация гидротермического режима в травянистом ярусе, а также прямой токсический эффект тяжелых металлов.

*Ключевые слова:* беспозвоночные-хортобионты, луга, травостой, биоценометр, насекомые, клопы, цикадки, трофическая структура, фитофаги, зоофаги, плотность населения, промышленное загрязнение, медеплавильный завод, тяжелые металлы, Средний Урал.

Начиная с классических работ В.А. Догеля и В.Н. Беклемишева, беспозвоночных травостоя принято рассматривать как отдельный ярус животного населения суши (Чернов, Руденская, 1975). Тесная связь хортобионтов с растительностью позволяет ожидать их выраженную реакцию на изменение структуры травостоя под действием различных пессимальных факторов, в том числе загрязнения. В отличие от других видов антропогенной нагрузки (выпас, сенокос, ирригация и пр.) функционирование хортобионтов в условиях действия промышленных выбросов изучено недостаточно. Только в единичных работах рассмотрена реакция населения целиком (Воробейчик и др., 1994) или относительно широкого набора групп (Perner et al., 2003). Больше внимания уделено отдельным таксонам: прямокрылым (Hoffman et al., 2002), равнокрылым (Glowacka et al., 1997), муравьям (Гилев, 1998), паукам (Tardid, 1987) и моллюскам (Rabitsch, 1996).

В то же время изучение всего населения беспозвоночных травостоя в рамках классического биоценологического подхода необходимо для сравнительного анализа реакции отдельных групп внутри него и для сопоставления хортобионтов с другими компонентами биоты. Комплексное рассмотрение населения хортобионтов важно также для харак-

теристики его роли в биологическом круговороте, обсуждения вопросов структуры и устойчивости трофических сетей, связи продукции и разнообразия сообществ, взаимоотношений в системе “растения – фитофаги – зоофаги”.

Цель настоящей работы – выявить закономерности изменения обилия и структуры животного населения луговых сообществ на уровне крупных таксонов и трофических групп беспозвоночных-хортобионтов под действием длительного загрязнения выбросами медеплавильного завода.

### РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа выполнена в районе Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), расположенного на окраине г. Ревды Свердловской обл. СУМЗ действует с 1940 г. и считается одним из крупнейших источников промышленного загрязнения в России. Основные ингредиенты выбросов – SO<sub>2</sub> и тяжелые металлы (Cu, Zn, Cd и Pb). Общий объем эмиссии в конце 1980-х годов составлял более 140 тыс. т/год, к середине 2000-х – снизился до менее 30 тыс. т/год. Характер техногенной трансформации экосистем подробно описан ранее (Воробейчик и др., 1994). Пробные площади расположены в импактной (1 км к западу от завода),

буферной (4 км) и фоновой (30 км) зонах загрязнения в пониженных элементах рельефа на вторичных суходольных лугах, сформировавшихся на лесных полянах размером 300–5000 м<sup>2</sup> в результате вырубки леса более 50 лет назад; почвы дерново-подзолистые.

Флористический состав лугов сильно различается между зонами нагрузки, что связано с исчезновением чувствительных видов разнотравья и замещением их более устойчивыми к загрязнению злаками. В фоновой зоне луга разнотравные, доминируют бодяк разнолистный (*Cirsium heterophyllum* Hill.), манжетка (*Alchemilla* sp.), лабазник (*Filipendula* sp.), нивяник (*Leucanthemum vulgare* Lam.), василек фригийский (*Centaurea phrygia* L.), купальница европейская (*Trollius europaeus* L.). Растительный покров сомкнутый, многоярусный, с развитой архитектурой из ветвящихся и переплетающихся травянистых растений. В буферной зоне луга разнотравно-злаковые с доминированием полевицы тонкой (*Agrostis tenuis* Sibth.), щучки дернистой (*Deschampsia caespitosa* Beauv.), тимфеевки луговой (*Phleum pratense* L.), бодяка разнолистного, чины луговой (*Lathyrus pratensis* L.). Характеристики растительного покрова сходны с фоновыми показателями (значительная сомкнутость, развитые ярусность и архитектура). В импактной зоне луга злаковые с абсолютным доминированием полевицы тонкой и незначительным участием щучки дернистой и горицвета (*Coronaria flos-cuculi* A. Br.). Растительный покров сильно разрежен, ярусность не выражена.

Луга в разных зонах нагрузки различаются по характеру хозяйственного использования. В 2006–2007 гг. выпас скота и заготовка сена на всех участках отсутствовали. Ранее, до 2004 г. включительно, луга в фоновой зоне выкашивали ежегодно в середине лета. В буферной зоне ежегодное выкашивание было прекращено в середине 1990-х годов, в импактной – в конце 1980-х.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в течение двух лет, каждый год – в три тура, приуроченных ко второй половине летних месяцев. В 2006 г. даты туров были следующие: I – 21.06–01.07; II – 19–21, 26–29, 31.07–03.08; III – 12–18.08, 01–03.09; в 2007 г.: I – 22, 24.06–02.07; II – 21–22, 26.07–01.08; III – 19–23, 26–29.08. Разорванный характер туров связан главным образом с дождями, на время которых учеты приостанавливали.

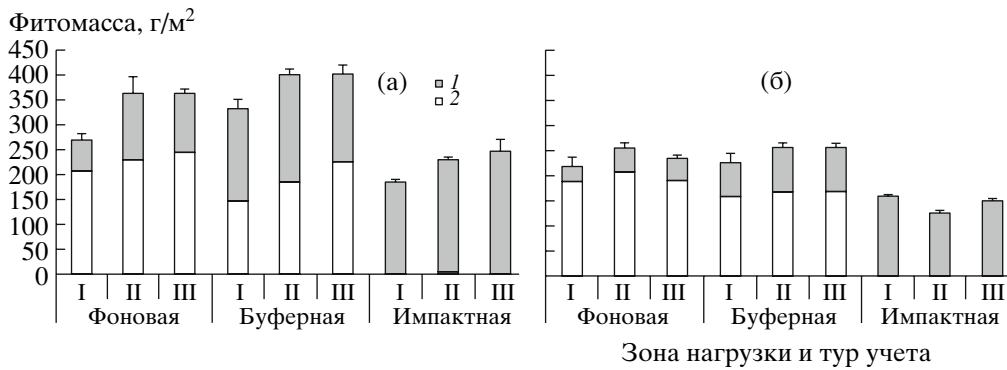
В работе использовали модифицированный биоценометр Конакова–Онисимовой (Фасулати, 1971), состоящий из металлической рамы размером 50 × 50 см, герметично соединенной с матерчатым мешком кубической формы, одна из боковых сторон которого сшита из мельничного газа

(диаметр ячеек 0.25 мм) и представляет собой светлый экран, а прочие – из брезента. В противоположной от экрана стенке прибора расположено отверстие с клапаном для учетчика. Биоценометр аккуратно устанавливали на ровной поверхности, все попавшие в него растения срезали ножницами на уровне почвы и извлекали через клапан; затаившихся на них насекомых собирали вручную. После извлечения растений беспозвоночных в биоценометре собирали при помощи специально модифицированного пылесоса с автономным источником питания. Особое внимание уделяли светлому экрану, на котором в массе скапливались беспозвоночные с положительным фототаксисом, а также почве и основаниям стеблей срезаемых растений. Сбор пылесосом производили в два-три этапа, вплоть до прекращения появления новых объектов на экране. Затем биоценометр переворачивали и просматривали внутреннюю поверхность и швы, а также почву. Всех обнаруженных беспозвоночных умерщвляли этилацетатом; сформированную пробу упаковывали в пакетик из капроновой сетки, этикетировали и фиксировали в 70%-ном растворе этанола.

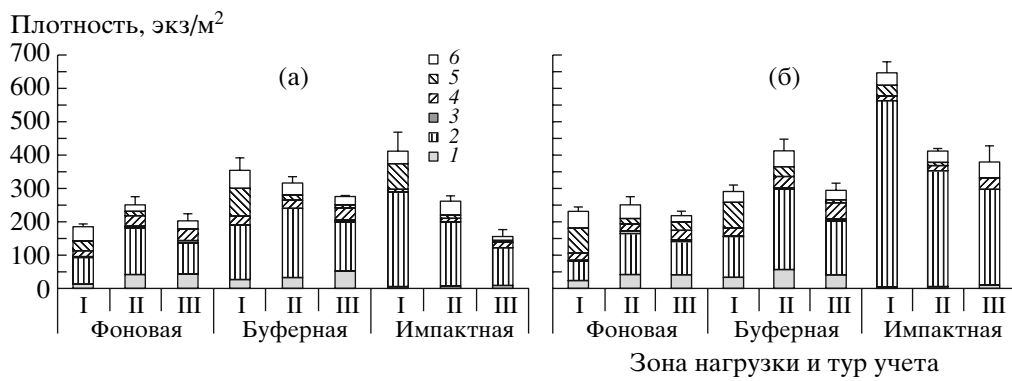
Пробные площади размером 50 × 50 м, по три в каждой зоне нагрузки, располагались на расстоянии 100–300 м друг от друга. Все учеты проводили в светлое время суток, в период от полного высыхания росы до захода солнца за кромку леса (примерно с 9–10 до 19–20 ч местного времени). Для устранения возможного смещения оценок в течение дня обследовали все три площади на одной из зон нагрузки, с каждой изымали равное количество проб. Порядок посещения площадок корректировали так, чтобы с каждой были представлены пробы, собранные в утренние, дневные и вечерние часы. Зоны нагрузки в течение тура также посещали поочередно. Места установки биоценометра выбирали случайно, но не ближе 5 м друг от друга. Объем выборки составил по 10 проб на пробную площадь за тур учета. Таким образом, за весь период собрано 540 проб (по 270 в каждый год) и более 41 700 экз. беспозвоночных. В лабораторных условиях беспозвоночных определяли с наибольшей возможной точностью, в основном до уровня семейств (клопов – до вида), и подсчитывали количество особей каждого таксона. Для каждой пробы растений измеряли общую воздушно-сухую массу, а также суммарную массу граминоидов (злаков и осок) с точностью до 0.1 г.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Промышленное загрязнение привело к существенным изменениям в обилии и структуре луговой растительности (рис. 1). Сухая надземная фитомасса в импактной зоне снизилась в 1.3–1.9 раза по сравнению с фоновой. С приближением к заводу сильно возросла доля граминоидов – с 20–30%



**Рис. 1.** Динамика надземной фитомассы травостоя в разных зонах нагрузки в 2006 г. (а) и 2007 г. (б). I–III – туры проведения учетов; 1, 2 – фракции фитомассы (1 – злаки и осоки; 2 – прочие виды). Вертикальная линия – ошибка среднего для общей фитомассы (учетная единица – площадка,  $n = 3$ ).



**Рис. 2.** Динамика плотности населения беспозвоночных в разных зонах нагрузки в 2006 г. (а) и 2007 г. (б). I–III – туры проведения учетов; 1–6 – трофические группы хортобионтов: 1 – грызущие фитофаги, 2 – сосущие фитофаги, 3 – грызущие зоофаги, 4 – сосущие зоофаги, 5 – гемофаги, 6 – прочие. Вертикальная линия – ошибка среднего для общей плотности (учетная единица – площадка,  $n = 3$ ).

в фоновой зоне до 30–50% в буферной и 99–100% в импактной. Доля граминоидов в сообществах различалась по годам: в 2006 г. этот показатель, как и общая фитомасса, был существенно выше.

В фоновой зоне во все туры учетов основу населения составляли сосущие фитофаги из отрядов Homoptera (подотряды Aphidinea, Cicadinea, Coccinea) и Hemiptera (сем. Tingidae, Miridae, Lygaeidae, Neididae, Coptosomatidae, Rhopalidae, Pentatomidae, Coreidae и Scutelleridae), а также антофаги отр. Diptera (п/отр. Brachycera) и имаго отр. Lepidoptera (рис. 2, табл. 1). Наиболее обильны цикадовые и клопы-слепняки: в 2006 г их доля достигала 41.8% и 4.4%, в 2007 г. – 32.8% и 3.7% соответственно.

На втором месте по обилию находились грызущие фитофаги из отрядов Orthoptera (сем. Acrididae), Coleoptera (сем. Carabidae, Chrysomelidae, Curculionidae, Brentidae, Cerambycidae, Vuprestidae, Byrrhidae, Elateridae, Malachidae, Mordellidae, Nitidulidae, Oedemeridae, Lathridiidae и Scarabaeidae) и Hymenoptera (п/отр. Symphyta и имаго сем. Ichneumonidae, а также сборная группа Hymenoptera par-

asitica, включающая имаго многочисленных мелких паразитических перепончатокрылых), личинки чешуекрылых и моллюсков. Особенно велика доля жуков-листоедов (до 2.5% – в 2006 г. и 1.9% – в 2007 г.), гусениц (до 2.8% – в 2006 г. и 2.9% – в 2007 г.) и моллюсков (до 12.4% – в 2006 г. и 11.1% – в 2007 г.).

Сосущие зоофаги представлены отрядами Hemiptera (сем. Saldidae, Nabidae, Anthracoridae, Reduviidae, Pentatomidae), Diptera (сем. Asilidae), личинками отр. Neuroptera (сем. Chrysopidae), а также отр. Aranei (сем. Araneidae, Clubionidae, Dictyonidae, Gnaphosidae, Linyphiidae, Lycosidae, Phlo-dromidae, Pisauridae, Salticidae, Tetragnathidae и Thomisidae). Преобладали клопы-охотники (до 1.6% – в 2006 г. и 1.3% – в 2007 г.) и пауки-скакуны (до 1.6% – в 2006 г. и 1.1% – в 2007 г.).

Относительно невелико обилие грызущих зоофагов из отрядов Orthoptera (сем. Tettigoniidae), Coleoptera (сем. Carabidae, Pselaphidae, Staphylinidae, Silphidae, Colydiidae, Cantharidae, Coccinellidae), Odonata, Chilopoda (сем. Lithobiidae), Opiliones (сем. Phalangidae и Nematostomatidae), а

**Таблица 1.** Плотность (экз/м<sup>2</sup>) таксономических и трофических групп беспозвоночных-хортобионтов в разных зонах нагрузки (среднее по всем турам ± ошибка среднего; учетная единица – площадка, *n* = 9)

Таксон (группа)	Зона нагрузки					
	2006 г.			2007 г.		
	фоновая	буферная	импактная	фоновая	буферная	импактная
Таксон:						
Tettigoniidae	0.6 ± 0.2	0.4 ± 0.1	0.2 ± 0.1	0.4 ± 0.3	0.9 ± 0.3	0.3 ± 0.1
Acrididae	0.8 ± 0.3	1.2 ± 0.4	1.3 ± 0.4	0.3 ± 0.1	0.6 ± 0.2	1.9 ± 0.6
Cicadinea	72.7 ± 12.9	140.5 ± 13.8	151.5 ± 20.0	63.0 ± 9.3	120.8 ± 15.2	346.8 ± 50.3
Aphidinea	1.0 ± 0.2	1.5 ± 0.4	3.6 ± 1.8	3.4 ± 0.7	12.1 ± 4.2	17.4 ± 6.1
Nabiidae	3.1 ± 0.6	5.4 ± 1.0	1.2 ± 0.4	1.1 ± 0.4	2.7 ± 1.0	1.5 ± 0.7
Miridae	6.4 ± 1.5	11.6 ± 2.6	25.7 ± 5.9	6.0 ± 1.3	14.6 ± 4.1	19.3 ± 3.5
Coccinellidae	0.3 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.1 ± 0.1	0.4 ± 0.2	0.4 ± 0.2	0.2 ± 0.1
Chrysomelidae	3.9 ± 0.5	2.7 ± 1.0	0.2 ± 0.1	3.2 ± 0.6	6.6 ± 2.2	0.1 ± 0.1
Lepidoptera larvae	3.6 ± 0.9	6.7 ± 1.2	0.5 ± 0.1	4.2 ± 1.2	14.2 ± 4.2	3.1 ± 1.0
Symphyta larvae	3.2 ± 0.6	2.5 ± 0.5	–	5.2 ± 1.4	2.7 ± 0.6	–
Нуменоптера паразитика	4.9 ± 1.0	10.3 ± 2.4	11.3 ± 2.6	6.0 ± 0.8	13.5 ± 2.2	23.6 ± 4.1
Diptera, Brachycera (антофаги)	14.1 ± 2.7	14.8 ± 2.4	10.9 ± 2.0	11.5 ± 0.9	23.0 ± 4.8	15.2 ± 2.8
Diptera (гемофаги)	13.8 ± 4.2	35.9 ± 13.3	30.3 ± 17.6	40.1 ± 11.7	38.2 ± 11.5	15.0 ± 5.8
Diptera, Nematocera	7.7 ± 2.3	10.1 ± 2.0	6.0 ± 2.8	15.2 ± 3.1	11.3 ± 1.6	5.6 ± 0.9
Salticidae	2.2 ± 0.3	2.1 ± 0.4	1.8 ± 0.4	2.1 ± 0.4	1.4 ± 0.3	2.6 ± 0.2
Phalangiidae	3.9 ± 1.3	1.0 ± 0.4	–	4.0 ± 1.2	1.9 ± 0.8	–
Mollusca	18.0 ± 4.2	18.4 ± 2.2	–	21.9 ± 1.6	13.9 ± 1.8	–
Прочие беспозвоночные	52.6 ± 4.5	50.7 ± 4.1	30.2 ± 1.4	48.5 ± 2.8	57.5 ± 4.8	32.7 ± 2.0
Все беспозвоночные	212.6 ± 14.5	314.4 ± 17.7	274.8 ± 40.8	236.6 ± 11.6	336.4 ± 24.8	485.3 ± 45.6
Трофическая группа:						
фитофаг грызущий	33.2 ± 5.6	36.8 ± 4.4	7.4 ± 1.1	37.0 ± 3.7	43.6 ± 4.1	6.5 ± 0.9
фитофаг сосущий	103.2 ± 14.9	171.3 ± 14.9	194.3 ± 25.3	92.6 ± 11.5	177.0 ± 20.8	402.8 ± 44.9
зоофаг грызущий	6.8 ± 1.4	3.9 ± 1.1	0.6 ± 0.2	7.2 ± 1.7	5.1 ± 0.8	0.8 ± 0.3
зоофаг сосущий	27.2 ± 2.6	28.0 ± 2.9	11.4 ± 1.5	23.4 ± 1.9	35.5 ± 5.8	20.3 ± 3.2
гемофаг	13.8 ± 4.2	35.9 ± 13.3	30.3 ± 17.6	40.1 ± 11.7	38.2 ± 11.5	15.0 ± 5.8
прочие	28.5 ± 4.2	38.4 ± 4.8	30.8 ± 4.6	36.3 ± 5.3	36.9 ± 4.0	39.8 ± 3.3

также имаго отряда Neuroptera (сем. Chrysopidae). Наиболее обильная группа среди них – сенокосцы-фалангииды (до 3.2% – в 2006 г. и 2.6% – в 2007 г.).

Отмечено высокое обилие (до 33.6%) гемофагов (сем. Simuliidae и Tabanidae), хотя на них, несомненно, оказало влияние присутствие самого учетчика. К прочим отнесены малочисленные таксоны с трофической специализацией, выходящей за рамки выделенных групп: отряды Coleoptera (сем. Hydrophilidae, Satoridae, Trogidae) и Нуменоптера (надсем. Apoidea, сем. Eumenidae, Pompilidae, Formicidae), дождевые черви, тараканы, а также ряд таксонов, точность определения которых не позволяет установить их трофическую специализацию (п/отр. Diptera, Nematocera,

отр. Asagi, личинки жуков и перепончатокрылых).

При приближении к заводу общая численность беспозвоночных существенно увеличивается. Плотность населения в 2006 г. в импактной зоне превышала фоновую в 2.2 раза, в буферной – в 1.9 раза; в 2007 г. – в 2.8 и 1.3 раза соответственно.

Разные группы беспозвоночных неодинаково реагируют на загрязнение, что приводит к закономерному изменению структуры населения. Доля сосущих фитофагов с приближением к заводу значительно возрастает: в буферной зоне цикадовые и клопы-слепняки в 2006 г. достигали 53.2% и 5.8%, в импактной – 53.3% и 12.0% соответственно. В 2007 г. доля этих групп составляла в буфер-

ной зоне 42.0% и 6.4%, в импактной – 80.8% и 1.2% соответственно. Напротив, обилие грызущих фитофагов вблизи завода сильно снижено. Доля жуков-листоедов и гусениц максимальна в буферной зоне (в 2006 г. – до 2.0% и 3.6%; в 2007 г. – до 4.3% и 7.4% соответственно), а в импактной – в оба года не превышает 0.2% и 1.9% соответственно; моллюски в импактной зоне отсутствуют. Обилие сосущих зоофагов в целом снижается при приближении к заводу, хотя для ряда групп (пауки-скакунчики) какой-либо зависимости не выявлено. Наименее многочисленная группа – грызущие зоофаги – демонстрирует четкое снижение обилия по мере приближения к заводу. Сенокосцы-фалангииды, обычные на фоновых участках, резко снижают обилие в буферной зоне (в 2006 г. – до 0.8%; в 2007 г. – до 1.5%), а в травостое импактной зоны не обнаружены.

В фоновой зоне обилие всех беспозвоночных, как и сосущих фитофагов, было максимальным в июле и несколько снизилось к августу. Обилие грызущих фитофагов и зоофагов возрастало от июня к августу, достигая наибольших значений в конце лета. По мере приближения к заводу характер сезонной динамики численности претерпевает некоторые изменения. В буферной зоне общее обилие беспозвоночных максимально в начале (2006 г.) или середине (2007 г.) лета; в импактной наибольшие значения в оба года наблюдений отмечены в июне. Соответственно максимальные различия между зонами наблюдаются в начале лета, а к концу нивелируются.

Учитывая невыполнение допущений стандартного дисперсионного анализа, для оценки значимости различий между годами, турами и зонами нагрузки использовали его непараметрический аналог – тест Шейрера-Рей-Хара (табл. 2). Численность большей части групп беспозвоночных, за исключением длинноусых прямокрылых, божьих коровок, мух-антофагов и пауков-скакунчиков, значительно различается между зонами нагрузки. Различия между турами, т.е. сезонная динамика, на уровне отдельных таксонов проявляются слабее (только в половине случаев), трофических групп – выражены только у сосущих зоофагов и гемофагов. Влияние года учета значимо лишь для трех таксонов (тли, клопы-охотники и паразитические перепончатокрылые). Взаимодействия рассмотренных источников изменчивости значимы только на уровне отдельных таксономических, но не трофических групп: “зона × тур” – лишь для мух-антофагов, “тур × год” – для клопов-слепняков и паразитических перепончатокрылых; ни для одного таксона нет значимого взаимодействия “зона × год”.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Структура и динамика населения хортобионтов хорошо изучены для естественных лугов. Принятая нами в качестве контрольной территория по составу и соотношению таксономических и трофических групп беспозвоночных в целом соответствует данным для ненарушенных территорий Урала, в частности, Ильменского (Лагунов, 1994; Чащина, 2000) и Висимского (Федюнин и др., 2008) заповедников.

По мере приближения к источнику выбросов кардинально меняется облик луговой растительности: общая надземная фитомасса уменьшается в 2 раза, почти полностью выпадает разнотравье и абсолютными доминантами становятся злаки. По данным Е.В. Хантемировой (2004), видовое богатство луговой растительности в 1999–2002 гг. было снижено с 63–69 видов в 20–30 км от СУМЗа до 30–54 – в 4–7 км и 3–5 – в 1–2 км, а воздушно-сухая фитомасса составляла 150–270, 110–200 и 70–130 г/м<sup>2</sup> в фоновой, буферной и импактной зонах соответственно. В то же время в июле 1989 г. была зафиксирована обратная тенденция – двукратное увеличение фитомассы в импактной зоне по сравнению с фоновой (Воробейчик и др., 1994). Вероятно, 4-кратные различия в величине надземной фитомассы связаны с известным негативным эффектом прекращения сенокоса, что за два десятилетия привело к развитию мощного слоя ветоши, препятствующего росту растений. Дополнительным фактором, способствующим формированию этого слоя, можно считать хорошо документированное для данной территории торможение деструкционных процессов (Воробейчик, 2007). Очевидными следствиями снижения обилия и разнообразия луговой растительности могут быть как изменение спектра кормовых объектов фитофагов, так и модификация гидротермических условий (уменьшение влажности воздуха, увеличение амплитуды суточного хода температуры).

Ряд существенных изменений под действием загрязнения претерпевает и население хортобионтов. Общее обилие беспозвоночных увеличивается в 2–3 раза, главным образом за счет сосущих фитофагов, основу комплекса которых составляют цикадки и клопы-слепняки. Грызущие фитофаги и зоофаги вблизи завода становятся малочисленными, а отдельные таксоны полностью исчезают (моллюски, сенокосцы-фалангииды). Ряд таксонов достигает наибольшего обилия при промежуточном уровне загрязнения (жуки-листоеды, клопы-охотники).

Согласно М.В. Козлову (1990), изменение численности беспозвоночных в ответ на антропогенные воздействия может быть описано одним из четырех типов реакций. Первый – увеличение численности в зоне сильного промышленного за-

**Таблица 2.** Результаты трехфакторного дисперсионного анализа различий плотностей беспозвоночных-хортобионтов между зонами нагрузками, годами и турами учетов

Таксон (группа)	Источник изменчивости											
	Зона		Тур		Год		Зона × тур		Зона × год		Тур × год	
	<i>H</i>	<i>p</i>	<i>H</i>	<i>p</i>	<i>H</i>	<i>p</i>	<i>H</i>	<i>p</i>	<i>H</i>	<i>p</i>	<i>H</i>	<i>p</i>
Таксон:												
Tettigoniidae	2.08	0.3537	13.98	0.0009	0.08	0.7812	2.56	0.6338	4.04	0.1327	1.73	0.4214
Acrididae	6.05	0.0485	5.59	0.0610	0.36	0.5477	5.24	0.2633	1.01	0.6046	1.30	0.5211
Cicadinea	27.62	<0.0001	3.96	0.1382	0.46	0.4999	5.96	0.2018	4.38	0.1122	0.79	0.6743
Aphidinea	3.42	0.1807	0.82	0.6643	20.99	<0.0001	4.01	0.4048	0.55	0.7582	1.45	0.4843
Nabidae	7.01	0.0300	19.55	0.0001	6.28	0.0122	0.79	0.9393	3.06	0.2165	5.55	0.0623
Miridae	16.52	0.0003	11.05	0.0040	0.01	0.9310	3.27	0.5143	0.16	0.9249	6.90	0.0317
Coccinellidae	2.26	0.3238	0.79	0.6739	0.22	0.6377	6.51	0.1644	0.71	0.6996	0.53	0.7687
Chrysomelidae	31.17	<0.0001	2.36	0.3078	0.40	0.5293	4.06	0.3974	2.81	0.2456	0.19	0.9079
Lepidoptera larvae	21.62	<0.0001	11.17	0.0038	2.94	0.0862	3.04	0.5508	1.17	0.5563	0.65	0.7210
Symphyta larvae	37.52	<0.0001	3.89	0.1427	0.10	0.7507	3.17	0.5293	0.09	0.9547	0.27	0.8734
Hymenoptera parasitica	16.41	0.0003	6.67	0.0356	4.76	0.0292	1.85	0.7638	1.73	0.4206	13.25	0.0013
Diptera, Braconidae (антофаги)	2.98	0.2253	3.94	0.1395	0.97	0.3239	16.04	0.0030	1.81	0.4054	5.95	0.0511
Diptera (геофаги)	30.12	<0.0001	3.95	0.1389	1.97	0.1609	1.13	0.8901	0.46	0.7937	3.11	0.2116
Diptera, Nematocera	15.26	0.0005	8.94	0.0114	2.97	0.0849	7.70	0.1031	0.02	0.9893	1.08	0.5839
Salticidae	2.05	0.3587	3.45	0.1779	0.08	0.7804	3.23	0.5209	4.98	0.0831	0.30	0.8599
Phalangidae	25.55	<0.0001	8.49	0.0144	0.19	0.6637	4.76	0.3128	0.10	0.9516	1.21	0.5473
Mollusca	37.93	<0.0001	2.62	0.2694	0.02	0.8878	3.09	0.5428	1.18	0.5555	1.58	0.4537
Прочие беспозвоночные	2.64	0.2675	30.86	<0.0001	0.32	0.5738	0.52	0.9718	1.46	0.4815	0.42	0.8096
Все беспозвоночные	19.15	0.0001	6.17	0.0458	4.94	0.0262	5.83	0.2125	4.48	0.1063	1.12	0.5723
Трофическая группа:												
фитофаг грызуний	34.17	<0.0001	7.49	0.0237	0.37	0.5448	1.49	0.8291	0.60	0.7418	0.46	0.7964
фитофаг сосущий	26.99	<0.0001	4.29	0.1173	1.30	0.2535	5.91	0.2058	1.30	0.5217	3.80	0.1492
зоофаг грызуний	31.52	<0.0001	0.73	0.6940	0.53	0.4665	2.56	0.6348	1.25	0.5353	0.65	0.7223
зоофаг сосущий	18.91	0.0001	15.87	0.0004	1.27	0.2606	0.74	0.9468	0.31	0.8558	3.57	0.1681
геофаг	3.95	0.1389	30.12	<0.0001	1.97	0.1609	1.13	0.8901	0.46	0.7937	3.11	0.2116
прочие	0.65	0.7232	14.58	0.0007	0.99	0.3197	3.33	0.5043	3.04	0.2189	1.00	0.6079

Примечание. *H* – критерий Шейрера-Ряя-Хара; *p* – достигнутый уровень значимости.

грязнения – свойственен в основном сосущим фитофагам. Мы обнаружили его у цикадок, тлей, клопов-фитофагов, а также у грызущих фитофагов (короткоусых прямокрылых и имаго паразитических перепончатокрылых). Реакция второго типа – максимум численности на некотором удалении от источника выбросов – отмечена нами у многих грызущих фитофагов (гусениц и короткоусых двукрылых), а также у хищных клопов. Реакция третьего типа – снижение обилия при приближении к источнику эмиссии – выявлена у большей части грызущих беспозвоночных: как фитофагов (жесткокрылые, личинки пилильщиков и моллюски), так и зоофагов (жесткокрылые и сенокосцы). Четвертый тип – отсутствие изменений численности – характерен лишь для некоторых беспозвоночных, в частности нескольких семейств пауков. Таким образом, наиболее устойчивыми к загрязнению выбросами медеплавильного завода можно считать сосущих фитофагов, а наиболее чувствительными – грызущих зоофагов; грызущие фитофаги и сосущие зоофаги занимают промежуточное положение.

Результаты однократного учета (июль 1989 г.) беспозвоночных-хортобионтов в районе СУМЗа (Воробейчик и др., 1994) несколько отличаются от описанных в данной работе. При совпадении тенденций изменения общего обилия беспозвоночных и трофической структуры ранее были зафиксированы отсутствие моллюсков и преобладание цикадок в буферной зоне, что почти сравняло ее с импактной по доле сосущих фитофагов. Возможно, это связано со значительной межгодовой изменчивостью численности цикадок (см. табл. 1), а также мозаичностью распределения моллюсков. Другим объяснением может быть прекращение выкашивания и почти 5-кратное снижение объема выбросов СУМЗа за прошедшие 20 лет.

Другие комплексные исследования влияния выбросов медеплавильного производства на население хортобионтов нам неизвестны. Привлечение данных по древесному и кустарниковому ярусам позволяет заключить, что возле медеплавильных заводов зафиксирован широкий спектр реакций беспозвоночных. Так, на Кольском полуострове вблизи источника эмиссии увеличено по сравнению с фоновой территорией обилие минирующих чешуекрылых (Zvereva, Kozlov, 2006) и лапландского листоеда (Zvereva, Kozlov, 2000), тогда как обилие совок (Kozlov et al., 1996a), дневных чешуекрылых (Kozlov et al., 1996b) и гемофагов (Kozlov et al., 2005), напротив, снижено.

Разнообразные реакции беспозвоночных зафиксированы возле источников промышленного загрязнения других типов. Это свидетельствует о том, что направленность и выраженность изменений в сообществах беспозвоночных обусловлены

не только индивидуальностью реакции входящих в них функциональных групп, но и зависят от характера и уровня загрязнения. Так, вблизи завода фосфатных удобрений в Германии защелачивание верхних почвенных горизонтов (рН увеличен с 7 до 9) привело к снижению видового богатства травянистых растений и наиболее тесно связанных с ними грызущих фитофагов. Реакция сосущих зоофагов была менее отчетливой; грызущие зоофаги и сапрофаги на изменение видового богатства растений не отреагировали (Perner et al., 2003). В другом случае подщелачивание кислых лесных почв (рН увеличен с 4 до 6) вблизи источника выбросов  $SO_2$  и соединений кальция в центральной Германии привело к значительному увеличению видового богатства растений и клопов-фитофагов, тогда как обилие клопов (фитофагов и зоофагов) при этом снизилось (Brandle et al., 2001). В молодых березняках Силезии, в зоне сильного загрязнения  $SO_2$ , увеличилось обилие тлей и клопов и снизилось – муравьев и жуков-трубковертов; цикадовые, открытоживущие гусеницы, жуки (долгоносики, листоеды и щелкуны) и хищники (личинки сетчатокрылых и мух-журчалок, божьи коровки) были наиболее обильны в зоне среднего загрязнения (Chlodny, Styfi-Bartkiewicz, 1982).

Обсуждая возможные причинно-следственные связи между промышленным загрязнением и изменением населения хортобионтов, отметим, что наблюдаемая реакция – это результирующая нескольких разнонаправленных процессов. Во-первых, компоненты промышленных выбросов оказывают прямое токсическое действие на беспозвоночных, поступая в организм с пищей или воздухом и оказывая угнетающий эффект на чувствительные группы. Многочисленные токсикологические эксперименты свидетельствуют об увеличении смертности и снижении плодовитости при высоких уровнях содержания токсикантов в среде (Vickerman, Trumble, 2003; Cervera et al., 2004). Во-вторых, в условиях загрязнения меняются видовой состав, разнообразие и архитектура растительных сообществ, что в свою очередь ведет как к изменению микроклиматических условий, так и смещению спектра кормовых объектов у фитофагов. В натуральных наблюдениях (Schaffers et al., 2008) и экспериментах (Koricheva et al., 2000) показано, что видовой состав и разнообразие растительности – это основные детерминанты структуры и разнообразия населения беспозвоночных. В-третьих, под действием загрязнения может происходить изменение функционального состояния растений, благоприятно сказывающееся на развитии фитофагов. Неспецифичной реакцией на различные стрессирующие факторы, в том числе на тяжелые металлы, может быть увеличение содержания азота свободных аминокислот в листьях, что в свою очередь улучшает качество

кормовой базы фитофагов (White, 1984) и, следовательно, становится предпосылкой к увеличению их численности.

К другим значимым для фитофагов изменениям растений под действием загрязнения можно отнести нарушение водного баланса, гормонального статуса, спектра вторичных метаболитов, а также модификацию поверхности листовых пластинок (Manning, Keane, 1988). В многочисленных экспериментах продемонстрировано не прямое стимулирующее действие поллютантов как на сосущих фитофагов в целом (Koricheva, Larsson, 1998), так и на отдельные группы фитофагов – тлей (Dohmen et al., 1984), жуков (Hughes, Laurence, 1984), гусениц (Jeffords, Endress, 1984).

В-четвертых, в антропогенных сообществах зачастую ослаблен пресс хищников, в большей степени подверженных действию токсикантов по сравнению с другими трофическими уровнями вследствие аккумуляции металлов в пищевой цепи или их потребления в более токсичной форме. Например, с данной причиной связывают увеличение обилия лапландского листоеда вблизи комбината “Североникель” (Zvereva, Kozlov, 2000). Экспериментально показана корреляция между накоплением никеля в теле клопов-слепняков и снижением выживаемости питающихся ими пауков (Boyd, Wall, 2001). Другие элементы, например селен (Vickerman, Trumble, 2003), мышьяк, кадмий, свинец (Maskay et al., 1997), не аккумуляровались в пищевой цепи, однако величина токсического эффекта на консументов более высокого порядка возрастала из-за химической трансформации соединений. Так, селен наиболее токсичен в органической форме, в которую большая его часть преобразуется в организме фитофагов и в итоге достается хищникам; сами же фитофаги потребляют с растительными тканями малотоксичные селенаты (Vickerman, Trumble, 2003).

Характер изменения обилия конкретной функциональной группы беспозвоночных в условиях загрязнения определяется соотношением стимуляции и подавления. На исследованной территории для фитофагов баланс складывается в положительную сторону, для зоофагов – в отрицательную. В первом случае основную роль, вероятно, играет изменение видового состава и физиологического состояния растений, во втором – прямое токсическое действие.

Приведенное объяснение можно признать справедливым, если допустить относительную устойчивость к прямому действию поллютантов тех групп беспозвоночных, которые увеличивают обилие вблизи завода. Ряд косвенных данных подтверждает такое предположение. Так, при питании растениями с искусственно повышенной концентрацией тяжелых металлов в тканях некоторые клопы-слепняки (Boyd et al., 2006a; Jnee et al.,

2005), цикадовые (Jnee et al., 2005) и короткоусые прямокрылые (Boyd et al., 2006a) накапливают их в тканях до высоких уровней без выраженного токсического эффекта. Об этом же свидетельствуют исследования сообществ беспозвоночных, ассоциированных с растениями-гипераккумуляторами металлов на серпентинитовых почвах, за счет которых список высокотолерантных форм фитофагов пополнился другими группами – клопами-щитниками и мухами-пестрокрылками (Boyd et al., 2006b). Свидетельств высокой толерантности зоофагов по отношению к большим дозам тяжелых металлов известно немного: некоторые пауки, богомолы и сетчатокрылые способны питаться добычей с высоким содержанием никеля, накапливая его при этом в организме без выраженных негативных последствий (Boyd, Wall, 2001).

В отношении моллюсков ведущим фактором их исчезновения возле завода можно считать изменение гидротермических условий – “аридизацию” лугов импактной зоны, особенно выраженную в середине лета. Выпадение данной группы из-за прямого токсического действия поллютантов представляется менее вероятным, поскольку наземных моллюсков рассматривают как концентраторов некоторых металлов (кадмий, цинк, медь), способных накапливать их в больших количествах даже на относительно чистых территориях (Rabitsch, 1996).

Грызущие фитофаги в процессе питания повреждают субэпидермальные вакуоли, кутикулу и клеточные стенки, в которых растения концентрируют тяжелые металлы, в то время как сосущие фитофаги легко этого избегают (Jnee et al., 2005). Кроме того, грызущие фитофаги могут заглатывать пылевые частицы с адсорбированными металлами непосредственно с поверхности растений. Увеличенное по сравнению с сосущими фитофагами поступление токсикантов может объяснить различия в трендах изменения обилия этих групп.

Механизмы адаптации беспозвоночных к существованию при естественно обусловленных повышенных концентрациях токсикантов подробно рассмотрены в рамках концепции защиты растений от фитофагов с помощью гипераккумуляции металлов (Boyd, Wall, 2001; Jnee et al., 2005; Boyd et al., 2006b). Они могут проявляться в рамках трех основных стратегий (Boyd et al., 2006b). Первая подразумевает избирательное потребление только бедных металлами субстратов, вторая – потребление богатых и бедных металлами субстратов в сочетании, позволяющем удерживать их концентрацию в организме на допустимом уровне; третья предполагает наличие специфических физиологических механизмов детоксикации, позволяющих использовать богатые металлами субстраты без негативных последствий. В импактной



зоне реализация первых двух стратегий сомнительна из-за резкого уменьшения разнообразия растений; спектр же возможных физиологических механизмов детоксикации весьма широк. Так, насекомые с полным превращением теряют значительную часть накопленных личинками металлов в ходе метаморфоза как со сбрасываемыми оболочками, так и в результате развития из зародышевых дисков ранее метаболически инертных и поэтому “чистых” тканей (Davison et al., 1999). Личинки двукрылых аккумулируют металлы в клетках эпителия кишечника, тем самым исключая их из метаболизма и периодически удаляя излишки в процессе дефекации (Boyd et al., 2006b). Насекомые с неполным превращением используют и другие механизмы, например пенницы выводят металлы при производстве защитного кокона (Jhee et al., 2005).

Впрочем, возможно, что специфические физиологические механизмы детоксикации в рассматриваемом нами случае не играют ключевой роли. Луговая растительность – “стол и кров” для хортобионтов – в импактной зоне представлена почти исключительно злаками – полевицей тонкой и щучкой дернистой, накапливающими металлы относительно слабо. Эти виды относят к псевдометаллофитам, устойчивые генотипы которых доминируют в травянистых сообществах территорий с максимально высоким уровнем загрязнения тяжелыми металлами. В отличие от истинных металлофитов – гипераккумуляторов металлов, у этих растений эффективно работает корневой барьер, препятствующий накоплению металлов в листьях и стеблях (Dahmani-Muller et al., 2000). Вероятно, аномально высокая численность сосущих фитофагов вблизи завода связана не только с их высокой толерантностью к токсикантам, но и с относительно низким содержанием металлов в кормовых растениях.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При изучении закономерностей функционирования населения беспозвоночных травостоя в условиях промышленного загрязнения основной акцент был сделан на анализе всего комплекса хортобионтов, что позволяет корректно оценить изменения его таксономической и трофической структур.

Выявлена разнонаправленность реакции на загрязнение составляющих население функциональных групп хортобионтов: увеличение численности сосущих фитофагов (цикадок, тлей, клопов-слепняков), снижение численности грызущих фитофагов (жуков-листоедов, гусениц и личинок пилильщиков, моллюсков) и зоофагов (жуков-мягкотелок, пауков, сенокосцев и клопов-охотников). Следовательно, вблизи источника выбросов изменяется структура сообщества и увеличивается об-

щее обилие беспозвоночных. В этом отношении нет специфики населения травостоя по сравнению с обитателями древесного яруса, для которых общей закономерностью в реакции на загрязнение считается увеличение численности сосущих фитофагов и снижение – грызущих (Koricheva, Larsson, 1998).

При интерпретации полученных результатов необходимо учитывать ряд методических аспектов. Во-первых, в работе принято максимально широкое толкование хортобионтов как беспозвоночных, зарегистрированных в травостое. Однако не все группы можно отнести к хортобионтам в узком смысле. Здесь периодически встречаются обитатели других ярусов – аэробиионты, герпетобиионты, педобиионты; многие обычные в травостое виды фактически связаны с ним лишь на отдельных стадиях жизненного цикла. Подобный эпизодический характер связи позволяет отнести эти формы к “туристам” или хортофилам, а не к типичным хортобионтам (Лагунов, 1994). В то же время априорное исключение таких “посторонних” беспозвоночных может привести к искажению выводов о структуре и разнообразии населения. Во-вторых, необходимо учитывать ограничения избранного метода учета биоценометром, который дает смещенные оценки обилия крупных подвижных беспозвоночных, в частности прямокрылых. Эти насекомые способны заметить учетчика издалека и заранее покинуть опасное место, и их поимка во многом случайна. Не вполне корректно учитывать данным методом муравьев (они легко проникают в уже установленный биоценометр через ходы в почве и также покидают его) и гемофагов (их привлекает сам учетчик). Хотя представители этих групп в учетах бывают обильны, данные по ним нельзя однозначно интерпретировать, как, впрочем, и полностью игнорировать. В-третьих, использованная методическая схема позволила получить максимально усредненную картину населения, сведя к минимуму влияние суточной динамики, требующей отдельного изучения.

Важным методическим выводом настоящей работы можно считать заключение об отсутствии значимого взаимодействия факторов “зона × год” и “зона × тур”. Это означает, что, несмотря на существенные межсезонные и межгодовые различия в абсолютной численности отдельных групп, общий тренд реакции хортобионтов на загрязнение воспроизводится из года в год и относительно стабилен в течение сезона. Такая стабильность реакции во времени в определенном смысле упрощает ее анализ, по крайней мере для такой консервативной характеристики населения, какой можно считать его структуру на уровне крупных таксонов и трофических групп. Интересно, что при существенном снижении величины токсической нагрузки и изменении характера хозяйствен-

ного использования территории, которые произошли за последние 20 лет, а также 4-кратных расхождений в величине фитомассы трофическая структура населения хортобионтов вблизи завода не претерпела значительных изменений. В то же время население переходной зоны стало более сходным с населением фоновой, а не импактной территории, как отмечалось ранее.

Работа завершена при финансовой поддержке РФФИ (проект 08-04-91766), программы Президиума РАН “Биологическое разнообразие” и программы развития ведущих научных школ (НШ-1022.2008.4). Авторы признательны А.В. Лагунову за консультацию при определении клопов, Е.А. Бельскому, Е.А. Бельской, Н.В. Николаевой и М.Р. Трубиной – за обсуждение результатов, Н.Г. Ерохину – за помощь в организации хранения и обработки исходных материалов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воробейчик Е.Л.* Сезонная динамика пространственного распределения целлюлозолитической активности почвенной микрофлоры в условиях атмосферного загрязнения // *Экология*. 2007. № 6. С. 427–437.
- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г.* Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
- Гилев А.В.* Изменчивость рыжих муравьев в условиях техногенной нагрузки // *Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Мат-лы конф.* Екатеринбург, 1998. С. 28–36.
- Козлов М.В.* Влияние антропогенных факторов на популяции наземных насекомых // *Итоги науки и техники: Энтомология*. Т. 13. М., 1990. 192 с.
- Лагунов А.В.* Стратиграфическая структура хортобионтного комплекса беспозвоночных животных в Ильменском заповеднике // *Экологические исследования в Ильменском государственном заповеднике*. Мисс, 1994. С. 25–42.
- Фасулати К.К.* Полевое изучение наземных беспозвоночных. М.: Высш. школа, 1971. 424 с.
- Федюнин В.А., Семенова О.В., Сильных В.А.* Биоразнообразие хортобионтов ненарушенных экологических систем Висимского заповедника // *Экологические системы: фундаментальные и прикладные исследования: Мат-лы II всеросс. научно-практ. конф.* Н. Тагил, 2008. Ч. II. С. 159–163.
- Хантемирова Е.В.* К характеристике смен растительности импактной зоны СУМЗа // *Экология промышленного региона и экологическое образование: Мат-лы всеросс. научно-практ. конф.* Н. Тагил, 2004. С. 106–110.
- Чащина О.Е.* Пространственно-временная организация населения беспозвоночных травостоя Ильменского заповедника // *Биосфера и человечество: Мат-лы конф. молодых ученых*. Екатеринбург, 2000. С. 316–323.
- Чернов Ю.И., Руденская Л.В.* Комплекс беспозвоночных – обитателей травостоя как ярус животного населения // *Зоол. журн*. 1975. Т. 54. Вып. 6. С. 884–894.
- Boyd R.S., Davis M.A., Wall M.A., Balkwill K.* Metal concentrations of insects associated with the South African Ni hyperaccumulator *Berkheya coddii* (Asteraceae) // *Insect Science*. 2006a. V. 13. P. 85–102.
- Boyd R.S., Wall M.A., Tanguy J.* Nickel levels in arthropods associated with Ni hyperaccumulator plants from an ultramafic site in New Caledonia // *Insect Science*. 2006b. V. 13. P. 271–277.
- Boyd R.S., Wall M.A.* Responses of generalist predators fed high-Ni *Melanotrichus boydi* (Heteroptera: Miridae): elemental defense against the third trophic level // *Amer. Midl. Naturalist*. 2001. V. 146. P. 186–198.
- Brandle M., Amarell U., Auge H. et al.* Plant and insect diversity along a pollution gradient: understanding species richness across trophic levels // *Biodiv. Conserv.* 2001. 10. P. 1497–1511.
- Cervera A., Maymo A.C., Sendra M. et al.* Cadmium effects on development and reproduction of *Oncopeltus fasciatus* (Heteroptera: Lygaeidae) // *J. Insect Physiol.* 2004. V. 50. P. 737–749.
- Chlodny J., Styfi-Bartkiewicz B.* Oddziaływanie szkazen przemysłowych na zageszczenie populacji owadów zasiedlających młodniki brzozy brodawkowatej (*Betula verrucosa* Ehrh.) // *Sylvan*. 1982. V. 126. P. 31–39.
- Dahmani-Muller H., van Oort F., Gelie B., Balabane M.* Strategies of heavy metal uptake by three plant species growing near a metal smelter // *Environ. Pollut.* 2000. V. 109. P. 231–238.
- Davison G., Lambie C.L., James W.M. et al.* Metal content in insects associated with ultramafic and non-ultramafic sites in the Scottish Highlands // *Ecol. Entomol.* 1999. V. 24. P. 396–401.
- Dohmen G.P., McNeill S., Bell J.N.B.* Air pollution increases *Aphis fabae* pest potential // *Nature*. 1984. V. 307. P. 52–53.
- Glowacka E. P., Migula P., Nuorteva S.-L., et al.* Psyllids as a potential source of heavy metals for predators // *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 1997. V. 32. P. 376–382.
- Hoffman B.D., Lowe L.M., Griffiths A.D.* Reduction in cricket (Orthoptera: Ensifera) populations along a gradient of sulphur dioxide from mining emissions in northern Australia // *Austral. J. Entomol.* 2002. V. 41. P. 182–186.
- Hughes P.R., Laurence J.A.* Relationship of biochemical effects of air pollutants on plants to environmental problems: insect and microbial interactions // *Gaseous air pollutants and plant metabolism*. London, 1984. P. 361–377.
- Jeffords M.R., Endress A.G.* Possible role of ozone in tree defoliation by the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) // *Environ. Entomol.* 1984. V. 13. P. 1249–1252.
- Jnee E.M., Boyd R.S., Eubanks M.D.* Nickel hyperaccumulation as an elemental defense of *Streptanthus polygaloides* (Brassicaceae): influence of herbivore feeding mode // *New Phytol.* 2005. V. 168. P. 331–344.
- Koricheva J., Larsson S.* Insect performance on experimentally stressed woody plants: a meta-analysis // *Annu. Rev. Entomol.* 1998. V. 43. P. 195–216.
- Koricheva J., Mulder C.P.H., Schmid B. et al.* Numerical responses of different trophic groups of invertebrates to manipulations of plant diversity in grasslands // *Oecologia*. 2000. V. 125. P. 271–282.

- Kozlov M.V., Brodskaya N.K., Haarto A.* et al. Abundance and diversity of human-biting flies (Diptera: Ceratopogonidae, Culicidae, Tabanidae, Simuliidae) around a nickel-copper smelter at Monchegorsk, northwestern Russia // *J. Vector Ecol.* 2005. V. 30. P. 263–271.
- Kozlov M.V., Jalava J., Lvovsky A.L., Mikkola K.* Population densities and diversity of Noctuidae (Lepidoptera) along an air pollution gradient on the Kola Peninsula, Russia // *Entomol. Fennica.* 1996a. V. 7. P. 9–15.
- Kozlov M.V., Lvovsky A.L., Mikkola K.* Abundance of day-flying Lepidoptera along an air pollution gradient in the northern boreal forest zone // *Entomol. Fennica.* 1996b. V. 7. P. 137–144.
- Mackay W.P., Mena R., Gardea J., Pingatore N.* Lack of bioaccumulation of heavy metals in an arthropod community in the northern Chihuahuan Desert // *J. Kansas Entomol. Soc.* 1997. V. 70. P. 329–334.
- Manning W.J., Keane K.D.* Effects of air pollutants on interactions between plants, insects, and pathogens // *Assessment of crop loss from air pollutants: Proc. Int. Conf. L.*; New York, 1988. P. 365–386.
- Perner J., Voigt W., Bahrmann R.* et al. Responses of arthropods to plant diversity: changes after pollution cessation // *Ecography.* 2003. V. 26. P. 788–800.
- Rabitsch W.* Metal accumulation of terrestrial pulmonates at a lead/zinc smelter site with a long history of pollution in Arnoldstein, Austria // *Bull. Environ. Contamin. Toxicol.* 1996. V. 56. P. 734–741.
- Schaffers A.P., Raemakers I.P., Sykora K.V., ter Braak C.J.F.* Arthropod assemblages are best predicted by plant species composition // *Ecology.* 2008. V. 89. P. 782–794.
- Tarwid M.* Fecundity of spider *Enoplognatha ovata* Cl. in forest ecosystems, their ecotones and mid-field woodlots // *Pol. Ecol. Stud.* 1987. V. 13. P. 139–151.
- Vickerman D.B., Trumble J.T.* Biotransfer of selenium: effects on an insect predator, *Podisus maculiventris* // *Ecotoxicology.* 2003. V. 12. P. 497–504.
- White T.C.R.* The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants // *Oecologia.* 1984. V. 63. P. 90–105.
- Zvereva E.L., Kozlov M.V.* Effects of air pollution on natural enemies of the leaf beetle *Melasoma lapponica* // *J. Appl. Ecology.* 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.