

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *APHANTOPUS HYPERANTUS* И *COENONYMPHA ARCANIA* (LEPIDOPTERA: NYMPHALIDAE) В ОКРЕСТНОСТЯХ СРЕДНЕУРАЛЬСКОГО МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА. 1. СОДЕРЖАНИЕ МЕТАЛЛОВ И ДЛИНА КРЫЛА

© 2023 г. А. О. Шкурихин^а, *, Е. Ю. Захарова^а, Е. Л. Воробейчик^а

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*e-mail: ashkurikhin@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.05.2023 г.

После доработки 06.06.2023 г.

Принята к публикации 09.06.2023 г.

Тестировали гипотезы о том, что вблизи медеплавильного завода бархатницы *Aphantopus hyperantus* и *Coenonympha arcania* накапливают металлы в больших концентрациях по сравнению с фоновой территорией и что накопление металлов в организме имаго отрицательно коррелирует с длиной крыла, но положительно — с флуктуирующей асимметрией длины крыла. Измеряли длину переднего крыла и индивидуальные концентрации Zn, Cu, Pb и Cd в организме имаго, отловленных на разном удалении от Среднеуральского медеплавильного завода (г. Ревда, Россия). Содержание металлов достигает очень высоких уровней, причем концентрации Zn выше концентраций Cu и Pb на порядок, а концентраций Cd — на два порядка. У обоих видов самцы накапливают металлы значительно больше, чем самки. Максимальные концентрации Zn, Cu и Cd обнаружены вблизи завода. Длина крыла либо не различалась между участками, либо была выше вблизи завода. Только для самок одного из видов (*A. hyperantus*) обнаружена статистически значимая отрицательная связь между концентрациями Cu и размером крыла. У обоих видов флуктуирующая асимметрия размеров крыла не различалась между участками и не зависела от концентраций металлов на индивидуальном уровне.

Ключевые слова: флуктуирующая асимметрия, размер тела, дневные бабочки, атмосферные выбросы, тяжелые металлы, промышленное загрязнение

DOI: 10.31857/S0367059723060094, EDN: ACFIVV

Негативные последствия загрязнения наземных экосистем потенциально токсичными металлами и металлоидами особенно заметны вблизи крупных предприятий цветной металлургии. Поэтому вполне понятен интерес исследователей к таким импактным территориям: их можно использовать в качестве модельных ситуаций для анализа механизмов устойчивости различных объектов биоты к стрессирующим факторам и проверки теоретических построений [1, 2]. Для насекомых обычно регистрируют снижение численности и разнообразия при приближении к источнику выбросов [3–7], хотя эта закономерность наблюдается не всегда [8].

Насекомые-фитофаги способны аккумулировать поступающие с кормом металлы [9–11]. Физиологическая регуляция содержания неэссенциальных элементов, например Cd и Pb, ограничена: они накапливаются в течение всей жизни и даже при низких концентрациях могут оказывать токсическое действие [12], в то время как содер-

жание незаменимых микроэлементов, например Cu и Zn, может регулироваться в организме насекомых путем экскреции и связывания металлотионеинами и другими соединениями [10, 13, 14]. Однако при поступлении, превышающем физиологические пределы регуляции, эти элементы также способны накапливаться и вызывать физиологический стресс, выражающийся в снижении плодовитости самок [15], выживаемости гусениц, увеличении длительности преимагинального развития, уменьшении скорости роста и размеров имаго [14, 16, 17].

Особый интерес представляет вопрос о влиянии загрязнения на размеры организмов, причем как на уровне отдельных популяций [18], так и всего сообщества [19]. Репродуктивный успех чешуекрылых, как и многих других насекомых, напрямую зависит от их размеров: крупные самки откладывают больше яиц, крупные самцы, как правило, имеют преимущество при конкуренции за территорию или самок [20–22]. Поэтому ана-

лиз изменчивости размеров организмов важен для прогнозирования судьбы популяций на загрязненных территориях.

Одним из индикаторов стресса, в том числе вызванного загрязнением металлами, считают нарушение стабильности развития, т.е. уменьшение способности организма противостоять случайным отклонениям при реализации “идеального”, или “целевого”, фенотипа в ходе онтогенеза [23–25]. В качестве меры стабильности развития широко используют флуктуирующую асимметрию (fluctuating asymmetry, FA), под которой понимают небольшие ненаправленные случайные отклонения признака от идеальной симметрии, возникающие из-за стохастических эффектов при развертывании программы развития организма [25].

На FA возлагали надежды как на опережающий индикатор негативных изменений в популяциях, что и подтвердили результаты мета-анализа: в целом для насекомых FA может служить маркером стресса [26]. Однако конкретно загрязнение металлами чаще не влияло, чем влияло, на величину FA [26]. У перепончатокрылых [27] и чешуекрылых [18, 28], обитающих вблизи предприятий цветной металлургии, отсутствовала связь FA с уровнем загрязнения.

Как правило, влияние загрязнения на параметры жизнеспособности насекомых (размеры организма, плодовитость, смертность, скорость развития, эффективность усвоения пищи и др.) и FA в природных условиях оценивают на межгрупповом уровне. Обычно сравнивают выборки, отобранные на разном удалении от точечного источника выбросов, предполагая, что на все объекты в пределах конкретного участка стрессор действует одинаково, а сила его воздействия различается между участками. Однако практически всегда участки различаются также и по действию других, не учитываемых факторов, которые тем не менее могут сильно и, возможно, разнонаправленно влиять на жизнеспособность и FA. У хорошо летающих насекомых, в частности дневных чешуекрылых, различия между участками дополнительно могут нивелироваться в результате расселительной активности имаго, особенно в ситуациях, когда физическая протяженность градиента загрязнения относительно невелика и отдельные участки расположены недалеко друг от друга. Поэтому перспективным представляется анализ влияния загрязнения на жизнеспособность насекомых на индивидуальном уровне, при котором в качестве меры токсической нагрузки используют содержание металлов в отдельных особях.

Данная работа посвящена двум широко распространенным на Урале видам бархатниц (Lepidoptera: Nymphalidae) – *Aphantopus hyperantus* (Linnaeus, 1758) и *Coenonympha arcania* (Linnaeus, 1761),

локальные группировки которых обитают в условиях многолетнего загрязнения среды атмосферными выбросами крупного медеплавильного завода. Из всей разнообразной локальной фауны бархатниц только эти два вида сохраняются в непосредственной близости от завода. Конкретные механизмы толерантности видов к прямому и опосредованному действию загрязнения не изучены. В частности, не известно, накапливают ли эти виды металлы в потенциально токсичных концентрациях или обладают физиологическими механизмами их эффективного выведения. Кроме того, вблизи завода гусеницы питаются злаками-псевдометаллофитами, у которых в отличие от истинных металлофитов эффективный корневой барьер препятствует накоплению металлов в листьях и стеблях [29].

Для ряда видов чешуекрылых показано [10, 14], что самцы и самки способны накапливать металлы в разной степени, однако для *A. hyperantus* и *C. arcania* такие данные отсутствуют. Чтобы не объединять потенциально гетерогенные по содержанию металлов группы в одну выборку, самцов и самок анализировали отдельно. Наш подход заключается в оценке прямого воздействия загрязнения на фенотипическую изменчивость, поэтому мы исследовали не только различия в накоплении металлов между участками, но и охарактеризовали связь морфологических признаков с токсической нагрузкой на индивидуальном уровне.

Цель настоящей работы – оценить влияние загрязнения на изменчивость, в том числе FA, трех морфологических признаков имаго – длину крыла (как характеристику размера организма), форму крыла и крыловой рисунок. Первый показатель рассмотрен в данной статье, второе сообщение будет посвящено форме крыла и глазчатым пятнам крылового рисунка. Мы тестировали две гипотезы: 1) анализируемые виды вблизи завода накапливают металлы в больших количествах по сравнению с фоновой территорией; 2) концентрации металлов в теле имаго отрицательно коррелируют с длиной крыла, но положительно с FA длины крыла.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований находится в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), который расположен возле г. Ревды Свердловской обл. Завод функционирует с 1940 г. и в период максимальных выбросов (1980-е гг.) был одним из крупнейших точечных источников атмосферного загрязнения в России. Специфика токсического эффекта его выбросов, как и других предприятий такого типа, заключается в сочетании действия полиметаллической пыли (содержит Cu, Pb, Cd, Zn, Fe, As и др.) и газообразных

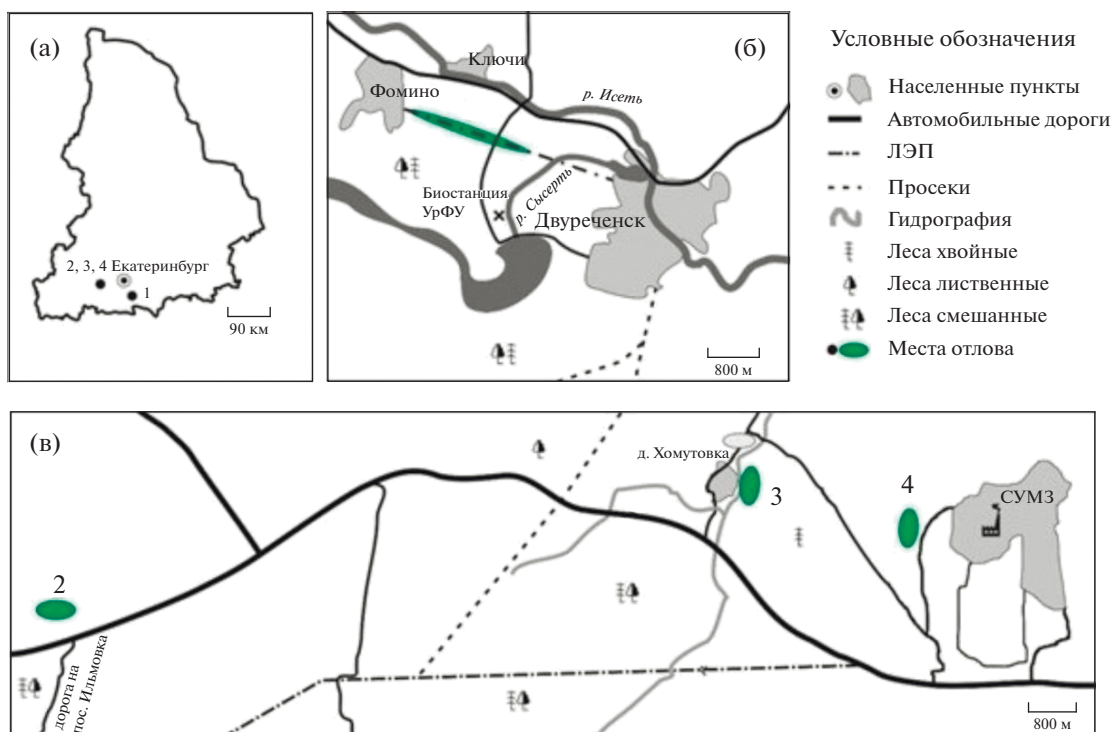


Рис. 1. Карта-схема района исследований: а – точки сбора материала на территории Свердловской области; б – район биостанции Уральского федерального университета (УрФУ); в – район Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ). Участки: 1 – контрольный, 2 – фоновый, 3 – буферный, 4 – импактный.

соединений (SO_2 , NO_x , HF), подкисляющих почву. Валовый выброс СУМЗа в 2003 г. (год сбора материала) составлял около 30 тыс. т. Динамика выбросов предприятия документирована ранее [30, 31].

Сбор материала проводили в таежной зоне на 4 участках, на которых представлена растительность открытых пространств (последлесные луга, обочины дорог) (рис. 1). Контрольный участок (№ 1) выбран в 75 км к юго-востоку от СУМЗа, фоновый (№ 2, региональный уровень загрязнения) – в 14 км, буферный (№ 3, среднее загрязнение) – в 4–5 км, импактный (№ 4, сильное загрязнение) – в 1–2 км к западу от СУМЗа.

Участок № 1 находится в окрестностях биостанции Уральского федерального университета (УрФУ), вблизи междуречья Исети и Сысерти (окр. д. Фомино, Сысертский р-н Свердловской обл., $56^{\circ}36'$ с.ш., $61^{\circ}03'$ в.д.). Уровень загрязнения территории невысок и не отличается от других “экологически благополучных мест” Уральского региона, что позволяет рассматривать ее в качестве контрольной при проведении экотоксикологических исследований [32]. В настоящее время здесь преобладают сосновые травяно-кустарничковые и травяные леса, вторичные березовые и сосново-березовые травяные леса. В начале XXI в. лесные массивы были подвержены значительным

антропогенным нагрузкам, не связанным с химическим загрязнением (рекреация, сбор ягод и грибов, выпас скота, выборочные рубки).

Участок представляет собой вытянутую полосу (около 1.5–2 км) открытого пространства вдоль линии электропередач, опушки сосняка и расходящиеся в глубь леса на 200–300 м просеки. Юго-восточный конец участка упирается в берег р. Сысерть и представляет собой регулярно выкашиваемый разнотравно-злаковый пойменный луг. Видовой состав луговых сообществ разнообразен и включает 23 вида злаковых и осоковых (табл. S1). Злаки составляют 20–50% от общего числа видов открытых луговых сообществ.

Участок № 2 (окр. пос. Ильмовка, $56^{\circ}49'$ с.ш., $59^{\circ}37'$ в.д.) имеет неправильную форму, включает примыкающую к шоссе обширную луговину и отдельные лесные поляны, объединенные сетью грунтовых дорог и лесных троп. На лугах разнообразие представлено 63–69 видами, травостой многоярусный, преобладает разнотравье (70–80% по биомассе), злаки составляют 20%, доля осок и бобовых незначительна, что характерно для последлесных лугов [33, 34]. В 2002–2003 гг. на участке произрастало 12 видов злаков (см. табл. S1): в этот период луга регулярно выкашивались.

Участок № 3 (около дер. Хомутовка, $56^{\circ}51'$ с.ш., $59^{\circ}49'$ в.д.) включает разнотравно-злаковые луга

на берегу р. Шайтанка и растительность обочин дорог. В 2002–2003 гг. на участке произрастало 8 видов злаков (см. табл. S1). Луга также регулярно выкашивались.

Участок № 4 (56°51' с.ш., 59°52' в.д.) обязан своим происхождением исключительно техногенному воздействию. Некогда окружавшие СУМЗ елово-пихтовые леса постепенно усыхали и подвергались пожарам; на горях не происходило самопроизвольного восстановления лесной растительности, а формировалась техногенная пустошь с покровом из мха-эксплерента *Pohlia nutans* и группировками хвощей; в дальнейшем мох “затянули” злаки – полевица тонкая *Agrostis tenuis* и щучка дернистая *Deschampsia caespitosa* (см. табл. S1). Участок представляет собой вытянутую в длину (около 1 км) поляну с доминированием полевицы, на которой произрастают ивы (*Salix* spp.) в виде отдельных кустов и зарослей.

По состоянию на 2003 г. травяной покров был сомкнутым, очень низким (15–20 см), с плотной дерниной, желтеющий к середине лета. Это очень просто устроенное луговое сообщество длительное время существовало в неизменном виде и не подвергалось выкашиванию (по крайней мере с середины 1990-х гг.). Плотная дернина и слой неразлагающейся ветоши препятствовали прорастанию не только травянистых, но и древесных растений [33, 34].

Таксоцен бархатниц. Состав таксоцена охарактеризован по материалам маршрутных учетов в 2002–2003 гг.: на участках № 2–4 учеты проводили в последнюю декаду мая–в начале июня, затем в последнюю декаду июня–первую декаду июля в течение 7–10 дней, на участке № 1 – регулярно с конца мая до середины августа. Обилие *C. arcania* и *A. hyperantus* указано по шкале, согласно которой при встречаемости более 10 особей за 1 час вид считается многочисленным, от 9 до 1 – обычным, менее 1 – редким.

На участке № 1 таксоцен бархатниц представлен типичными для предлесостепных сосново-березовых лесов Среднего Урала 13 видами из 8 родов (табл. S2), среди которых *A. hyperantus* – многочисленный, а *C. arcania* – обычный виды. Видовой состав бархатниц участков № 2 и 3 одинаков: 16 видов из 9 родов (см. табл. S2); обилие *A. hyperantus* (многочисленный) на обоих участках выше, чем *C. arcania* (обычный). На участке № 4 встречены только два вида – *A. hyperantus* и *C. arcania*, которые здесь могут быть отнесены к категории обычных. Изредка единично из соседних лесных сообществ на луга участка № 4 залетали *Lopinga achine*, *Lasiommata maera*, *Coenonympha hero*, *C. glycerion*, но постоянно на этой территории они не присутствовали.

Характеристика видов бархатниц. *Aphantopus hyperantus* – широко распространенный лугово-

лесной транспалеарктический вид [35–37]. Спектр предпочитаемых биотопов весьма широк: открытые пространства (суходольные, разнотравные, злаковые, влажные и другие типы лугов), поляны и опушки лиственных и смешанных лесов, кромки болот и т.д. Вид толерантен к антропогенной нагрузке: заселяет агроландшафты, лесополосы, искусственные насаждения, парки, обочины полей и дорог [35, 38, 39], но предпочитает естественные луга [40]. Согласно литературным данным и нашим наблюдениям, *A. hyperantus* – оседлый вид, существующий в виде мелких, легко разграничиваемых популяций [41–43]. На всем пространстве ареала строго моновольтинен, гусеницы развиваются на различных злаках, зимуют в III или IV возрасте [37, 44].

Coenonympha arcania – западно-евразийский вид, распространенный (кроме крайних северных областей Европы) на восток до Урала. Лёт имаго в разных районах происходит с начала июня до конца июля в одной генерации, изредка в двух ([37, 45] наши наблюдения). В качестве кормовых растений указывают различные рода злаковых (*Agrostis*, *Brachypodium*, *Bromus*, *Cynosurus*, *Danthonia*, *Festuca*, *Holcus*, *Melica*, *Poa*) и осоковых (*Carex*) [37, 45].

В естественных сообществах южной тайги имаго летают по лесным опушкам березовых, сосновых и смешанных лесов, а также по обочинам проселочных дорог и просекам. Излюбленные местообитания вида на Среднем Урале – различные типы злаковых и разнотравно-злаковых лугов. В степной и лесостепной зонах бабочки летают по склонам холмов, держатся вблизи колючих зарослей ив и других кустарников. По литературным данным и нашим наблюдениям, спектр местообитаний *C. arcania* достаточно широкий. Присутствие вида в конкретном местообитании зависит от двух факторов: 1) наличия больших (радиусом не менее 100 м) открытых луговых пространств с кормовыми растениями из семейств злаковых и осоковых и 2) наличия кустарников на лугах, на которых бабочки отдыхают и греются. При отсутствии хотя бы одного из этих условий местообитание данным видом не используется [47–49].

Сбор материала. С помощью энтомологического сачка с 29 июня по 7 июля 2003 г. на всех участках было отловлено 225 имаго *C. arcania* и 559 имаго *A. hyperantus*. Все имаго были высушены и хранились на ватных слоях. Для дальнейшего анализа случайным образом (используя генератор случайных чисел) отбирали по 10–20 особей с каждого участка (табл. 1).

Концентрации металлов. Оценивали индивидуальный уровень накопления в имаго четырех металлов – Cd, Pb, Cu и Zn. Поскольку в разных тканях металлы могут депонироваться неодина-

Таблица 1. Объем и структура материала

Участок	<i>C. arcania</i>				<i>A. hyperantus</i>			
	самцы		самки		самцы		самки	
	thorax	abdomen	thorax	abdomen	thorax	abdomen	thorax	abdomen
Контрольный (№ 1)	2	10	3	10	3	10	3	10
Фоновый (№ 2)	4	10	2	3*	3	10	2	10
Буферный (№ 3)	2	10	3	10	3	10	4	10
Импактный (№ 4)	7	20	7	15	6	20	6	15

* Образцы использованы только при сравнении концентраций металлов в груди и брюшке.

ково, предварительно на небольшой подвыборке оценили различия концентраций в двух отделах тела. Для этого у высушенных имаго были отделены грудь (thorax, без крыльев и ног) и брюшко (abdomen). Поскольку оказалось, что концентрации в брюшке намного выше по сравнению с грудью (см. ниже), основную часть анализов выполнили только для брюшка.

Образцы взвешивали на аналитических весах KERN-770 (точность 0.0001 г), помещали в тefлоновые сосуды, добавляли 7 мл концентрированной HNO_3 (ОСЧ) и 1 мл деионизированной H_2O , выдерживали в течение 30 мин, а затем озонили в микроволновой печи MWS-2 (Berghof, Германия) в соответствии с инструкцией производителя. После озонения объем пробы доводили до 10 мл деионизированной H_2O . Концентрации металлов (мкг/г сухой массы) измеряли методом атомной абсорбции на спектрометре ContrAA 700 (Analytik Jena, Германия) с использованием электротермической атомизации. Предел обнаружения, мкг/мл: Cu – 0.013, Zn – 0.005, Cd – 0.001, Pb – 0.013. Качество измерений оценивали по международному стандартному образцу CRM 185R. Извлечение составило, %: Cu – 93.2, Zn – 99.8, Cd – 114.2, Pb – 94.4.

К сожалению, из-за очень низких значений в нескольких пробах нам не удалось корректно измерить концентрации Cd (19 значений из 183) и Pb (22 значения). При анализе данных они были заменены на минимальные значения по участку.

Длина крыла. Крылья имаго были отделены от груди и сфотографированы с вентральной стороны с помощью фотоаппарата Canon Eos 600D, высота и угол наклона которого были зафиксированы с помощью штатива. Длину переднего крыла измеряли как расстояние между основанием крыла (основанием жилок, образующих медиальную ячейку) и концом жилки R_4 . Подчеркнем, что измеряемый параметр не всегда совпадает с наибольшей длиной крыла, т.е. расстоянием от его основания до апекса, поскольку положение оконча-

ния жилки R_4 может несколько варьировать. Тем не менее у дневных бабочек в отличие от низших чешуекрылых [50] изменчивость положения жилок невелика. Косвенно об этом можно судить на основании того, что характер жилкования используют в качестве диагностического признака при видовой идентификации. Точки, ограничивающие использованный промер, хорошо различимы на фотографиях крыльев и гомологичны (т.е. однозначно одни и те же) у всех объектов выборки. Это уменьшает субъективизм по сравнению с использованием расстояния до апекса и гарантирует, что во всех случаях измеряли один и тот же морфометрический признак, что очень важно с методической точки зрения. Измерения (с точностью 0.05 мм) проводили по изображениям крыльев в программе ImageJ 1.48v [51] дважды на каждой стороне особи. Повторные измерения были разнесены во времени на 14 сут. Чтобы избежать “эффекта наблюдателя” (*confirmation bias*), особенно критичного при анализе FA [52], измерения проводил оператор, которому не сообщали информацию о местах сбора бабочек. Всего длина крыла измерена у 183 особей.

Анализ данных. Значимость различий концентраций металлов между разными отделами тела (грудь и брюшко) и между участками сравнивали с помощью трехфакторных MANOVA. В первом случае факторами были вид, пол и отдел тела, во втором – вид, пол и участок. Концентрации были предварительно логарифмированы. Для сравнения силы влияния факторов в модели использовали величину эффекта – частное корреляционное отношение $\eta^2 = SS_{effect} / (SS_{effect} + SS_{error})$, где SS_{effect} – сумма квадратов, объясняемая фактором, SS_{error} – сумма квадратов ошибки.

Анализ асимметрии длины крыла проводили по протоколу [25]. На первом шаге оценивали статистическую значимость направленной и флуктуирующей асимметрии с помощью смешанной модели двухфакторного ANOVA, в котором сторону особи (правое или левое крыло) рассматривали

Таблица 2. Результаты MANOVA различий концентраций четырех металлов между отделами тела у двух видов бархатниц

Источник изменчивости	Частное η^2	Λ Уилкса	F	$df1$	$df2$	p
Пол	0.14	0.86	4.3	4	109	<0.001
Пол	0.29	0.71	11.0	4	109	<0.001
Отдел тела	0.87	0.13	175.0	4	109	<0.001
Вид \times пол	0.03	0.97	0.9	4	109	0.488
Вид \times отдел тела	0.17	0.83	5.6	4	109	<0.001
Пол \times отдел тела	0.25	0.75	9.0	4	109	<0.001
Вид \times пол \times отдел тела	0.07	0.93	1.9	4	109	0.108

как фиксированный фактор, а особь – как случайный. Вывод о наличии направленной асимметрии (directional asymmetry, DA) делали по статистической значимости фактора “сторона”, FA – взаимодействия “особь \times сторона”. Если выявляли статистически значимую DA, то, согласно рекомендациям [25], сравнивали величину DA (средняя разность между длиной правого и левого крыльев) с индексом FA4a, который равен $0.798\sqrt{\text{var}(R - L)}$, где var – дисперсия, R – длина правого крыла, L – длина левого крыла. Если $DA \leq FA4a$, то направленной асимметрией можно пренебречь. Воспроизводимость замеров длины крыла оценивали с помощью индекса ME5 для двух повторных измерений: $ME5 = (MSi - MSm)/(MSi + MSm)$, где MSi – средний квадрат взаимодействия “особь \times сторона”, MSm – средний квадрат ошибки в смешанной модели двухфакторного ANOVA [25].

На втором шаге – если величина FA существенно превышала ошибку измерения, т.е. была статистически значимой – для каждой особи рассчитывали меру индивидуальной асимметрии, а именно модуль разности между длиной правого и левого крыльев (соответствует индексу FA1 в работе [25]). Применение индекса FA1 считается корректным, только если отсутствует зависимость между величиной индивидуальной асимметрии и размером признака [25]. Предварительная проверка показала отсутствие такой зависимости (коэффициенты корреляции Пирсона лежали в диапазоне от -0.01 до -0.25 , во всех случаях $p > 0.05$). Дополнительно был рассчитан индекс FA2 – отношение модуля разности между длиной правого и левого крыльев к полусумме их длины [25]. Поскольку индекс FA2 – величина относительная, его применение позволяет сравнивать FA у объектов, существенно различающихся по размерам.

Для оценки влияния индивидуальной токсической нагрузки на длину крыла и ее FA применяли ковариационный анализ (ANCOVA). Дизайн модели в обоих случаях был одинаков: использовали две ковариаты – десятичный логарифм концентрации меди ($\log_{10}\text{Cu}$) и цинка ($\log_{10}\text{Zn}$) в брюшке, категориальный фактор – участок. Предварительная проверка показала, что логарифмы концентраций Cu и Zn не коррелируют между собой (коэффициенты корреляции Пирсона во всех случаях были незначимы, $p > 0.05$). Из-за меньшей надежности оценок концентрации Cd и Pb эти элементы не были включены в данную модель, а из-за малого объема выборки (3 экз.) из анализа были исключены самки *C. arcania* с фонового участка.

Расчеты выполнены в программах Statistica 10.0 (Statsoft, inc.) и Past [53].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Концентрации металлов. Концентрации всех четырех металлов в брюшке оказались значительно выше, чем в груди (рис. 2), различия статистически значимы (табл. 2). Эта закономерность справедлива и для самцов, и для самок обоих видов. Поскольку оценки концентраций в брюшке более надежны с точки зрения погрешностей аналитических измерений, в дальнейшем анализе использованы именно они.

Концентрации Zn оказались на порядок больше концентраций Cu и Pb и на два порядка больше концентраций Cd. Выявлены межвидовые и половые различия: *C. arcania* накапливали больше металлов, чем *A. hyperantus*; у обоих видов самцы накапливали больше металлов, чем самки (табл. 3, рис. 3).

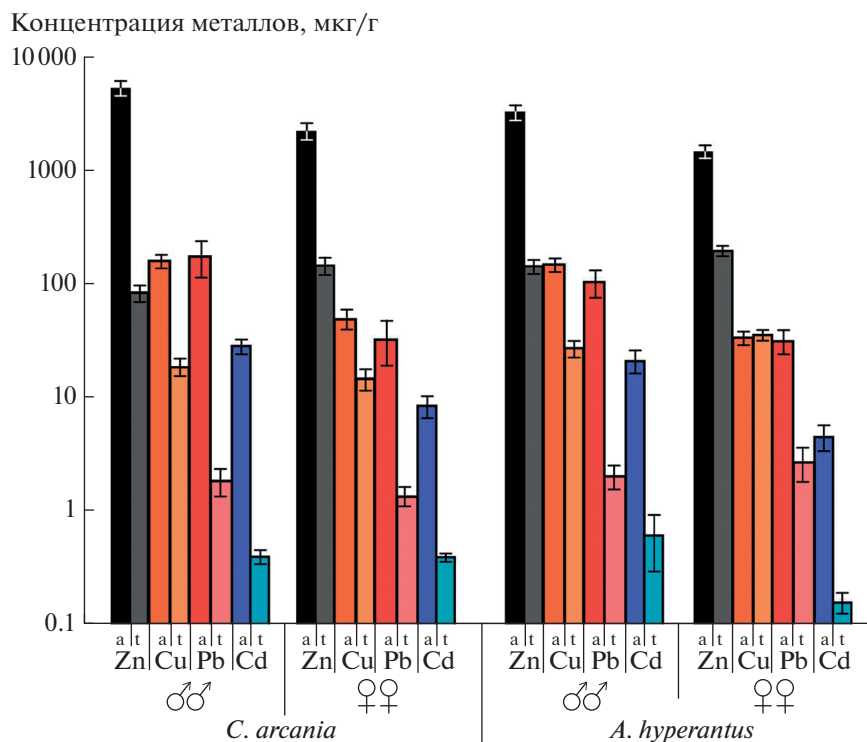


Рис. 2. Концентрация металлов (среднее ± ошибка) в разных отделах тела двух видов (усредненные по всем участкам): а – брюшко (abdomen), t – грудь (thorax).

Содержание металлов значительно различалось между участками: максимальные концентрации Cu, Zn и Cd обнаружены на импактном участке, минимальные – на контрольном и фоновом. Для Pb закономерность иная: у *A. hyperantus* максимальные концентрации обнаружены на буферном, а не на импактном участке (см. рис. 3).

Длина крыла. Статистически значимые различия между участками обнаружены у самцов *C. arcania* и самок *A. hyperantus* (табл. 4). Наиболее крупные самцы *C. arcania* обитали на контрольном участке (рис. 4). У самок *A. hyperantus* значи-

мо различались только выборки импактного и контрольного участков, причем размер крыла был выше на импактном участке.

Концентрации Zn не коррелировали с размером крыла. Концентрации Cu на всех участках статистически значимо отрицательно коррелировали с размером крыла, но только в одном случае – у самцов *A. hyperantus* (табл. 4, рис. 5). Взаимодействие “участок × log₁₀Cu” оказалось статистически незначимым ($F(3, 38) = 0.35, p = 0.79$), т.е. коэффициенты наклона регрессии не различались между участками. Влияние участка на изменчивость

Таблица 3. Результаты MANOVA различий концентраций четырех металлов в брюшке между участками у двух видов бархатниц

Источник изменчивости	Частное η ²	Λ Уилкса	F	df1	df2	p
Вид	0.09	0.91	4.1	4	162.0	0.004
Пол	0.62	0.38	64.8	4	162.0	<0.001
Участок	0.37	0.30	20.8	12	428.9	<0.001
Вид × пол	0.05	0.95	2.2	4	162.0	0.067
Вид × участок	0.08	0.80	3.2	12	428.9	<0.001
Пол × участок	0.02	0.96	0.6	12	428.9	0.859
Вид × пол × участок	0.02	0.96	0.8	8	324.0	0.642

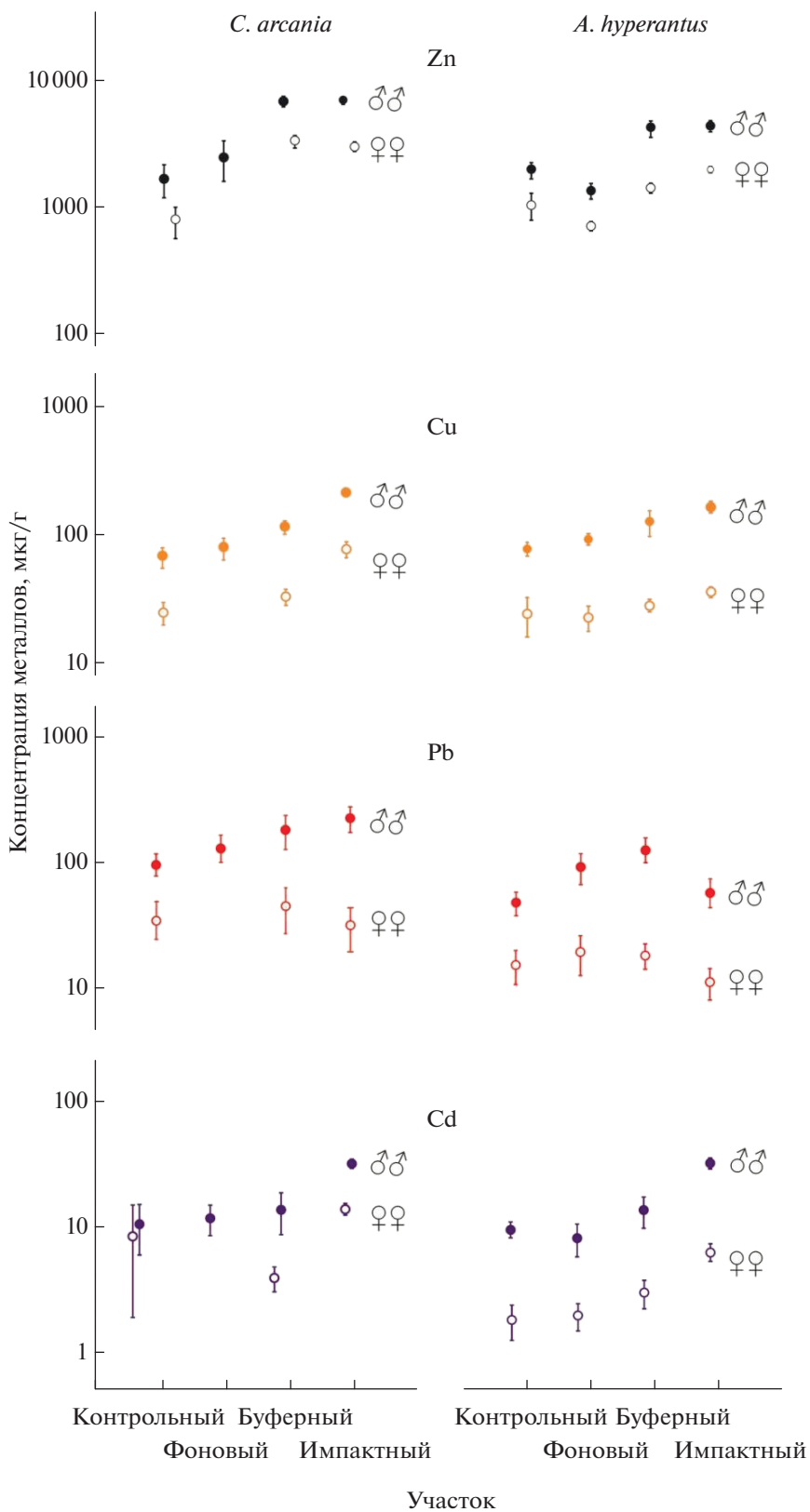


Рис. 3. Концентрация металлов (среднее ± ошибка) в брюшке самцов и самок двух видов на разных участках.

Таблица 4. Результаты ANCOVA для длины крыла

Предиктор	SS	df	F	p	Коэффициент наклона (± ошибка)
Самцы <i>C. arcania</i> . $R^2 = 0.38$, $F(5, 44) = 5.3$, $p < 0.01$					
Участок	8.88	3	6.3	<0.01	
Log ₁₀ Cu	0.27	1	0.6	0.46	0.24 ± 0.31
Log ₁₀ Zn	0.90	1	1.9	0.17	-0.50 ± 0.36
Самки <i>C. arcania</i> . $R^2 = 0.23$, $F(4, 30) = 2.2$, $p = 0.09$					
Участок	0.49	2	0.6	0.58	
Log ₁₀ Cu	1.62	1	3.6	0.07	-1.09 ± 0.57
Log ₁₀ Zn	0.41	1	0.9	0.34	-0.55 ± 0.57
Самцы <i>A. hyperantus</i> . $R^2 = 0.12$, $F(5, 44) = 1.2$, $p = 0.31$					
Участок	1.42	3	1.9	0.15	
Log ₁₀ Cu	0.01	1	<0.1	0.98	0.01 ± 0.45
Log ₁₀ Zn	0.01	1	<0.1	0.84	-0.07 ± 0.32
Самки <i>A. hyperantus</i> . $R^2 = 0.26$, $F(5, 38) = 2.7$, $p = 0.03$					
Участок	3.68	3	2.9	<0.05	
Log ₁₀ Cu	2.11	1	5.0	0.03	-0.85 ± 0.38
Log ₁₀ Zn	0.10	1	0.2	0.63	-0.27 ± 0.57

Таблица 5. Результаты двухфакторного смешанного дисперсионного анализа асимметрии длины крыла *C. arcania* и *A. hyperantus*

Выборка	Фактор	SS	df	MS	F	p	ME5
Самцы <i>C. arcania</i>	Особь	132.23	49	2.70	67.3	<0.01	0.71
	Сторона	0.05	1	0.05	1.2	0.28	
	Особь × сторона	1.96	49	0.04	5.9	<0.01	
	Ошибка	0.68	100	0.01			
Самки <i>C. arcania</i>	Особь	76.14	37	2.06	51.8	<0.01	0.65
	Сторона	0.31	1	0.31	7.8	<0.01	
	Особь × сторона	1.47	37	0.04	4.8	<0.01	
	Ошибка	0.63	76	0.01			
Самцы <i>A. hyperantus</i>	Особь	45.58	49	0.93	20.6	<0.01	0.44
	Сторона	0.02	1	0.02	0.4	0.52	
	Особь × сторона	2.22	49	0.05	2.5	<0.01	
	Ошибка	1.42	80	0.02			
Самки <i>A. hyperantus</i>	Особь	86.82	43	2.02	32.8	<0.01	0.60
	Сторона	0.35	1	0.35	5.8	0.02	
	Особь × сторона	2.65	43	0.06	4.0	<0.01	
	Ошибка	1.37	88	0.02			

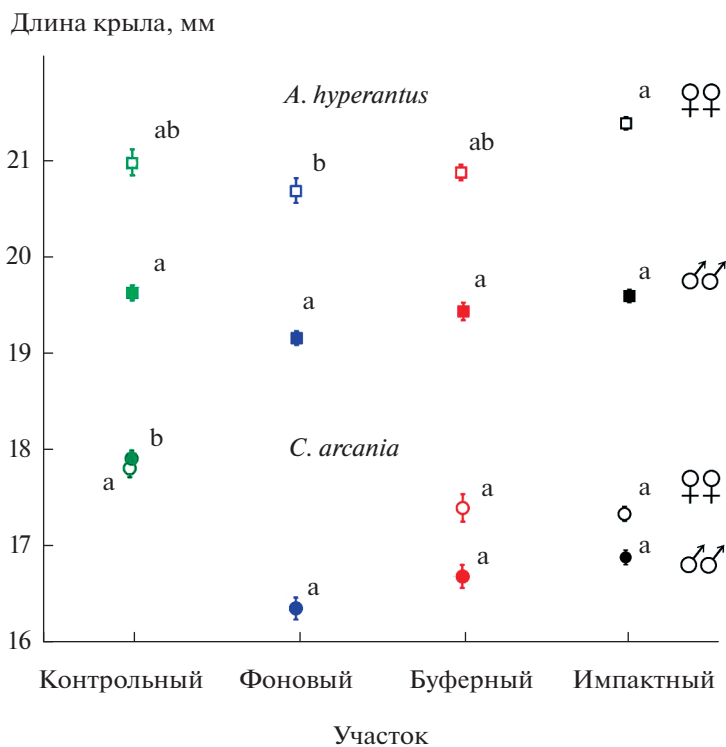


Рис. 4. Длина крыла (среднее \pm ошибка) двух видов на разных участках. Одинаковые буквы обозначают отсутствие значимых различий в пределах вида и пола по критерию Тьюки ($p < 0.05$).

длины крыла оказалось сопоставимо ($\eta^2 = 0.18$) с влиянием концентрации Cu ($\eta^2 = 0.11$).

Асимметрия длины крыла. Во всех выборках выявлена статистически значимая FA длины крыла (табл. 5). Другими словами, точность измерений оказалась достаточной для анализа влияния факторов на FA. Воспроизводимость замеров длины крыла (т.е. ME5) варьировала от 0.44 до 0.71 (см. табл. 5), что свидетельствует о приемлемой надежности результатов. В выборках самок *C. arcania* и *A. hyperantus* выявлена статистически значимая DA длины крыла (см. табл. 5): для самок *C. arcania* – DA = –0.09 мм, FA4a = 0.16, для самок *A. hyperantus* – DA = –0.09 мм, FA4a = 0.20. Таким образом, влиянием направленной асимметрии на оценку FA можно пренебречь.

На каждом из участков FA1 длины крыла не зависит от концентрации Cu или Zn, отсутствуют и статистически значимые различия между участками (табл. 6). На разных участках FA варьировала в пределах 0.1–0.2 мм в абсолютных (FA1) или 0.005–0.013 в относительных (FA2) величинах при размерах крыла 16–18 мм у *C. arcania* и 19–21 мм у *A. hyperantus* (табл. 7).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Изменения состава как растительных сообществ, так и таксоцены бархатниц по мере при-

ближения к источнику выбросов укладываются в традиционные представления о негативном влиянии промышленного загрязнения на видовое разнообразие [3–6]. Типичные для южной тайги Среднего Урала разнотравно-злаковые луга, представленные на контрольном, фоновом и буферном участках, в которых обычно присутствует не менее 10 видов злаковых и осоковых, на импактной территории трансформировались в очень своеобразные монодоминантные полевищевые луга. Видовой состав бархатниц этих лугов сокращен с 16 до 2 видов, рассматриваемых в данной работе – *Aphantopus hyperantus* и *Coenonympha arcania*.

Мы полагаем, что сохранение именно этих двух видов обусловлено рядом их биологических особенностей. На всем ареале *A. hyperantus* заселяет очень разнообразные варианты открытых пространств, что позволяет считать его видом-генералистом, толерантным к антропогенной трансформации растительных сообществ ([37, 38, 40, 43] и др.). Для *C. arcania* полевищевые луга оказываются пригодными благодаря произрастанию на них ивовых кустарников, отсутствие которых лимитирует заселение открытого пространства этим видом [46–48].

Подчеркнем, что обитание на импактных лугах именно этих двух видов из всего многовидового таксоцены бархатниц указывает на их высокую

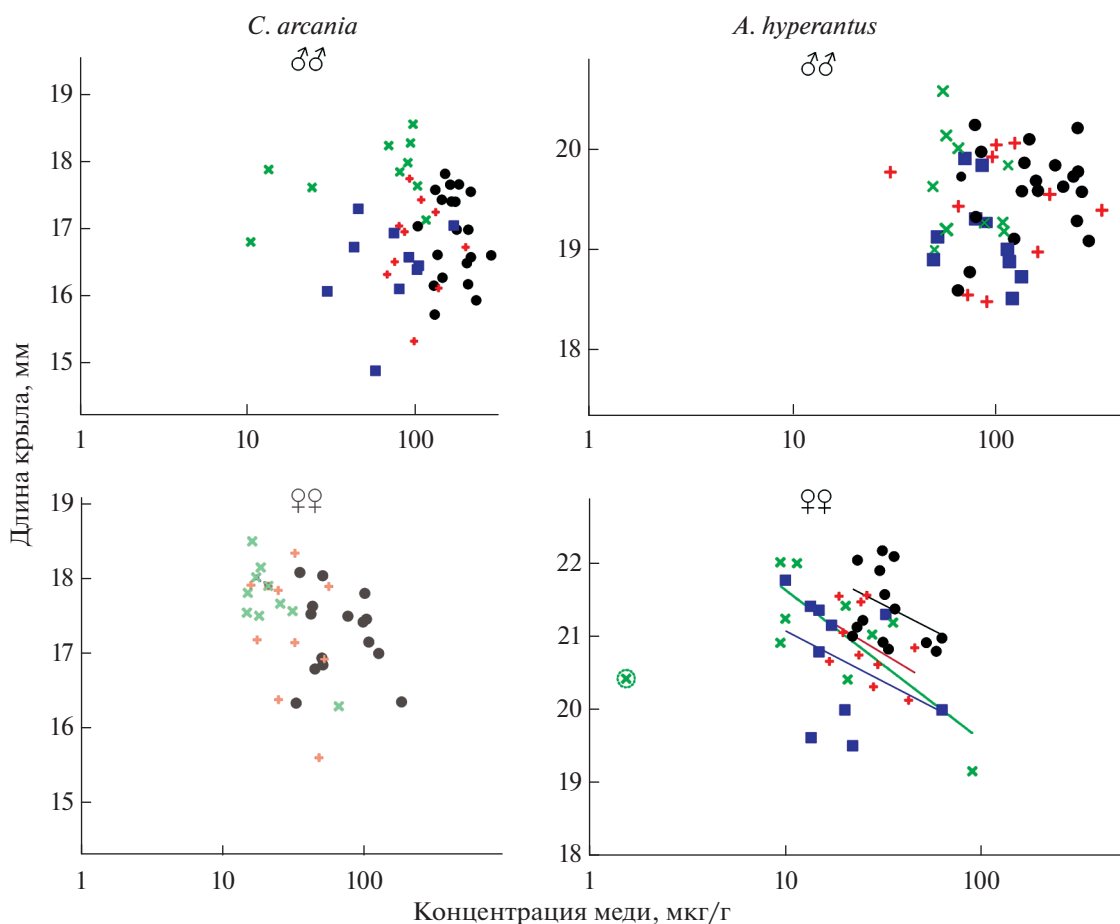


Рис. 5. Зависимость длины крыла от концентрации меди в брюшке: зеленым цветом обозначен контрольный участок, синим – фоновый, красным – буферный, черным – импактный; пунктиром обведено резко уклоняющееся значение концентрации меди (исключено из статистического анализа).

толерантность не только к загрязнению растений металлами, но и к вынужденному переходу на узкую олигофагию, т.е. питанию исключительно двумя видами злаков – *Agrostis tenuis* и *Deschampsia cespitosa*.

Накопление металлов. В организме насекомых-фитофагов металлы преимущественно депонируются в жировом теле, стенке средней кишки, экскреторных органах, гонадах и половых клетках [15, 54, 55]. Поскольку до 95% от массы грудного отдела у насекомых составляет мускулатура крыльев и конечностей [56], то выявленные более высокие концентрации металлов в брюшном отделе по сравнению с грудным вполне ожидаемы. Сведений о концентрациях металлов в имаго дневных чешуекрылых из природных популяций, обитающих в условиях промышленного загрязнения, немного [28]. Это контрастирует с многочисленностью данных по другим группам насекомых, например прямокрылым [57], жуужелицам [58], водолубам [59], разноусым чешуекрылым [10, 60] и другим таксонам [61].

Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что в теле имаго *A. hyperantus* и *C. arcania* металлы, особенно Zn, способны накапливаться в очень высоких концентрациях. Максимальные зарегистрированные концентрации Zn – 9964 (*C. arcania*) и 8021 (*A. hyperantus*) мкг/г в брюшке имаго – существенно превышают приводимые другими авторами значения, например 2200 мкг/г [10] и 4650 мкг/кг [55]. Зарегистрированные концентрации Cd сопоставимы (максимальное значение – 65 мкг/г) с результатами одних авторов, например 230 мкг/г [10], но превышают величины других, например 2.9 мкг/г [60]. Приведенные в [10] концентрации Pb – около 8 мкг/г – значительно ниже полученных нами (764 и 324 мкг/г), но авторы специально подчеркнули, что их модельный объект (*Lymantria dispar*) почти не усваивал Pb из корма.

Металлы выводятся из организма с экзuviем и меконием в ходе линек, окукливания и выхода имаго [10, 14, 55]. Следовательно, можно предположить, что концентрации на личиночной стадии могут быть еще выше, чем на стадии имаго. Но

Таблица 6. Результаты ANCOVA для флуктуирующей асимметрии (FA1) длины крыла

Предиктор	SS	df	F	p	Коэффициент наклона (\pm ошибка)
Самцы <i>C. arcania</i> . $R^2 = 0.05$, $F(5, 44) = 0.5$, $p = 0.77$					
Участок	0.03	3	0.7	0.58	
Log ₁₀ Cu	0.01	1	0.1	0.83	0.02 \pm 0.08
Log ₁₀ Zn	0.01	1	<0.1	0.89	-0.01 \pm 0.08
Самки <i>C. arcania</i> . $R^2 = 0.18$, $F(4, 30) = 1.6$, $p = 0.19$					
Участок	0.09	2	3.1	0.06	
Log ₁₀ Cu	0.02	1	1.2	0.29	-0.12 \pm 0.11
Log ₁₀ Zn	0.03	1	1.9	0.18	0.15 \pm 0.11
Самцы <i>A. hyperantus</i> . $R^2 = 0.06$, $F(5, 44) = 0.5$, $p = 0.76$					
Участок	0.03	3	0.5	0.68	
Log ₁₀ Cu	0.01	1	0.2	0.68	0.05 \pm 0.13
Log ₁₀ Zn	0.01	1	0.4	0.55	-0.05 \pm 0.09
Самки <i>A. hyperantus</i> . $R^2 = 0.02$, $F(5, 38) = 0.2$, $p = 0.97$					
Участок	0.01	3	0.1	0.99	
Log ₁₀ Cu	0.01	1	<0.1	0.85	-0.02 \pm 0.13
Log ₁₀ Zn	0.01	1	0.4	0.53	-0.10 \pm 0.16

Таблица 7. Индексы флуктуирующей асимметрии длины крыла (в числителе – индекс FA1 \pm ошибка (мм), в знаменателе – индекс FA2 \pm ошибка [25])

Пол и вид	Участок			
	контрольный	фоновый	буферный	импактный
Самцы <i>C. arcania</i>	0.11 \pm 0.04/ 0.006 \pm 0.002	0.18 \pm 0.04/ 0.011 \pm 0.002	0.19 \pm 0.04/ 0.011 \pm 0.002	0.16 \pm 0.03/ 0.010 \pm 0.002
Самки <i>C. arcania</i>	0.18 \pm 0.04/ 0.010 \pm 0.002	—*	0.12 \pm 0.04/ 0.007 \pm 0.002	0.23 \pm 0.04/ 0.013 \pm 0.002
Самцы <i>A. hyperantus</i>	0.15 \pm 0.04/ 0.008 \pm 0.002	0.17 \pm 0.04/ 0.009 \pm 0.002	0.09 \pm 0.04/ 0.005 \pm 0.002	0.17 \pm 0.03/ 0.009 \pm 0.002
Самки <i>A. hyperantus</i>	0.22 \pm 0.04/ 0.011 \pm 0.002	0.21 \pm 0.04/ 0.010 \pm 0.002	0.20 \pm 0.04/ 0.010 \pm 0.002	0.20 \pm 0.04/ 0.009 \pm 0.002

* Показатели не рассчитаны из-за малого объема выборки.

даже приведенные нами значения можно охарактеризовать как чрезвычайно высокие. Растения, накапливающие Zn в концентрациях выше 10000 мкг/г, относят к гипераккумуляторам [62]. Для насекомых, насколько нам известно, такая терминология не используется. По аналогии с на-

коплением никеля [62], *A. hyperantus* и *C. arcania* можно считать high-Zn видами. Конкретные механизмы этого феномена требуют специального изучения.

Результаты исследований различий между самками и самцами в накоплении металлов про-

тиворечивы. У некоторых чешуекрылых самки могут аккумулировать Zn в большей степени, чем самцы, например у совки *Spodoptera litura* [14]. У других видов, например *Lymantria dispar* [10], самцы накапливают Cu и Zn больше, чем самки. Наши результаты свидетельствуют о более интенсивном накоплении металлов самцами *A. hyperantus* и *C. arcania* по сравнению с самками. Возможно, самки эффективнее выводят металлы из организма, что показано для *S. litura* [14]. Однако нельзя исключить, что самцы толерантны к токсическому действию Cu и Zn (или других элементов), тогда как самки после превышения определенного порога концентраций элиминируют из популяции. Прояснить данную ситуацию может лишь прямой эксперимент.

Значимые различия в уровнях накопления металлов у имаго обоих видов между участками можно рассматривать как косвенное свидетельство их низкой миграционной активности. Это означает, что при наличии естественных преград (сплошные лесные массивы с небольшим количеством дорог и просек) микропопуляции на расстоянии 5–10 км могут быть в существенной степени изолированными друг от друга. Ранее аналогичный вывод был сделан на основе сравнения морфологических параметров микропопуляций бархатниц *A. hyperantus* и *Erebia ligea*, разделенных небольшими расстояниями [43, 63].

Размер крыла. Размеры взрослых насекомых пластичны и обусловлены влиянием многих экологических факторов. Замедление темпов роста и уменьшение размеров имаго – хорошо известные и часто встречающиеся реакции чешуекрылых на поступление металлов в организм [14, 16, 17]. Наши результаты неоднозначны: накопление Zn не оказывало статистически значимого влияния на размеры крыла обоих видов, однако концентрация Cu отрицательно связана с размером у самок одного из видов – *A. hyperantus*. Отсутствие уменьшения размеров крыла у самцов, особенно с учетом того, что концентрации Cu и Zn в их организме в 2 раза выше по сравнению с самками, также можно интерпретировать как большую толерантность к загрязнению самцов по сравнению с самками.

Хотя концентрация Cu в организме отрицательно связана с размером самок *A. hyperantus*, мы не обнаружили статистически значимого уменьшения размеров имаго на самом загрязненном участке. Напротив, отловленные на импактном участке самки были несколько крупнее, чем на других участках. У *C. arcania* и самцов *A. hyperantus* также не выявлено уменьшения размеров тела на импактном участке.

По мере приближения к точечному источнику загрязнения у насекомых, как правило, размер тела уменьшается [8]. Однако встречаются ис-

ключения: например, листовертка *Eulia ministrana* при приближении к медно-никелевому комбинату на Кольском полуострове становилась крупнее [18]. Причины данного противоречия до конца не ясны.

Можно предположить, что условия обитания вблизи источника выбросов могут благоприятствовать рассматриваемым видам, что компенсирует прямой эффект токсического действия металлов на размеры организма. Так, для многих насекомых-фитофагов характерно увеличение численности вблизи источников загрязнения [8], в том числе и в районе СУМЗа [64]. Выдвигались две основные гипотезы, объясняющие этот феномен: улучшение качества корма и снижение пресса хищников [65]. Хотя гипотезы были предложены для объяснения роста численности, они могут объяснять и увеличение размеров фитофагов.

Согласно первой гипотезе, в кормовых растениях, подвергшихся стрессу, повышается доступность питательных веществ, снижается концентрация защитных соединений и/или меняется соотношение концентраций питательных и защитных веществ [66]. Как правило, насекомые-фитофаги на улучшение качества корма реагируют увеличением размеров и плодовитости [67, 68]. Согласно второй гипотезе, на загрязненных территориях снижаются видовое разнообразие и обилие хищников, что может благоприятствовать фитофагам. После достижения критического размера [69], гусеница либо приступает к окукливанию, либо еще некоторое время продолжает питание и рост. В последнем случае приобретаются дополнительные преимущества (повышенная плодовитость за счет увеличенной массы тела), но ценой риска гибели на преимагинальной стадии [22, 70]. В условиях сниженного пресса хищников продление периода роста может оказаться выигрышной стратегией.

Помимо указанных гипотез, увеличение размеров также может быть связано с изменением микроклимата на импактном участке, где средняя температура воздуха в течение вегетационного периода выше на 0.7–1.0°C по сравнению с фоновой территорией [71]. Рост и развитие насекомых, как и многих других эктотермных организмов, подчиняются правилу “температура–размер” (temperature–size rule), постулирующему, что размер взрослых особей обратно пропорционален температуре окружающей среды в течение онтогенеза [72]. Это связано с тем, что развивающиеся при более низких температурах эктотермы хотя и накапливают массу с меньшей скоростью, но дорастают до взрослого состояния значительно медленнее и тем самым достигают больших размеров по сравнению с развивающимися при более высокой температуре. Однако из этого правила существуют многочисленные исключения: мновольтинные наземные членистоногие, в том

числе чешуекрылые, с увеличением температуры окружающей среды могут становиться крупнее [73, 74]. Для моновольтинных бархатниц *C. arcania* и *A. hyperantus* прямые наблюдения о связи температуры и размера имаго нам не известны, поэтому нельзя однозначно связать различия в размерах с влиянием температуры.

Флуктуирующая асимметрия. У насекомых ФА часто положительно связана с интенсивностью потенциально стрессирующего воздействия. Однако этот эффект менее выражен в природных условиях по сравнению с лабораторными, скорее всего, из-за возможного действия многих не учитываемых факторов. Также связь ФА с интенсивностью воздействия сильнее в тех случаях, когда четко выражено негативное влияние фактора на жизнеспособность [26].

Наши результаты касаются природных популяций. По крайней мере для самцов исследованных видов не обнаружено негативного влияния металлов на их размеры. Исходя из этого не вызывает удивления полученный отрицательный результат: величина ФА размера крыла не зависит от накопления металлов в организме и не различается между чистыми и загрязненными участками.

Ранее было показано [75], что у чешуекрылых ФА слабо связана с уровнем стресса, в том числе вызванного промышленным загрязнением металлами [18, 28]. Отсутствие влияния загрязнения металлами на ФА также описано у муравья *Formica pratensis* [76] и пчелы *Osmia bicornis* [27]. Скорее всего, изменение ФА при стрессе неодинаково проявляется у разных видов и признаков, а также специфично по отношению к действующему фактору [27]. Без предварительных лабораторных исследований, доказывающих, что у конкретного вида определенным фактором действительно увеличивает ФА, использование данного показателя как универсального маркера стресса в природных популяциях сомнительно. Наши результаты доводят аргументы в пользу этого тезиса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Тестируемая нами гипотеза о том, что вблизи завода бархатницы *C. arcania* и *A. hyperantus* накапливают металлы в больших концентрациях по сравнению с фоновой территорией, подтвердилась. В брюшке имаго этих видов на импактном участке обнаружены очень высокие концентрации металлов, особенно Zn. Поскольку из всего многовидового таксоценоза бархатниц вблизи завода сохраняются только эти два вида, можно заключить, что они толерантны как к прямому токсическому действию металлов и газообразных выбросов завода, так и к вызванным промышленными выбросами изменениям среды обитания.

Не подтвердилась гипотеза о том, что загрязнение негативно влияет на размеры крыла и увеличивает их флуктуирующую асимметрию. В противоположность ожидаемому обитающие вблизи завода особи не были самыми мелкими. На индивидуальном уровне статистически значимая зависимость размеров от концентраций металлов обнаружена только для Cu и только для самок одного из видов (*A. hyperantus*), т.е. ее нельзя считать общей. Влияние загрязнения на ФА отсутствует как на групповом (нет различий между участками), так и на индивидуальном (нет зависимости от концентраций металлов) уровнях. Полученные отрицательные результаты отчасти могут быть связаны с выбором объектов. Не исключено, что гипотеза подтвердится для более чувствительных к металлам видов, распространение которых ограничено участками с промежуточным уровнем загрязнения. Для дальнейших исследований перспективен также подбор видов, для которых в лабораторных условиях четко установлено негативное влияние загрязнения на параметры жизнеспособности (в частности, размеры тела), и их изучение в градиенте загрязнения в природных условиях.

Выражаем признательность Е.В. Хантемировой и Н.В. Золотаревой за информацию о растительности, Э.Х. Ахуновой — за измерение концентраций металлов, П.В. Рудоискателю — за предоставленные выборки бархатниц с биостанции УрФУ. Мы благодарны М.В. Козлову за ценные комментарии к первоначальному варианту рукописи.

Анализ данных и подготовка статьи выполнены в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (проекты № 122021000091-2 и 122021000076-9).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Приложение доступно онлайн по адресу: <https://doi.org/10.31857/S0367059723060094>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. 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. [Voroibichik E.L., Kozlov M.V. Impact of point pollutants on terrestrial ecosystems: Methodology of research, experimental design, and typical errors // Russ. J. Ecol. 2012. V. 43. № 2. P. 89–96. <https://doi.org/10.1134/S1067413612020166>]
2. Воробейчик Е.Л. Естественное восстановление наземных экосистем после прекращения промышленного загрязнения. 1. Обзор современного состояния исследований // Экология. 2022. № 1. С. 3–41. [Voroibichik E.L. Natural recovery of terres-

- trial ecosystems after the cessation of industrial pollution: 1. A state-of-the-art review // Russ. J. Ecol. 2022. V. 53. № 1. P. 1–39.
<https://doi.org/10.1134/S1067413622010118>
3. *Moroń D., Grześ I.M., Skórka P.* et al. Abundance and diversity of wild bees along gradients of heavy metal pollution // J. Appl. Ecol. 2012. V. 49. P. 118–125.
 4. *Belskaya E., Gilev A., Trubina M., Belskii E.* Diversity of ants (Hymenoptera, Formicidae) along a heavy metal pollution gradient: Evidence of a hump-shaped effect // Ecol. Indic. 2019. V. 106. Art. 105447.
 5. *Monchanin C., Devaud J.-M., Barron A.B., Lihoreau M.* Current permissible levels of metal pollutants harm terrestrial invertebrates // Sci. Total Environ. 2021. V. 779. Art. 146398.
 6. *Kozlov M.V., Zverev V., Zvereva E.L.* Diversity but not overall abundance of moths and butterflies (Insecta: Lepidoptera) decreases around two arctic polluters // Insects. 2022. № 13. Art. 1124.
 7. *Kozlov M.V., Castagneyrol B., Zverev V., Zvereva E.L.* Recovery of moth and butterfly (Lepidoptera) communities in a polluted region following emission decline // Sci. Total Environ. 2022. V. 838. Art. 155800.
 8. *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.
 9. *Lindquist L.* Accumulation of cadmium, copper, and zinc in five species of phytophagous insects // Environ. Entomol. 1992. V. 21. № 1. P. 160–163.
 10. *Gintenreiter S., Ortel J., Nopp H.J.* Bioaccumulation of cadmium, lead, copper and zinc in successive developmental stages of *Lymantria dispar* L. (Lymantriidae, Lepid.) – a life cycle study // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 1993. V. 25. P. 55–61.
 11. *Jensen P., Trumble J.T.* Ecological consequences of bio-availability of metals and metalloids in insects // Recent Res. Dev. Entomol. 2003. V. 42. P. 1–17.
 12. *Sharma R.K., Agrawal M.* Biological effects of heavy metals: an overview // J. Environ. Biol. 2005. V. 26 (Suppl. 2). P. 301–313.
 13. *Janssens T.K.S., Roelofs D., Van Straalen N.M.* Molecular mechanisms of heavy metal tolerance and evolution in invertebrates // Insect Sci. 2009. V. 16. P. 3–18.
 14. *Jin P., Chen J., Zhan H.* et al. Accumulation and excretion of zinc and their effects on growth and food utilization of *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2020. V. 202. Art. 110883.
 15. *Shu Y., Gao Y., Sun H.* et al. Effects of zinc exposure on the reproduction of *Spodoptera litura* Fabricius (Lepidoptera: Noctuidae) // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2009. V. 72. P. 2130–2136.
 16. *Huang D., Kong J., Seng Y.* Effects of the heavy metal Cu²⁺ on growth, development, and population dynamics of *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) // J. Econ. Entomol. 2012. V. 105 (1). P. 288–294.
 17. *Shephard A.M., Mitchell T.S., Henry S.B.* et al. Assessing zinc tolerance in two butterfly species: consequences for conservation in polluted environments // Insect Conserv. Diver. 2020. P. 201–210.
 18. *Zverev V., Kozlov M.V.* Decline of *Eulia ministrana* (Lepidoptera: Tortricidae) in polluted habitats is not accompanied by phenotypic stress responses // Insect Sci. 2021. V. 28. P. 1482–1490.
 19. *Бельская Е.А., Золотарев М.П.* Изменение размерной структуры сообществ жуужлиц при техногенной трансформации лесных экосистем // Экология. 2017. № 2. С. 107–115. [*Belskaya E.A., Zolotarev M.P.* Changes in the size structure of carabid communities in forest ecosystems under technogenic transformation // Russ. J. Ecol. 2017. V. 48. № 2. P. 152–160.
<https://doi.org/10.1134/S1067413617010040>]
 20. *Wickman P.-O.* Territorial defence and mating success in males of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* L. (Lepidoptera: Satyridae) // Anim. Behav. 1985. V. 33. I. 4. P. 1162–1168.
 21. *Karlsson B., Wickman P.-O.* Increase in reproductive effort as explained by body size and resource allocation in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* (L.) // Function. Ecol. 1990. V. 4. P. 609–617.
 22. *Blanckenhorn W.U.* The evolution of body size: what keeps organisms small? // Quarter. Rev. Biol. 2000. V. 75. P. 385–407.
 23. *Van Valen L.* A study of fluctuating asymmetry // Evolution. 1962. V. 16. P. 125–142.
 24. *Møller A.P., Swaddle J.P.* Asymmetry, developmental stability, and evolution. Oxford: Oxford University Press, 1997. 291p.
 25. *Palmer A.R., Strobeck C.* Fluctuating asymmetry analyses revisited // Developmental instability: causes and consequences / Ed. Polak M. New York: Oxford University Press, 2003. P. 279–319.
 26. *Beasley D.A.E., Bonisoli-Alquati A., Mousseau T.A.* The use of fluctuating asymmetry as a measure of environmentally induced developmental instability: A meta-analysis // Ecol. Indic. 2013. V. 30. P. 218–226.
 27. *Szentgyörgyi H., Moroń D., Nawrocka A.* et al. Forewing structure of the solitary bee *Osmia bicornis* developing on heavy metal pollution gradient // Ecotoxicology. 2017. V. 26. P. 1031–1040.
 28. *Zverev V., Kozlov M.V.* The fluctuating asymmetry of the butterfly wing pattern does not change along an industrial pollution gradient // Symmetry. 2021. V. 13. Art. 626.
 29. *Dahmani-Muller H., Van Oort F., Gélie B., Balabane M.* Strategies of heavy metal uptake by three plant species growing near a metal smelter // Environ. Pollut. 2000. V. 109. № 2. P. 231–238.
 30. *Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.* Impacts of point polluters on terrestrial biota: Comparative analysis of 18 contaminated areas. Dordrecht: Springer, 2009. 466 p.
 31. *Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю.* Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период снижения его выбросов // Почвоведение. 2017. № 8. С. 1009–1024.
 32. *Шималина Н.С., Позолотина В.Н., Орехова Н.А., Антонова Е.В.* Оценка биологических эффектов у семенного потомства *Plantago major* L. в зоне воздействия медеплавильного производства // Экология. 2017. № 6. С. 420–430. [*Shimalina N.S., Pozolotina V.N., Orekhova N.A., Antonova E.V.* Assessment of biological effects in *Plantago major* L. seed progeny in the zone of impact from a Copper Smelter // Russ. J.

- Ecol. 2017. V. 48. P. 513–523.
<https://doi.org/10.1134/S1067413617060108>
33. Хантемирова Е.В. К характеристике смен растительности импактной зоны СУМЗа // Экология промышленного региона и экологическое образование: Мат-лы Всерос. науч.-практ. конф. Нижний Тагил, 2004. С. 106–108.
 34. Хантемирова Е.В. Техногенное загрязнение и послелесные луга // Особь и популяция – стратегии жизни: Мат-лы IX Всерос. популяционного семинара. Ч. 1. Уфа, 2006. С. 442–447.
 35. Van Swaay C.A.M., Warren M.S., Lois G. Biotope use and trends of European butterflies // J. Insect Conserv. 2006. V. 10. P. 189–209.
 36. Settele J., Kudrna O., Harpke A. et al. Climatic risk atlas of European butterflies. Pensoft, 2008. 712 p.
 37. Gorbunov P., Kosterin O. The butterflies (Hesperioidea and Papilionoidea) of North Asia (Asian part of Russia) in nature. М.: Rodina & Fodio, 2007. V. 2. 408 p.
 38. Seppänen R. Differences in spotting pattern between populations of *Aphantopus hyperantus* (Lepidoptera, Satyridae) in southern Finland // Ann. Zool. Fennici. 1981. V. 18. № 1. P. 1–36.
 39. Valtonen A., Saarinen K. A highway intersection as an alternative habitat for a meadow butterfly: effect of mowing, habitat geometry and roads on the ringlet (*Aphantopus hyperantus*) // Ann. Zool. Fennici. 2005. V. 42. P. 545–556.
 40. Saarinen K., Jantunen J. Grassland butterfly fauna under traditional animal husbandry: contrasts in diversity in mown meadows and grazed pastures // Biodiv. Conserv. 2005. V. 14. P. 3201–3213.
 41. Pollard E., Yates T.J. Monitoring butterflies for ecology and conservation. London: Chapman and Hall, 1993. 274 p.
 42. Sutcliffe O.L., Thomas C.D., Peggie D. Area-dependant migration by ringlet butterflies generates a mixture of patchy population and metapopulation attributes // Oecologia. 1997. V. 109. P. 229–234.
 43. Захарова Е.Ю., Шкурихин А.О. Морфологическая изменчивость бархатниц *Aphantopus hyperantus* L. и *Erebia ligea* L. (Lepidoptera, Satyridae) в аллопатрических и аллохронных микропопуляциях // Зоол. журн. 2021. Т. 100. Вып. 10. С. 1110–1123.
 44. Рыжкова М.В., Лопатина Е.Б. Сезонный цикл развития бабочки *Aphantopus hyperantus* (L.) (Lepidoptera, Nymphalidae: Satyrinae) в Ленинградской области // Энтотомол. обозр. 2016. Т. 95. № 3. С. 449–472.
 45. Коршунов Ю.П. Булавоусые чешуекрылые Северной Азии. М.: КМК, 2002. 424 с.
 46. Binzenhöfer B., Schröder B., Strauss B. et al. Habitat models and habitat connectivity analysis for butterflies and burnet moths – The example of *Zygaena carniolica* and *Coenonympha arcania* // Biol. Conserv. 2005. V. 126. P. 247–259.
 47. Hein S., Binzenhöfer B., Poethke H.-J. et al. The generality of habitat suitability models: A practical test with two insect groups // Basic Appl. Ecol. 2007. № 8. P. 310–320.
 48. Захарова Е.Ю. Фенотипическая изменчивость сеницы *Coenonympha arcania* L. (Lepidoptera, Satyridae) в естественных и антропогенно трансформированных местообитаниях Среднего и Южного Урала // Энтотомол. обозр. 2012. Т. 91. № 2. С. 250–268.
 49. Захарова Е.Ю., Юсупова О.В. Морфологическая изменчивость и ландшафтно-биотопическая приуроченность микропопуляций сеницы *Coenonympha arcania* (L.) (Lepidoptera: Satyridae) в условиях гор Южного Урала // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2017. Т. 122. Вып. 2. С. 18–26.
 50. Козлов М.В. Функциональная морфология крыльев и изменчивость их жилкования у низших чешуекрылых (Lepidoptera: Micropterigidae – Tischeriidae) // Журн. общ. биол. 1987. Т. 48. № 2. С. 238–247.
 51. Rasband W.S. ImageJ. 2014. URL: <http://imagej.nih.gov/ij/>.
 52. Kozlov M.V., Zvereva E.L. Confirmation bias in studies of fluctuating asymmetry // Ecol. Indic. 2015. V. 57. P. 293–297.
 53. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Pack-age for Education and Data Analysis // Palaeont. Electr. 2001. V. 4. № 1. P. 1–9.
 54. Xia Q., Sun H., Hu X., Shu Y. Apoptosis of *Spodoptera litura* larval hemocytes induced by heavy metal zinc // Chin. Sci. Bull. 2005. V. 50. № 24. P. 2856–2860.
 55. Shu Y., Zhang G., Wang J. Response of the common cutworm *Spodoptera litura* to zinc stress: Zn accumulation, metallothionein and cell ultrastructure of the midgut // Sci. Total Environ. 2012. V. 438. P. 210–217.
 56. Hocking B. Insect flight // Scientific American. 1958. V. 199. P. 92–98.
 57. Karadjova I., Markova E. Metal accumulation in insects (Orthoptera, Acrididae) near a copper smelter and copper-flotation factory (Pirdop, Bulgaria) // Biotechnol. Biotechnol. Equip. 2014. V. 23. P. 204–207.
 58. Tözsér D., Magura T., Simon E. et al. Pollution intensity-dependent metal accumulation in ground beetles: a meta-analysis // Environ. Sci. Pollut. Res. 2019. V. 26. P. 32092–32102.
 59. Aydoğan Z., Gürol A., İnsecara Ü. The investigation of heavy element accumulation in some Hydrophilidae (Coleoptera) species // Environ. Monitor. Asses. 2016. V. 188. Art. 204.
 60. Heliövaara K., Väisänen R. Heavy-metal contents in pupae of *Bupalus piniarius* (Lepidoptera: Geometridae) and *Panolis flammea* (Lepidoptera: Noctuidae) near an industrial source // Environ. Entomol. 1990. V. 19(3). P. 481–485.
 61. Heikens A., Peijnenburg W.J.G.M., Hendriks A.J. Bioaccumulation of heavy metals in terrestrial invertebrates // Environ. Pollut. 2001. V. 113. P. 385–393.
 62. Boyd R.S. High-nickel insects and nickel hyperaccumulator plants: A review // Insect Sci. 2009. V. 16. № 1. P. 19–31.
 63. Захарова Е.Ю., Шкурихин А.О. Морфологическая изменчивость крыла *Erebia ligea* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Satyridae) в бициклических и моновольтинных популяциях на Урале // Евраз. энтотомол. журн. 2017. Т. 16. Вып. 4. С. 344–352.
 64. Нестерков А.В., Воробейчик Е.Л. Изменение структуры населения беспозвоночных-хортобионтов под действием выбросов медеплавильного завода // Экология. 2009. № 4. P. 303–313. [Nesterkov A.V., Vorobe-

- ichik E.L.* Changes in the structure of chortobiont invertebrate community exposed to emissions from a Copper Smelter // Russ. J. Ecol. 2009. V. 40. № 4. P. 286–296.
<https://doi.org/10.1134/S1067413609040109>
65. *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.
66. *White T.C.R.* The abundance of invertebrate herbivory in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants // Oecologia. 1984. V. 63. P. 90–105.
67. *Awmack C.S., Leather S.R.* Host plant quality and fecundity in herbivorous insects // Ann. Rev. Entomol. 2002. V. 47. P. 817–844.
68. *Bauerfeind S.S., Fischer K.* Testing the plant stress hypothesis: stressed plants offer better food to an insect herbivore // Entomol. Experim. Appl. 2013. V. 149. P. 148–158.
69. *Nijhout H.F.* A threshold size for metamorphosis in the tobacco hornworm, *Manduca sexta* (L.) // Biol. Bull. 1975. V. 149. № 1. P. 214–225.
70. *Berger D., Walters R., Gotthard K.* What keeps insects small? – Size dependent predation on two species of butterfly larvae // Evol. Ecol. 2006. V. 20. P. 575–589.
71. *Belskii E., Belskaya E.* Thermal effect of the Middle Ural copper smelter (Russia) and growth of birch leaves // Environ. Sci. Pollut. Res. 2021. V. 28. P. 26064–26072.
72. *Atkinson D.* Temperature and organism size: a biological law for ectotherms // Adv. Ecol. Res. 1994. V. 25. P. 1–58.
73. *Horne C.R., Hirst A.G., Atkinson D.* Temperature size responses match latitudinal size clines in arthropods, revealing critical differences between aquatic and terrestrial specie // Ecol. Lett. 2015. V. 18. P. 327–335.
74. *Solonkin I.A., Shkurikhin A.O., Oslina T.S., Zakharova E.Yu.* Changes in the body size of black-veined white, *Aporia crataegi* (Lepidoptera: Pieridae), recorded in a natural population in response to different spring weather conditions and at different phases of an outbreak // Europ. J. Entomol. 2021. V. 118. P. 214–224.
75. *Symanski C., Redak R.A.* Does fluctuating asymmetry of wing traits capture relative environmental stress in a lepidopteran? // Ecol. Evol. 2021. V. 11. P. 1199–1213.
76. *Rabitsch W.B.* Levels of asymmetry in *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera, Insecta) from a chronic metal-contaminated site // Environ. Toxicol. Chem. 1997. V. 16. № 7. P. 1433–1440.