

Изменение трофической активности филлофагов березы в градиенте загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного завода

Е. А. БЕЛЬСКАЯ, Е. Л. ВОРОБЕЙЧИК

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: belskaya@ipae.uran.ru; ev@ipae.uran.ru

Статья поступила 20.02.2014

Принята к печати 03.04.2014

АННОТАЦИЯ

В течение трех лет (2005, 2006, 2008 гг.) оценивали поврежденность листьев березы пушистой (*Betula pubescens*) листогрызущими насекомыми и минерами в окрестностях крупного медеплавильного завода на Среднем Урале (г. Ревда Свердловской обл.). Выявлено снижение общего изъятия в 3–11 раз, доли поврежденных листьев – до 4 раз и среднего изъятия поврежденного листа – в 2 раза вблизи завода по сравнению с фоновой и буферной зонами. Величина эффекта одинакова для всех трех показателей и устойчива во времени. Обе группы филлофагов снижали трофическую активность на импактной территории, но загрязнение имело большее значение для листогрызущих насекомых, чем для минеров.

Ключевые слова: листогрызущие насекомые, минеры, трофическая активность, береза, медеплавильный завод, промышленное загрязнение, тяжелые металлы, Средний Урал.

Атмосферные выбросы крупных промышленных предприятий, особенно заводов с первичной плавкой цветных металлов, оказывают негативное воздействие на окружающую среду. В результате многолетнего загрязнения возле них формируются обширные техногенные геохимические аномалии; высокие уровни токсической нагрузки могут кардинально изменять структуру и функционирование наземной биоты. Импактные регионы, т. е. комплексы экосистем, расположенные возле точечного источника эмиссии поллютантов и подверженные воздействию его выбросов, – удобные модельные объекты для

решения многих теоретических и прикладных вопросов экологии [Воробейчик, Козлов, 2012]. К их числу можно отнести анализ устойчивости к внешним воздействиям трофических взаимодействий в системе “растение – фитофаг”.

Хотя влияние атмосферного загрязнения на насекомых-филлофагов изучается очень давно [Alstad et al., 1982; Heliövaara, Väisänen, 1993], на удивление мало известно об изменении трофической активности данной группы в условиях загрязнения, особенно вне периодов всплеск массового размножения. Кроме того, большинство результатов полу-

чено для фитофагов хвойных видов [Zvereva, Kozlov, 2010]. До 1990-х гг. господствовало представление об увеличении обилия филофагов в окрестностях точечных источников промышленных выбросов [Alstad et al., 1982; Heliövaara, Väisänen, 1993]. Последующие работы показали, что этот вывод нельзя считать универсальным: документированы случаи не только положительной, но и отрицательной реакции, а также ее отсутствия [Kozlov et al., 2009; Zvereva, Kozlov, 2010]. Это определяет важность поиска причин такого разнообразия реакций насекомых-филофагов, для чего необходимо накопление большего количества информации – как в отношении разных видов деревьев-хозяев, так и разных импактных регионов. Особое внимание в таком поиске должно быть уделено анализу изменчивости поврежденности в разных пространственных масштабах – индивидуальной, биотопической, локальной, географической [Богачева, 1990]. Кроме того, важны прямые сопоставления (т. е. в пределах одного района) трофической активности филофагов, заселяющих разные виды деревьев-хозяев.

Район воздействия Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ) хорошо исследован в отношении реакции на загрязнение многих групп беспозвоночных: герпетобионтов [Ермаков, 2004; Бельская, Зиновьев, 2007], геобионтов [Воробейчик, 1998; Воробейчик и др., 1994, 2012], хортобионтов [Нестерков, Воробейчик, 2009; Нестерков, 2013], некробионтов [Ермаков, 2013]. Однако реакции дендробионтов подробно документированы только в отношении филофагов осины [Бельская, Воробейчик, 2013]. Трофическая активность филофагов березы в районе воздействия СУМЗ охарактеризована на основе только регистрации экстенсивности повреждения и только в один год [Kozlov et al., 2009].

Особо следует подчеркнуть важность многолетних наблюдений, поскольку только на их основе можно надежно оценить эффект загрязнения, вычленив его из действия множества других факторов. Такого рода работы становятся особенно востребованными в контексте проблемы анализа возможного восстановления экосистем после снижения промышленных выбросов. Во-первых, они

формируют “точку отсчета” для последующих мониторинговых исследований, во-вторых, регистрация в течение нескольких лет позволяет оценить масштаб межгодовой изменчивости, что необходимо для вычленения долговременных трендов на фоне кратковременных флуктуаций.

Цель данной работы – анализ изменения трофической активности филофагов березы в градиенте загрязнения территории выбросами Среднеуральского медеплавильного завода.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Поврежденность листьев березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) учитывали в 2005, 2006 и 2008 гг. в районе действия Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), расположенного на окраине г. Ревды (Свердловская обл.), в 50 км к западу от Екатеринбурга. СУМЗ – одно из крупнейших предприятий цветной металлургии России; действует с 1940 г., выбрасывая в атмосферу оксиды серы, азота, соединения фтора и полиметаллическую пыль (Cu, Pb, Cd, Zn, Fe и др.). Максимальный уровень эмиссии приходился на 1980-е гг., достигая 140–200 тыс. т/год [Юсупов и др., 1999]. Начиная с конца 1990-х гг. выбросы постепенно снижались: в 2005 г. они составили 27,5 тыс. т, в 2008 г. – 24,1 тыс. т [О состоянии..., 2006, 2009]. По содержанию металлов в почве и снеге, а также состоянию высшей растительности ранее выделены три зоны загрязнения: импактная – до 3 км к западу от источника загрязнения, буферная – от 3 до 7 км, фоновая – далее 7 км [Воробейчик и др., 1994].

Сбор материала проводили на трех участках на разном удалении от завода, каждый площадью около 10 га. На всех участках представлен осиново-березовый лес разных растительных ассоциаций: в фоновой (27 км к западу от СУМЗ) и буферной (6 км к западу) зонах – разнотравно-вейниковый, в импактной зоне (1 км к юго-западу) – полевицевый. На каждом участке случайно выбирали по 30 одиночно стоящих (как правило, вдоль лесных дорог и просек) хорошо освещенных деревьев приблизительно одинаковой высоты (5–10 м). В пределах участка деревья рас-

полагались на расстоянии не менее 10–20 м друг от друга; конкретные деревья в разные годы не совпадали. В конце июля – начале августа (т. е. тогда, когда листья аккумулировали повреждения, нанесенные основной массой насекомых за весну и первую половину лета) с южной стороны каждого дерева на высоте 1,5–2,0 м срезали по одной ветви длиной 20–30 см (в среднем около 40 листьев), которые анализировали в лаборатории. Такая схема отбора выбрана для снижения вариабельности поврежденности листьев, связанной с различиями микроклимата в пределах участка и кроны дерева, а также уменьшения опосредованного влияния загрязнения через изреживание древостоя в импактной зоне. Сбор материала и все оценки поврежденности проведены одним учетчиком. За три года проанализировали 9282 листа с 270 деревьев.

Выделяли три типа повреждений: 1) выедание тканей и жилок листа; 2) скелетирование; 3) мины. Результаты учета галлов в данной работе не рассматриваются (т. е. лист с галлами без других повреждений считался неповрежденным). Для каждого листа визуально определяли балл интенсивности изъятия дифференцированно по трем типам повреждений. Использовали шкалу И. А. Богачевой [1979]: 0 – неповрежденный лист; 1 – в листе одно небольшое отверстие; 2 – до трех более крупных отверстий или несколько мелких; 3 – несколько крупных отверстий, захватывающих основные жилки листа; 4 – множественные повреждения, изъято не более 50 % площади листа; 5 – изъято более 50 %; 6 – изъято 100 % (остался один черешок). Балл повреждений второго и третьего типов определяли по этой же шкале с учетом размера площади скелетирования или мины. Первый тип повреждения принадлежит исключительно открытоживущим филлофагам, третий – минерам. Повреждения второго типа наносят как открытоживущие личинки, так и питающиеся на поверхности листа в укрытиях, в том числе меняющие образ жизни в течение индивидуального развития. Личинки младших возрастов таких видов питаются в мине, старших – на поверхности листа в укрытиях.

Для определения соотношения между баллом и относительной площадью изъятия ли-

стовой пластинки отбирали листья со степенью повреждения, соответствующей 1–4 баллам с максимально сохранившимся контуром, которые сканировали после гербаризации. Изображения обрабатывали с использованием программы SIAMS PHOTOLAB (<http://www.siams.com>), оценивая для каждого листа его общую площадь, суммарную площадь изъятия и долю изъятия. Поскольку листья с пятым баллом представлены отдельными фрагментами, изъятие рассчитывали как разницу между средней площадью неповрежденного листа и площадью фрагмента. В дальнейших расчетах использовали среднюю величину изъятия (среднее \pm ошибка): 1 балл – $0,8 \pm 0,1$ % ($n = 32$), 2 – $2,2 \pm 0,2$ % ($n = 53$), 3 – $10,6 \pm 0,8$ % ($n = 31$), 4 – $35,8 \pm 4,7$ % ($n = 14$), 5 – $84,9 \pm 1,9$ % ($n = 9$).

При анализе данных во всех случаях экспериментальной единицей считали дерево. Рассматривали три показателя поврежденности: общее изъятие (C , доля площади изъятия с учетом всех проанализированных листьев, как поврежденных, так и неповрежденных), экстенсивность (E , доля поврежденных листьев, независимо от степени повреждения), интенсивность (S , доля площади изъятия листовой пластинки только у поврежденных листьев). Оценивали как суммарную поврежденность (весь комплекс филлофагов), так и дифференцированно по двум группам (листогрызущие и минеры). Разделение филлофагов на указанные группы провели на основе образа жизни личинок: первая группа включает преимущественно насекомых, питающихся на поверхности листьев (открытоживущих и использующих укрытия), вторая – скрытоживущих насекомых. Повреждения филлофагами со смешанным образом жизни распределялись между двумя группами также в соответствии с образом жизни личинок: повреждения личинками младших возрастов, живущих в минах, отнесли к минерам, повреждения этих же личинок после выхода из мины (скелетирование поверхности листа в укрытии) – к листогрызам.

Для сравнения значений поврежденности между участками и годами использовали двухфакторный дисперсионный анализ с поправкой Уайта–Хьюбера на неоднородность дисперсий, алгоритм НСЗ [Long, Ervin, 2000]. Множественные сравнения выполнили по

Концентрации (мкг/г) металлов в листьях березы (валовое содержание) и в лесной подстилке (подвижные формы) на разном удалении от завода

Металл	Расстояние до завода, км		
	27	6	1
Листья (данные 2008 г.)			
Cu	5,2 ± 0,2**	10,2 ± 0,3**	74,9 ± 4,1
Pb	2,9 ± 0,3**	20,2 ± 0,8**	263,9 ± 43,5
Fe	141,8 ± 4,0**	145,6 ± 5,2**	508,8 ± 29,7
Zn	311,1 ± 13,0**	698,7 ± 33,6**	1124,7 ± 7,1
Cd	0,7 ± 0,01**	1,6 ± 0,1**	5,9 ± 0,6
Лесная подстилка (данные 2004 г.)			
Cu	18,7 ± 0,5**	867,5 ± 69,5*	3787,9 ± 266,3
Pb	46,1 ± 1,9**	676,2 ± 23,8*	2157,6 ± 91,1
Fe	898,2 ± 100,9**	1809,9 ± 107,3**	5003,4 ± 481,0
Zn	310,5 ± 8,2**	798,4 ± 48,0*	1884,9 ± 90,0
Cd	2,6 ± 0,1**	23,6 ± 1,1	38,2 ± 1,8

П р и м е ч а н и е. Приведено среднее ± ошибка; учетные единицы: для подстилки – образец ($n = 30$), для листьев – дерево ($n = 30$). Значимость отличия от импактного участка: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$ (множественные сравнения по Тьюки).

Тьюки, разделение дисперсии на компоненты – по Снедекору. Для оценки изменчивости показателей использовали коэффициенты вариации, которые сравнивали по z -критерию – аналогу t -критерия Стьюдента [Zar, 2010]. В дополнение к дисперсионному анализу для оценки степени влияния загрязнения использовали величину эффекта (effect size, ES) по Хеджесу [Borenstein et al., 2009]: при усреднении по годам использовали модель со случайными эффектами; доверительные интервалы определены бутстрепом (10 тыс. повторений); значимость межгодовой гетерогенности (Q) оценена с использованием критерия χ^2 (расчеты выполнены в программе MetaWin 2.0).

Для оценки содержания металлов в листьях одновременно с учетом поврежденности в 2008 г. с тех же деревьев отбирали по 10 листьев с дерева, удаляли черешки и сушили при температуре 60 °С. Листья с одного дерева составляли одну смешанную пробу. Пробы (около 0,1 г воздушно-сухой массы) озоляли в смеси 7 мл концентрированной HNO_3 и 1 мл деионизированной H_2O в тефлоновых стаканах в системе для микроволнового разложения MWS-2 (Berghof, Германия).

Загрязнение лесной подстилки оценивали в 2004 г.: на каждом участке отобрали по 30 равномерно размещенных по площади проб. Экстрагирование подвижных форм металлов выполнили 5%-ным HNO_3 (отношение подстилки к экстрагенту равно 1 : 10, время экстракции – сутки после однократного встряхивания). Концентрации металлов (Cu, Pb, Cd, Zn, Fe) измерили на атомно-абсорбционном спектрометре AAS 6 vario (Analytik Jena, Германия). Наша лаборатория аккредитована на техническую компетентность (аттестат РОСС.RU0001.515630). Всего проанализировано по 90 образцов листьев и лесной подстилки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Загрязненность территории, оцененная по содержанию тяжелых металлов в листьях березы и лесной подстилке, возрастала по мере приближения к источнику выбросов (табл. 1). Увеличение концентраций в листьях отмечено как для биогенных (Cu, Zn, Fe), так и для токсичных (Pb, Cd) элементов. Как и следовало ожидать, содержание металлов в лесной подстилке существенно выше, чем

Показатели суммарной (среднее ± ошибка) поврежденности листьев березы в разные годы и на разном удалении от СУМЗа

Год	Удаление от завода, км		
	27	6	1
Общее изъятие, %			
2005	5,9 ± 0,7*	10,0 ± 1,7*	0,9 ± 0,2
2006	2,7 ± 0,3*	3,8 ± 0,6*	0,7 ± 0,1
2008	4,6 ± 1,0	5,0 ± 0,6*	1,5 ± 0,2
AVG	4,4 ± 0,9 (36,2)	6,2 ± 1,9 (52,8)	1,0 ± 0,2 (40,4)
Экстенсивность, %			
2005	76,7 ± 3,2**	76,4 ± 3,2**	19,1 ± 2,6
2006	68,0 ± 3,5**	72,7 ± 3,9**	32,4 ± 3,4
2008	74,2 ± 3,5**	84,9 ± 2,9**	51,8 ± 3,6
AVG	73,0 ± 2,6 (6,1)	78,0 ± 3,6 (8,0)	34,4 ± 9,5 (47,8)
Интенсивность, %			
2005	7,5 ± 0,9	12,2 ± 1,8*	5,1 ± 1,3
2006	3,9 ± 0,4	4,9 ± 0,5*	2,1 ± 0,2
2008	5,7 ± 1,1	5,6 ± 0,6*	3,0 ± 0,4
AVG	5,7 ± 1,0 (31,7)	7,6 ± 2,3 (53,8)	3,4 ± 0,9 (45,5)

П р и м е ч а н и е. Учетная единица для каждого года исследования – дерево ($n = 30$). AVG – среднее ± ошибка между годами ($n = 3$), в скобках – коэффициент вариации (%), характеризующий межгодовую изменчивость. Значимость отличия от импактного участка: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$ (множественные сравнения по Тьюки).

в листьях. Для обоих субстратов наиболее выражено превышение фоновых уровней в импактной зоне. Концентрация меди в подстилке импактной зоны превышает фоновый уровень в 203 раза, свинца – в 47 раз, кадмия – в 15 раз, железа и цинка – в 6 раз. В листьях превышение фоновых уровней меньше для цинка и железа (в 3,6 раза), кадмия (в 8,4 раза) и меди (в 14,4 раза), но больше для свинца (в 91 раз).

Параметры суммарной поврежденности листьев березы насекомыми-филлофагами при разных уровнях загрязнения представлены в табл. 2. Различия общего изъятия кормового субстрата между участками градиента значимы ($F_{(2;261)} = 71,3$; $p < 0,0001$). Снижение величины общего изъятия на импактной территории по сравнению с фоновым и буферным участками (в 3,1–11,1 раза) наблюдали каждый год. В 2005 г. значимо различались только буферный и импактный участки. Фоновый и буферный участки из года в год почти не различались между собой. Не

обнаружено значимых различий коэффициентов вариации общего изъятия между зонами.

Различия общего изъятия между годами значимы ($F_{(2;261)} = 7,9$; $p = 0,0005$), также значимо взаимодействие “зона загрязнения × год” ($F_{(4;261)} = 5,9$; $p = 0,0001$). На фоновом и буферном участках различия значимы между максимальным значением показателя, отмеченным в 2005 г. и минимальным, отмеченным в 2006 г., на импактном участке – между 2008 г. (максимальная поврежденность) и 2006 г. (минимальная).

Экстенсивность повреждения зависела как от зоны ($F_{(2;261)} = 182,3$), так и от года ($F_{(2;261)} = 15,0$; $p < 0,0001$), также значимо взаимодействие этих факторов ($F_{(4;261)} = 8,3$; $p < 0,0001$). Из года в год доля поврежденных листьев была ниже в 1,4–4,0 раза на импактной территории по сравнению с фоновым и буферным участками. Максимальное значение экстенсивности на фоновом участке отмечено в 2005 г., буферном и импактном участках – в

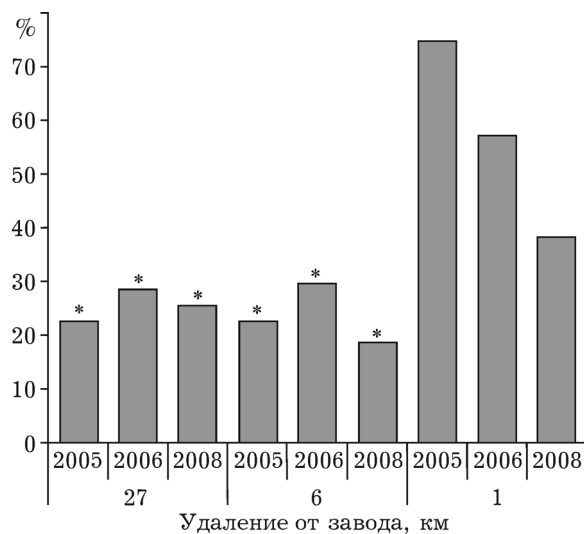


Рис. 1. Коэффициент вариации (%) экстенсивности повреждения листьев березы на разном удалении от завода.

Учетная единица для каждого года – дерево ($n = 30$).
* – значимость отличий от импактного участка ($p < 0,01$) (парные сравнения по z -критерию)

2008 г.; минимальные значения на фоновом и буферном участках – в 2006 г., на импактном – в 2005 г.

Снижение экстенсивности повреждения листьев в импактной зоне сопровождалось увеличением относительной вариабельности между деревьями: коэффициент вариации в импактной зоне был значимо выше (в 1,5–3,3 раза) по сравнению с фоновой и буферной зоной во все годы (рис. 1).

Интенсивность повреждений также зависела от зоны загрязнения ($F_{(2;261)} = 28,6$) и года ($F_{(2;261)} = 16,7$; $p < 0,0001$), но взаимодействие факторов незначимо ($F_{(4;261)} = 1,2$; $p = 0,304$). Каждый год наблюдали снижение интенсивности на импактном участке по сравнению с буферным и фоновым участками (в 1,5–2,4 раза). Наиболее высокие значения интенсивности на всех участках отмечены в 2005 г., самые низкие – в 2006 г. Превышение вариабельности этого показателя в импактной зоне над фоновым значением отмечено только в 2005 г. ($z = 2,3$, $p < 0,05$).

Сравнение двух наиболее контрастных по уровню загрязнения участков – фоновому и импактному – по величине эффекта (ES) четко продемонстрировало негативное влияние загрязнения на все показатели поврежден-

ности (95%-ный доверительный интервал во всех случаях не включает ноль). Обобщенный по всем годам показатель ES составил: $-1,37$ (доверительный интервал $-1,74...-0,79$) для общего изъятия, $-2,20$ ($-3,65...-1,16$) для экстенсивности, $-0,70$ ($-1,10...-0,41$) для интенсивности (во всех случаях эффект однороден во времени ($Q = 1,9-2,4$; $p = 0,299-0,364$)).

Дифференцированный анализ поврежденности выполнен на основе деления филлофагов на две группы – листогрызущих и минеров. В районе исследований наиболее распространены повреждения, наносимые листогрызущими насекомыми. Минеры изымали (в среднем за три года) $0,2 \pm 0,1$, $0,3 \pm 0,1$ и $0,1 \pm 0,1$ % поверхности листьев березы в фоновой, буферной и импактной зонах соответственно (при экстенсивности повреждения 10 ± 4 , 16 ± 8 и 5 ± 2 % соответственно). Для листогрызущих филлофагов соответствующие показатели составили: изъятие – $4,2 \pm 0,9$, $5,9 \pm 1,9$, $0,9 \pm 0,2$, экстенсивность – $70,2 \pm 2,8$, $74,6 \pm 3,1$ и $31,7 \pm 8,8$ соответственно. Экстенсивность повреждения филлофагами со смешанным образом жизни оказалась очень небольшой: в фоновой зоне она составляла 0,1 %, буферной – 0,8, импактной – 0,3 %.

Обе группы однонаправленно реагировали на загрязнение. На сильно загрязненном участке значимо снижались экстенсивность ($F_{(2;261)} = 176,7$; $p < 0,0001$), интенсивность ($F_{(2;261)} = 28,0$; $p < 0,001$) и общее изъятие ($F_{(2;261)} = 61,1$; $p < 0,0001$) листогрызущими насекомыми, экстенсивность ($F_{(2;261)} = 8,0$; $p = 0,0004$) и общее изъятие ($F_{(2;261)} = 24,3$; $p < 0,0001$) минерами.

Вариабельность экстенсивности повреждений минерами на фоновом участке оказалась значительно выше по сравнению с таковой листогрызущих насекомых ($z = 5,1$; $p < 0,001$ в 2005 г.; $z = 3,9$; $p < 0,001$ в 2006 и 2008 гг.). На импактном участке отмеченная закономерность сохранялась, но различия между этими группами снижались из-за увеличения коэффициента вариации для листогрызов по сравнению с фоновым участком ($z = 4,9$; $p < 0,001$ в 2005 г.; $z = 3,0$; $p = 0,01$ в 2006 г.; в 2008 г. – незначимо, $z = 1,4$; $p > 0,05$) и отсутствия значимых различий коэффициента вариации экстенсивности повреждения минерами между фоновым и импактным участками.

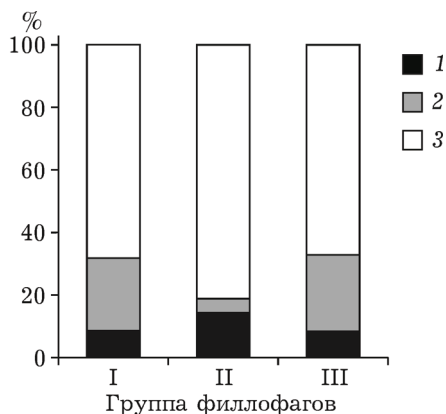


Рис. 2. Компоненты дисперсии общего изъятия площади листьев листогрызущими филлофагами (I), минерами (II) и обеими группами (III). 1–3 – дисперсия, обусловленная различием между: 1 – годами, 2 – участками градиента, 3 – остаточная

Различия между участками градиента имели большее значение для листогрызущих насекомых, объясняя 23 % дисперсии общего изъятия, но не для минеров (5 %) (рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Высокое содержание тяжелых металлов в почве и листьях березы импактной зоны определяет большую величину токсической нагрузки на древесную растительность и насекомых-филлофагов. Это позволяет интерпретировать наблюдаемые изменения трофической активности комплекса филлофагов как результат прямого или косвенного воздействия загрязнения от выбросов завода. Снижение всех показателей поврежденности листьев березы на импактном участке согласуется с выводом М. В. Козлова с соавт. [Kozlov et al., 2009] об отрицательном в целом влиянии промышленного загрязнения на трофическую активность филлофагов, который базируется на мета-анализе собственных результатов цитированных авторов по 18 источникам выбросов (от 1 до 6 видов деревьев или кустарничков в районе воздействия каждого источника, всего 51 эффект). Аналогичное нашему случаю уменьшение доли поврежденных листьев зарегистрировано в 7 случаях из 18 – возле алюминиевых заводов в Братске, Надвоице, Страумсвике и Волхове, медеплавильных – в Харьявалте и Карабаше, железообогатительного – в Ко-

стомушке [Kozlov et al., 2009]. В мета-анализе, базирующемся на количественном обобщении большого массива литературных данных, сделано противоположное заключение – о положительном в целом влиянии загрязнения на насекомых-фитофагов [Zvereva, Kozlov, 2010]. В определенной степени этот вывод может быть следствием погрешностей в методологии исследований, связанных с проблемой псевдоповторностей и субъективным подбором сравниваемых участков [Zvereva, Kozlov, 2010], но в любом случае он свидетельствует о значительном разнообразии спектра реакций рассматриваемой группы на промышленное загрязнение.

В нашей работе [Бельская, Воробейчик, 2013] мы подробно обсуждали возможные причины снижения поврежденности листьев осины (*Populus tremula* L.) в условиях высокой токсической нагрузки, среди которых упоминали прямое токсическое действие металлов на насекомых, ухудшение качества корма, изменение взаимоотношений между филлофагами и их естественными врагами, трансформацию фитоклиматических условий. Уменьшение всех показателей поврежденности листьев березы в градиенте загрязнения выбросами СУМЗ совпадает с трендом для осины, что указывает на сходство механизмов действия поллютантов на комплексы филлофагов этих двух видов деревьев.

Мы отметили, что реакцию всего комплекса филлофагов осины на загрязнение в окрестностях СУМЗ определяют листогрызущие насекомые – как в силу их большего вклада во все показатели поврежденности, так и большей чувствительности к загрязнению по сравнению с минерами. Данное утверждение справедливо и для филлофагов березы: листогрызущие насекомые сильнее реагируют на загрязнение, чем минеры. Причины различной чувствительности рассматриваемых групп филлофагов к воздействию внешних факторов подробно описаны в литературе и, в первую очередь, объясняются разным типом питания и образом жизни [Баранчиков, Ермолаев, 1998; Koricheva et al., 1998; Pincebourde, Casas, 2006; Mulder, Breure, 2006; Vehvilaäinen et al., 2007; Cornelissen et al., 2008]. Влияние года на все показатели суммарной поврежденности хотя и

значимо, но невелико (вклад межгодовых различий в дисперсию общего изъятия составляет менее 10 %).

Хорошо известно, что уровень повреждения листьев филлофагами во многом зависит от характеристик биотопа, в первую очередь, состава и густоты древостоя, определяющих фитоклимат [Воронцов, 1963; Богачева, 1990; Yarnes, Boecklen, 2005]. При большом количестве разнородных участков и отсутствии строгой стандартизации при отборе деревьев пространственная изменчивость поврежденности увеличивается, что может нивелировать эффект загрязнения. Возможно, поэтому М. В. Козлов с соавт. [Kozlov et al., 2009], исследовавшие в 2003 г. трофическую активность филлофагов березы пушистой в окрестностях СУМЗ, не обнаружили зависимости поврежденности листьев ни от содержания в них тяжелых металлов, ни от расстояния до завода. В цитируемой работе обследовалось 10 участков в градиенте загрязнения, которые сильно различались по составу древостоя; кроме того, учеты проводили на небольших выборках деревьев (по 5 шт.), расположенных в центре участка, т. е. в типичных для конкретного биотопа условиях фитоклимата, который, скорее всего, также сильно различался. Мы же попытались свести к минимуму локальную изменчивость, выбрав участки леса, сходные по видовому составу древостоя, и обследуя только хорошо освещенные одиночные деревья. Реализация такого подхода позволила более четко вычленить влияние загрязнения среди эффектов других факторов и показала, что различия между участками (т. е. между разными уровнями промышленного загрязнения) определяют почти четверть дисперсии общего изъятия.

В нашей работе акцент сделан на индивидуальной изменчивости, характеризующей различия между отдельными деревьями: мы обследовали небольшое количество участков леса, но учеты проводили на больших площадях (т. е. во многих точках участка) и на большом количестве деревьев. В результате выявлен еще один феномен – увеличение относительного варьирования (коэффициент вариации) экстенсивности повреждения листьев между деревьями в градиенте загряз-

нения. Увеличение коэффициента вариации отчасти отражает снижение средней экстенсивности на импактном участке, тем не менее причина данного феномена не только в этом: среднее квадратическое отклонение хотя и снижается от фоновой зоны к импактной (см. табл. 2), но в значительно меньшей степени, чем среднее, что и приводит к росту величины относительного варьирования.

Логично предположить наличие положительной связи между изменчивостью поврежденности листьев и изменчивостью морфологических, физиологических и биохимических параметров деревьев-хозяев, определяющих качество корма для филлофагов. Известно, что в неблагоприятных условиях, в том числе при промышленном загрязнении, увеличивается вариабильность морфологических признаков березы повислой (*Betula pendula* Roth) и пушистой (*B. pubescens* Ehrh.) [Махнев, Мамаев, 1975; Васфилов, 1988; Franiel, Więski, 2005]. Повышение морфологической изменчивости может быть не связано с увеличением генетического разнообразия в популяциях березы. По крайней мере, у березы бумажной (*B. papyrifera*) в условиях загрязнения почв тяжелыми металлами не установлено положительной связи между генетическим разнообразием и содержанием металлов в почве и листьях [Theriault et al., 2013]. Без специальных исследований невозможно определить, за счет изменения каких именно характеристик деревьев увеличивается изменчивость поврежденности их листьев на сильно загрязненных территориях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной работе оценено влияние промышленного загрязнения на трофическую активность насекомых-филлофагов березы пушистой в районе воздействия Среднеуральского медеплавильного завода. Показано, что уровень загрязнения объясняет около четверти дисперсии общего изъятия. Ведущая роль в реакции всего комплекса филлофагов принадлежит листогрызущим насекомым, повреждающим большую долю и изымающим большую площадь листьев по сравнению с минерами. Установлено, что доля поврежденных листьев и общая площадь

изъятия существенно снижаются на импактном участке по сравнению с фоновым, тогда как относительное варьирование поврежденности увеличивается. Повышение изменчивости доли поврежденных листьев между деревьями при высоком уровне загрязнения может быть связано с увеличением изменчивости морфологических, физиологических и биохимических параметров деревьев.

При изучении филофагов в условиях промышленного загрязнения важно стандартизировать подбор деревьев по условиям произрастания на сравниваемых участках, поскольку из-за высокой пространственной изменчивости трофической активности филофагов микробиотопические различия могут маскировать эффект загрязнения.

Авторы благодарят сотрудников Института экологии растений и животных М. В. Чибиряка – за помощь в освоении программы SIAMS PHOTOLAB, В. С. Микрюкова – за участие в анализе данных, Э. Х. Ахуну и А. В. Щепеткина – за проведение химических анализов. Мы признательны анонимному рецензенту за ценные замечания к первоначальному варианту статьи. Работа завершена при поддержке Программы фундаментальных исследований УрО РАН (12-М-23457-2041) и Программы развития ведущих научных школ (НШ-2840.2014.4).

ЛИТЕРАТУРА

- Баранчиков Ю. Н., Ермолаев И. В. Факторы динамики популяций насекомых-минеров // Энтомологические исследования в Сибири. Красноярск: КФ РЭО, 1998. Вып. 1. С. 4–32.
- Бельская Е. А., Воробейчик Е. Л. Реакция филофагов осины на выбросы Среднеуральского медеплавильного завода // Экология. 2013. № 2. С. 99–109.
- Бельская Е. А., Зиновьев Е. В. Структура комплексов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в природных и техногенно нарушенных лесных экосистемах на юго-западе Свердловской области // Сиб. экол. журн. 2007. Т. 16, № 4. С. 533–543 [Belskaya E. A., Zinovyev E. V. Structure of the Complexes of Carabid Beetles (Coleoptera, Carabidae) in Natural and Industry-Disturbed Forest Ecosystems in the South-West of the Sverdlovsk Region // Contemporary Problems of Ecology. 2007. Vol. 16, N 4. P. 533–543].
- Богачева И. А. Взаимоотношения насекомых-фитофагов и растений в экосистемах Субарктики. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 137 с.
- Богачева И. А. Упрощенный метод определения доли листовой поверхности, изъятая листогрызущими насекомыми // Применение количественных методов в экологии. Свердловск, 1979. С. 110–116.
- Васфилов С. П. Внутрипопуляционная изменчивость берез в условиях воздушного загрязнения: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1988. 228 с.
- Воробейчик Е. Л. Население дождевых червей (Lumbricidae) лесов Среднего Урала в условиях загрязнения выбросами медеплавильных комбинатов // Экология. 1998. № 2. С. 102–108.
- Воробейчик Е. Л., Ермаков А. И., Золотарев М. П., Тунева Т. К. Изменение разнообразия почвенной мезофауны в градиенте промышленного загрязнения // Russ. Entomol. J. 2012. Вып. 21, № 2. С. 203–218.
- Воробейчик Е. Л., Козлов М. В. Воздействие точечных источников эмиссии поллутантов на наземные экосистемы: методология исследований, экспериментальные схемы, распространенные ошибки // Экология. 2012. № 2. С. 83–91.
- Воробейчик Е. Л., Садыков О. Ф., Фарафонов М. Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
- Воронцов А. И. Биологические основы защиты леса. М.: Высш. шк., 1963. 324 с.
- Ермаков А. И. Изменение структуры населения жужелиц лесных экосистем под воздействием токсической нагрузки // Экология. 2004. № 6. С. 450–455.
- Ермаков А. И. Изменение комплекса некрофильных беспозвоночных под действием загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного завода // Там же. 2013. № 6. С. 463–470.
- Нестерков А. В. Реакция моллюсков луговых сообществ на выбросы Среднеуральского медеплавильного завода // Сиб. экол. журн. 2013. № 6. С. 891–899 [Nesterkov A. V. Reaction of Mollusk Population to Emissions from the Middle Ural Copper Smelter // Contemporary Problems of Ecology. 2013. Vol. 6, N 6. P. 667–673].
- Нестерков А. В., Воробейчик Е. Л. Изменение структуры населения беспозвоночных-хортобионтов под воздействием выбросов медеплавильного завода // Экология. 2009. № 4. С. 303–313.
- Махнев Ф. К., Мамаев С. А. Внутривидовая изменчивость березы на Урале в связи с проблемами систематики рода // Закономерности внутривидовой изменчивости лиственных древесных пород. Свердловск, 1975. С. 67–77.
- О состоянии окружающей природной среды и влиянии факторов среды обитания на здоровье населения Свердловской области в 2005 г.: Гос. доклад / Правительство Свердловской обл. и др. [Ред. совет Г. Ю. Пахальчак и др.]. Екатеринбург, 2006. 292 с.
- О состоянии окружающей природной среды и влиянии факторов среды обитания на здоровье населения Свердловской области в 2008 г.: Гос. доклад / Правительство Свердловской обл. и др. [Ред. совет А. Н. Александров и др.]. Екатеринбург, 2009. 364 с.
- Юсупов И. А., Луганский Н. А., Залесов С. В. Состояние искусственных сосновых молодняков в условиях аэропромвыбросов. Екатеринбург: УГЛТА, 1999. 185 с.
- Alstad D. N., Edmunds G. F., Weinstein L. H. Effects of air pollutants on insect populations // Annu. Rev. Entomol. 1982. Vol. 27. P. 369–384.
- Borenstein M., Hedges L. V., Higgins J. P. T., Rothstein H. R. Introduction to meta-analysis. Chichester: John Wiley & Sons, 2009. 421 p.

- Cornelissen T., Wilson F. G., Vasconcellos-Neto J. Size does matter: Variation in herbivory between and within plants and the plant vigor hypothesis // *Oikos*. 2008. Vol. 117. P. 1121–1130.
- Franiel I., Więski K. Leaf features of silver birch (*Betula pendula* Roth). Variability within and between two populations (uncontaminated vs Pb-contaminated and Zn-contaminated site) // *Trees*. 2005. Vol. 19. P. 81–88.
- Heliövaara K., Väisänen R. Insects and Pollution. Boca Raton etc.: CRC, 1993. 363 p.
- Koricheva J., Larsson S., Haukioja E. Insect performance on experimentally stressed woody plants: a Meta-Analysis // *Ann. Rev. Entomol.* 1998. Vol. 43. P. 195–216.
- Kozlov M. V., Zvereva E. L., Zverev V. E. Impacts of point polluters on terrestrial biota. Berlin etc.: Springer, 2009. 466 p.
- Long J. S., Ervin L. H. Using heteroscedasticity consistent standard errors in the linear regression model // *American Statistician*. 2000. Vol. 54. P. 217–224.
- Mulder C., Breure A. M. Impact of heavy metal pollution on plants and leaf-miners // *Environ. Chem. Lett.* 2006. Vol. 4. P. 83–86.
- Pincebourde S., Casas J. Multitrophic biophysical budgets: Thermal ecology of an intimate herbivore insect-plant interaction // *Ecol. Monographs*. 2006. Vol. 76. P. 175–194.
- Theriault G., Nkongolo K. K., Narendrula R., Beckett P. Molecular and ecological characterisation of plant populations from limed and metal-contaminated sites in Northern Ontario (Canada): ISSR analysis of white birch (*Betula papyrifera*) populations // *Chemistry and Ecology*. 2013. Vol. 29, N 7. P. 573–585.
- Vehviläinen H., Koricheva J., Ruohomaäki K. Tree species diversity influences herbivore abundance and damage: Meta-analysis of long-term forest experiments // *Oecologia*. 2007. Vol. 152. P. 287–298.
- Yarnes C. T., Boecklen W. J. Abiotic factors promote plant heterogeneity and influence herbivore performance and mortality in Gambel's oak (*Quercus gambelii*) // *Entomol. Exp. Appl.* 2005. Vol. 114, N 2. P. 87–95.
- Zar J. H. Biostatistical analysis. New Jersey: Pearson Education, 2010. 944 p.
- Zvereva E. L., Kozlov M. V. Responses of terrestrial arthropods to air pollution: a meta-analysis // *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2010. Vol. 17. P. 297–311.

Changes in the Trophic Activity of Leaf-Eating Insects in Birch along the Pollution Gradient near the Middle Ural Copper Smelter

E. A. BELSKAYA, E. L. VOROBICHIK

Institute of Plant and Animal Ecology, UB RAS
 620144, Yekaterinburg, 8 Marta str., 202
 E-mails: belskaya@i pae.uran.ru, ev@i pae.uran.ru

Foliar damage to white birch (*Betula pubescens*) caused by leaf-chewing insects and miners was assessed in 2005–2006 and in 2008 in the vicinity of a large copper smelter in the Middle Urals (Revda, Sverdlovsk oblast). The following indices were considerably smaller near the smelter than in the background and buffer zones: the overall leaf area removal (3–11 times), the proportion of damaged leaves (up to 4 times), and average area removed per damaged leaf (2 times). The effect size was similar for all the three parameters and remained stable with time. Both groups of pests showed lower trophic activity in the impact zone, but the effects of pollution for leaf-chewing insects were greater than for miners.

Key words: leaf-chewing insects, miners, white birch, trophic activity, copper smelter, industrial pollution, heavy metals, Middle Urals.