

УДК 574.4:[504.5:669.2/.8]

РЕАКЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ОСТЕПНЕННЫХ И ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ НА ВЫБРОСЫ КАРАБАШСКОГО МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА

© 2023 г. А. В. Нестерков^a, *, Д. В. Нестеркова^a

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

*e-mail: nesterkov@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 06.04.2023 г.

После доработки 03.06.2023 г.

Принята к публикации 18.07.2023 г.

По материалам 2014 г. оценена реакция сообществ беспозвоночных пойменных и остепненных лугов на выбросы Карабашского медеплавильного завода (основные поллютанты — SO_2 и тяжелые металлы). Вблизи завода в фитоценозах лугов обоих типов снижается фитомасса разнотравья (в 2–7 раз) и возрастает доля граминоидов (с 36–45 до 53–85%). Обилие беспозвоночных на лугах обоих типов меняется сходно: общее обилие снижается (в 1.4–2.9 раза), тогда как обилие всех трофических и большей части крупных таксономических групп не изменяется. Таксономическая структура беспозвоночных на пойменных лугах изменялась только в импактной зоне, а на остепненных — уже в буферной. Этот результат частично подтверждает выдвинутую гипотезу о том, что в сообществах пойменных лугов реакция на загрязнение выражена слабее, чем в остепненных.

Ключевые слова: фитофаги, зоофаги, цикадовые, пауки, двукрылые, фитомасса, техногенное загрязнение, тяжелые металлы, сернистый ангидрид

DOI: 10.31857/S0367059723060057, **EDN:** BLQOER

Население беспозвоночных яруса травостоя характеризуется высоким обилием и таксономическим богатством, в том числе из-за присутствия в нем элементов большинства других наземных ярусов. Тесная связь с травянистой растительностью, характерная для представителей яруса хотя бы на отдельных этапах жизненного цикла [1], дает возможность чутко реагировать даже на слабые стрессовые воздействия. Это позволяет рассматривать население травостоя как индикатор состояния сообществ беспозвоночных в целом.

Реакция природных сообществ беспозвоночных травостоя на техногенное загрязнение исследована чрезвычайно фрагментарно. Большая часть работ по этой теме выполнена нами в зоне действия Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ) на Среднем Урале [2–4], прочие исследования, включая зарубежные, единичны и посвящены накоплению металлов [5] или источникам загрязнения другого типа [6]. Совершенно не изучено население луговых беспозвоночных вблизи других крупных точечных источников, в том числе Карабашского медеплавильного завода (КМЗ), окрестности которого в 1996 г. были признаны зоной экологического бедствия [7].

В зоне действия КМЗ широко представлены первичные луга двух типов, различающихся ре-

жимом увлажнения и обусловленной этим структурой фитоценозов: пойменные (в низинах) и остепненные (на возвышенных элементах рельефа). Режим увлажнения, вероятно, способен существенно модифицировать реакцию сообществ беспозвоночных на загрязнение. Известно, что в аридных экосистемах именно доступность воды — основной лимитирующий фактор роста и развития растений [8, 9] и важный фактор для сообществ беспозвоночных [10, 11]. На остепненных участках с разреженной архитектурой травостоя режим увлажнения может иметь даже большее значение, чем состав и структура травянистого яруса [12]. Следовательно, недостаточное увлажнение может выступать дополнительным стрессором, усиливающим воздействие поллютантов как на растения, так и на беспозвоночных [13, 14].

Пойменные луга — экосистемы с высоким уровнем увлажнения — проявляют определенную специфику в условиях техногенного загрязнения. Накопление и распределение тяжелых металлов в поймах рек связано с промывным режимом, при котором поллютанты агрегируются с мелкодисперсным органическим осадком и активно переносятся по руслу [15]. Однако сведения о дальнейшем влиянии поллютантов на пойменные экосистемы противоречивы. С одной стороны,

именно пойменные луга могут выступать для переносимых по руслу токсикантов в качестве “ловушек”, в которых происходит осаждение и накопление токсичного осадка [15]. С другой, высокое содержание органики в осадке может снизить биодоступность тяжелых металлов [16]; кроме того, в присутствии свободных ионов (например, при закислении водоемов выбросами медеплавильного производства) металлы активнее сорбируются органическим материалом [15]. Действительно, в большинстве случаев в условиях пойменных лугов высокие концентрации металлов не оказывают влияния на структурные и функциональные параметры сообществ растений и разных групп беспозвоночных [17, 18].

Цель настоящей работы — изучить реакцию на техногенное загрязнение населения беспозвоночных двух типов первичных лугов, различающихся по режиму увлажнения. Поставлены следующие задачи: 1) исследовать состояние среды обитания беспозвоночных (проанализировав изменение фитомассы основных фракций травостоя рассматриваемых лугов); 2) изучить изменение обилия беспозвоночных (общего, основных трофических и наиболее крупных таксономических групп); 3) провести первичный анализ изменения таксономической структуры сообществ (на уровне обилия всех представленных семейств). Мы проверяем гипотезу о том, что в сообществах пойменных лугов реакция на загрязнение выражена слабее, чем в остепненных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена в районе Карабашского медеплавильного завода (КМЗ, ЗАО “Карабашмедь”), расположенного на территории г. Карабаш (Южный Урал, Челябинская обл.) и являющегося одним из крупнейших источников промышленного загрязнения в России. Завод был запущен в 1907 г., в 1989 г. производство было остановлено, а в 1998 г. возобновилось одновременно с началом модернизации. Общая масса выбросов в атмосферу КМЗ за период 1907–2004 гг. составила 14.3 млн т; на пике производства в 1970–1980 гг. выбросы достигали 210–290 тыс. т/год. Основной компонент выбросов — сернистый ангидрид, среди тяжелых металлов преобладают Zn, Pb, Cu, As. К настоящему времени уровень выбросов снижен до 5 тыс. т/год.

КМЗ расположен в облесенной, наименее возвышенной (300–600 м над ур. м.) части низкогорий Южного Урала, в подзоне предлесостепных сосново-березовых лесов. Климат умеренно континентальный со средней температурой января –12.5°C, июля +19.4°C, среднегодовым количеством осадков 540 мм. В 2014 г. выпало в среднем 512 мм осадков, из них в июне — 63 мм, июле — 160.5 мм,

августе — 17 мм; средняя температура июня составила +16.4°C, июля +14.4°C, августа +17.6°C.

Ключевые участки расположены в двух направлениях от КМЗ: северо-восточном (СВ) и южном (Ю) на первичных лугах размером 5–20 тыс. м², сформировавшихся в поймах малых рек (Сак-Элга, Тыелга и Большая Таловка) и на возвышенных элементах рельефа (южный склон, до 600 м над ур. м.). Участки распределены по трем зонам загрязнения: импактной (сильное загрязнение, 6 км СВ и 4 км Ю от КМЗ), буферной (слабое загрязнение, 14 км Ю) и фоновой (загрязнение на уровне регионального фона, 30 км Ю). Выбор направления СВ обусловлен отсутствием остепненных участков в импактной зоне к югу от завода. Границы зон загрязнения установлены на основе геоботанических описаний и определения содержания тяжелых металлов в лесной подстилке [19, 20]. Во флористическом составе луговой растительности всех зон загрязнения доминируют граминоиды — злаки и осоки. На пойменных лугах фоновой и буферной зон преобладает *Carex caespitosa* L., в импактной зоне ее замещает *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv. На остепненных лугах во всех зонах доминирует *Stipa pennata* L., в импактной зоне в число доминантов также входит *Echinops ruthenicus* Rochel. На остепненных лугах импактной зоны травостой значительно разрежен, имеются девегетированные участки. Все пойменные луговые участки в конце июня были частично выкошены; тур учетов в августе был приурочен к невыкошенной части лугов. Выпас скота повсеместно отсутствовал.

Беспозвоночные травостоя собраны с помощью модифицированного биоценометра Конакова—Онисимовой (площадь основания 0.25 м²) и портативного пылесоса с автономным источником питания. Каждая проба — результат однократной установки биоценометра с последующим сбором пылесосом всех попавших в него беспозвоночных и срезанием на уровне почвы всех травянистых растений. Исследование проведено в 2014 г. в два тура учетов, приуроченных ко второй половине июня (1-й тур) и августа (2-й тур). Пробные площади размером 25 × 25 м, по три в каждом типе луга, были расположены на расстоянии около 100 м друг от друга и удалены от границы леса. Конструкция биоценометра [21], а также методика и порядок сбора проб [2] подробно описаны ранее.

Объем выборки составил по 10 проб на пробную площадь за тур учета. Таким образом, всего было собрано 360 проб материала (10 проб × 3 пробные площади × 2 типа лугов × 3 зоны загрязнения × 2 тура учетов) и более 23400 экз. беспозвоночных. Для растений с точностью 0.1 г измерили общую воздушно-сухую массу и массу двух фракций — гра-

миноидов (злаки, осоки и ситниковые) и разнотравья.

В лабораторных условиях установили таксономическую принадлежность (до уровня семейств) и трофическую специализацию беспозвоночных. Всего рассмотрено 6 трофических групп: сосущие фитофаги, грызущие фитофаги, сосущие зоофаги, грызущие зоофаги, гемофаги и прочие (см. табл. S1).

Вся обработка данных выполнена в программной среде R [22]. В пределах каждого типа луга в каждой зоне загрязнения были рассчитаны среднее и стандартная ошибка (2 тура $\times$ 3 пробные площади; $n = 6$) для общей фитомассы и ее фракций, общего обилия, обилия основных трофических и наиболее крупных таксономических групп (табл. 1), а также обилия всех выявленных семейств (см. табл. S1). Для общей фитомассы и общего обилия беспозвоночных выполнен анализ влияния факторов “зона загрязнения”, “тип луга” и “тур учетов” на основе обобщенных линейных моделей (glm) в пакете car [23]. Для каждой пары факторов “зона загрязнения” и “тип луга” выполнен анализ влияния на фитомассу (общую и фракций) и обилие (общее, трофических и крупных таксономических групп) на основе обобщенных линейных моделей со смешанными эффектами (glmer): фиксированные факторы — зона загрязнения и тип луга, случайный фактор — пробная площадь; использован пакет LMERConvenienceFunctions [24]. На основе полученных результатов реализованы множественные сравнения с помощью критерия Тьюки в пакете multcomp [25]. Для фитомассы (общей и фракций) и обилия (общего, трофических и крупных таксономических групп) рассчитан размер эффекта техногенного загрязнения в буферной и импактной зонах относительно фоновой. Использован натуральный логарифм отношения откликов в варианте несмещенной оценки, предложенной для малых выборок и близких к нулю значений (LRR^A) в пакете SingleCaseES [26].

Стандартизированный индекс сухости (SPEI) рассчитан в пакете SPEI [27] для набора значений среднемесячной температуры воздуха и суммарного месячного количества осадков с января 1936 г. по декабрь 2015 г. по данным метеостанции г. Челябинска (WMO ID 28630, [28]), результаты визуализированы в пакете ggplot2 [29]. Индекс SPEI предназначен для учета соотношения осадков и потенциальной эвапотранспирации на любой территории в глобальном масштабе; значения индекса можно существенно уточнить при использовании данных местных метеорологических наблюдений за достаточно протяженный период (30–50 лет и более). Индекс позволяет оценить условия увлажнения в интересующий период (с точностью до месяца) по отношению к

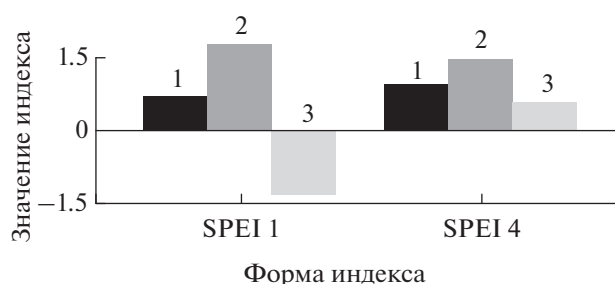


Рис. 1. Индекс SPEI в 2014 г.: SPEI 1 — рассчитан для каждого из летних месяцев: 1 — июнь, 2 — июль, 3 — август; SPEI 4 — суммарно для четырех месяцев (указанного и трех предшествующих). Значения SPEI выше 1.5 соответствуют избыточному увлажнению, ниже –1.5 засухе.

многолетнему среднему; значения SPEI выше 1.5 соответствуют избыточному увлажнению, ниже –1.5 засухе.

Для анализа таксономической структуры сообществ беспозвоночных (на уровне списка всех выявленных семейств со значениями обилия) в пакете pvclust [30] построена дендрограмма методом Варда на основе матрицы индексов несходства Брея-Кертиса. Достоверность расчета чисел поддержки (AU) определена с помощью перестановочного теста (100 тыс. перестановок).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Расчет индекса сухости SPEI показал, что июль 2014 г. был несколько переувлажнен по отношению к многолетнему среднему, однако суммарное количество осадков за весенний и летний периоды не выходило за пределы почти 80-летней нормы (рис. 1).

Реакция лугового травостоя на загрязнение. Общая фитомасса лугового травостоя различается на лугах разного типа ($p < 0.001$), в разных зонах загрязнения ($p = 0.048$) и между турами учетов ($p = 0.009$). Взаимодействие факторов “тип луга” и “зона” незначимо ($p = 0.529$); прочие взаимодействия значимы. Общая фитомасса травостоя на пойменных лугах выше, чем на остепненных: в фоновой и буферной зонах — в 1.6–1.7 раза, в импактной — в 2.3 раза. В градиенте загрязнения общая фитомасса сходна в пределах лугов одного типа, хотя в импактной зоне на остепненных лугах она имеет тенденцию к снижению (табл. 1, 2).

Фитомасса граминоидов на пойменных лугах также выше, чем на остепненных: в фоновой и буферной зонах — в 2.5–2.8 раза, в импактной — в 4.4 раза. В градиенте загрязнения в пределах лугов одного типа фитомасса граминоидов сходна, хотя на пойменных лугах демонстрирует явную тенденцию к увеличению (см. табл. 1, 2).

Таблица 1. Обилие беспозвоночных (экз/м²) и фитомасса растений (г/м²) в травостое исследуемых лугов

Трофическая группа/ Фракция фитомассы	Зона загрязнения и тип луга					
	фоновая		буферная		импактная	
	остепненный	пойменный	остепненный	пойменный	остепненный	пойменный
Беспозвоночные						
Общее обилие	154.0 ± 17.12 ^a	293.47 ± 24.56 ^b	191.27 ± 24.16 ^a	203.13 ± 15.16 ^a	65.07 ± 6.36 ^a	215.33 ± 25.16 ^b
Фитофаг сосущий:	100.27 ± 16.20 ^a	177.73 ± 25.76 ^a	106.73 ± 15.12 ^a	125.93 ± 10.80 ^a	49.0 ± 5.92 ^a	150.47 ± 23.56 ^b
Cicadinea phytophaga	44.60 ± 8.68 ^a	119.60 ± 22.40 ^b	71.20 ± 9.20 ^a	69.07 ± 6.40 ^a	34.13 ± 6.68 ^a	100.27 ± 21.88 ^b
Heteroptera	11.40 ± 0.60 ^a	7.53 ± 1.60 ^a	5.73 ± 0.96 ^a	3.67 ± 1.36 ^a	3.0 ± 0.68 ^a	6.93 ± 3.28 ^a
Diptera Brachycera	39.33 ± 8.64 ^a	42.60 ± 4.36 ^a	24.20 ± 7.72 ^a	37.07 ± 5.92 ^a	7.53 ± 0.72 ^a	31.60 ± 3.80 ^b
Фитофаг грызущий:	13.0 ± 2.64 ^a	29.40 ± 2.04 ^a	32.80 ± 7.16 ^a	28.53 ± 1.52 ^a	3.73 ± 1.40 ^a	26.07 ± 6.16 ^a
Coleoptera phytophaga	1.40 ± 0.32 ^a	1.0 ± 0.24 ^a	1.07 ± 0.20 ^a	0.53 ± 0.20 ^a	0.27 ± 0.08 ^a	0.33 ± 0.12 ^a
Diptera Nematocera	9.47 ± 2.32 ^a	22.40 ± 1.84 ^a	28.33 ± 6.68 ^a	24.73 ± 2.36 ^a	3.13 ± 1.36 ^a	24.20 ± 6.20 ^b
Gastropoda	—	4.20 ± 1.0	—	2.40 ± 1.04	—	—
Зоофаг сосущий:	6.33 ± 1.60 ^a	26.20 ± 3.88 ^a	19.60 ± 3.92 ^a	16.13 ± 3.0 ^a	4.07 ± 0.92 ^a	17.80 ± 1.40 ^a
Heteroptera zoophaga	1.80 ± 0.84 ^a	4.07 ± 1.0 ^a	1.27 ± 0.32 ^a	0.47 ± 0.12 ^a	1.27 ± 0.28 ^a	0.20 ± 0.12 ^a
Aranei	4.53 ± 1.04 ^a	22.07 ± 3.60 ^b	18.33 ± 3.72 ^a	15.67 ± 3.0 ^a	2.47 ± 0.64 ^a	17.60 ± 1.48 ^b
Зоофаг грызущий:	1.27 ± 0.24 ^a	1.33 ± 0.60 ^a	1.60 ± 0.48 ^a	0.20 ± 0.12 ^a	0.40 ± 0.24 ^a	0.47 ± 0.20 ^a
Coleoptera zoophaga	1.13 ± 0.20 ^a	0.73 ± 0.36 ^a	1.40 ± 0.36 ^a	0.20 ± 0.12 ^a	0.33 ± 0.24 ^a	0.47 ± 0.20 ^a
Opiliones	—	0.20 ± 0.12	—	—	—	—
Гемофаг	12.13 ± 6.32 ^a	35.30 ± 14.3 ^b	11.0 ± 3.20 ^a	19.27 ± 4.20 ^a	0.27 ± 0.08 ^a	9.47 ± 2.04 ^a
Прочие группы	21.0 ± 4.04 ^a	23.50 ± 3.40 ^a	19.53 ± 4.88 ^a	13.07 ± 0.48 ^a	7.60 ± 0.56 ^a	11.07 ± 1.16 ^a
Травянистые растения						
Общая фитомасса	60.81 ± 6.83 ^a	94.75 ± 5.83 ^b	58.33 ± 7.06 ^a	96.55 ± 9.95 ^b	37.79 ± 4.64 ^a	87.76 ± 24.53 ^b
Граминоиды	22.52 ± 3.20 ^a	55.26 ± 11.95 ^b	21.27 ± 3.53 ^a	59.44 ± 12.83 ^b	18.65 ± 3.34 ^a	81.76 ± 25.57 ^b
Разнотравье	38.28 ± 4.13 ^a	39.49 ± 7.39 ^a	37.07 ± 4.43 ^a	37.11 ± 4.86 ^a	19.13 ± 2.29 ^a	6.0 ± 2.33 ^b
Доля граминоидов, %	37.23 ± 3.18 ^a	45.27 ± 8.25 ^b	35.81 ± 3.36 ^a	45.28 ± 8.0 ^b	53.37 ± 4.39 ^a	85.04 ± 4.61 ^b

Примечание. Учетная единица — пробная площадь. Приведено среднее ± стандартная ошибка для выборки из 3 пробных площадей × 2 тура учетов ($n = 6$). Прочерк — отсутствие группы. Буквенные надстрочные знаки — результаты множественных сравнений; одинаковые буквы означают отсутствие различий между остепненным и пойменным лугами для рассматриваемой группы в пределах зоны загрязнения.

Фитомасса разнотравья в фоновой и буферной зонах сходна на лугах разных типов, в импактной выше на остепненных лугах (в 3.2 раза). В градиенте загрязнения фитомасса разнотравья изменяется однотипно на пойменных и остепненных лугах: в фоновой и буферной зонах сходна, в импактной — снижена (в 6.6 и 2.0 раза соответственно, см. табл. 1, 2).

Доля граминоидов в общей фитомассе во всех зонах на пойменных лугах выше, чем на остепненных: в фоновой и буферной — в 1.2–1.3 раза, в импактной — в 1.6 раза. С приближением к заводу доля граминоидов изменяется однотипно на пойменных и остепненных лугах: в фоновой и буферной зонах сходна, в импактной — увеличена (в 1.9 и 1.4 раза соответственно, см. табл. 1, 2).

Эффект техногенного загрязнения в буферной зоне отсутствует как для общей фитомассы, так и для фитомассы фракций (рис. 2). В импактной зоне выявлен отрицательный эффект для общей фитомассы на остепненном лугу и для фитомассы разнотравья на лугах обоих типов.

Реакция беспозвоночных травостоя на загрязнение. Общее обилие беспозвоночных различается на лугах разных типов ($p < 0.001$), в разных зонах загрязнения ($p < 0.001$), но не подвержено влиянию тура учета ($p = 0.187$). При этом все варианты взаимодействия перечисленных факторов влияют на обилие значимо ($p < 0.001$). На пойменных лугах общее обилие в целом выше, чем на остепненных: в фоновой зоне — в 1.9 раза, в импактной — в 3.3 раза; в буферной зоне обилие не различается — как общее, так и для всех групп.

Таблица 2. Результаты множественных сравнений для обилия групп беспозвоночных травоядных и фитомассы фракций травянистой растительности между зонами загрязнения в пределах одного типа лугов

Трофическая группа/ Фракция фитомассы	Пары зон загрязнения и тип луга					
	фоновая—буферная		буферная—импактная		фоновая—импактная	
	остепненный	пойменный	остепненный	пойменный	остепненный	пойменный
Беспозвоночные						
Общее обилие	0.134	<0.001	<0.001	0.977	<0.001	<0.001
Фитофаг сосущий:	1.0	0.452	0.062	0.945	0.116	0.940
Cicadinea	0.031	<0.001	<0.001	0.039	0.695	0.594
Heteroptera phytophaga	0.561	0.730	0.872	0.828	0.114	1.0
Diptera Brachycera	0.184	0.973	0.008	0.964	<0.001	0.614
Фитофаг грызущий:	0.493	1.0	0.132	1.0	0.771	1.0
Coleoptera phytophaga	1.0	0.997	0.968	1.0	0.926	0.984
Diptera Nematocera	0.004	0.998	<0.001	1.0	0.281	0.999
Gastropoda	—	0.942	—	—	—	—
Зоофаг сосущий:	0.485	0.880	0.306	1.0	0.996	0.945
Heteroptera zoophaga	0.999	0.492	1.0	0.999	0.999	0.563
Aranei	0.012	0.786	0.004	0.998	0.929	0.950
Зоофаг грызущий:	1.0	0.982	0.983	1.0	0.993	0.994
Coleoptera zoophaga	1.0	0.988	0.939	0.999	0.972	1.0
Гемофаг	1.0	0.076	0.157	0.209	0.136	<0.001
Прочие группы	1.0	0.293	0.072	0.996	0.037	0.114
Травянистые растения						
Общая фитомасса	1.0	1.0	0.108	0.968	0.054	0.988
Граминоиды	1.0	0.997	0.996	0.188	0.976	0.061
Разнотравье	1.0	0.999	0.043	<0.001	0.027	<0.001
Доля граминоидов	1.0	0.995	0.018	<0.001	0.034	<0.001

Примечание. Приведены уровни значимости (p) для выборки из 3 пробных площадей $\times$ 2 тура учетов ($n = 6$). Прочерк означает отсутствие группы.

С приближением к источнику загрязнения общее обилие снижается как на пойменных лугах (в 1.4 раза, сходно в буферной и импактной зонах), так и на остепненных (2.9 раза в импактной зоне, сходно в фоновой и буферной) (см. табл. 1, 2). Эффект загрязнения на уровне общего обилия был отрицательным, кроме остепненных лугов в буферной зоне, где отмечена незначимая положительная тенденция (рис. 3).

Обилие трофических и крупных таксономических групп. Высокое обилие на пойменных лугах в фоновой зоне обусловлено цикадовыми (в 2.7 раза выше, чем на остепненных), пауками (в 4.9 раза) и группой гемофагов (в 2.9 раза). В импактной зоне на пойменных лугах обильны сосущие фитофаги (обилие в 3.1 раза выше, чем на остепненных), и в их составе — цикадовые (выше в 2.9 раза), короткоусые двукрылые-фитофаги (в 4.2 раза), кроме того — длинноусые двукрылые-фитофаги (в 7.7 раза) и пауки (в 7.1 раза) (см. табл. 1, 2). С приближением к заводу обилие рассмотренных групп демонстрирует раз-

личные тренды на лугах разных типов. На пойменных лугах обилие цикадовых сначала снижается (в буферной зоне — в 1.7 раза), а затем, в импактной зоне, увеличивается до фоновых значений. На остепненных лугах обилие цикадовых в буферной зоне, напротив, увеличивается в 1.6 раза, а в импактной зоне снижается до фонового уровня. Обилие короткоусых двукрылых-фитофагов на пойменных лугах было сходно во всем градиенте загрязнения, на остепненных — в фоновой и буферной зонах сходно, а в импактной снижено в 5.2 раза. Обилие длинноусых двукрылых-фитофагов на пойменных лугах также было сходно во всех зонах, тогда как на остепненных в буферной зоне увеличено в 3.0 раза, а в импактной снижено в 3.0 раза. Аналогичная тенденция отмечена у пауков (обилие на остепненных лугах в буферной зоне увеличено в 4.0 раза, в импактной — снижено в 1.8 раза).

Эффект загрязнения для большей части рассмотренных трофических и таксономических групп отсутствовал или был отрицательным (см.

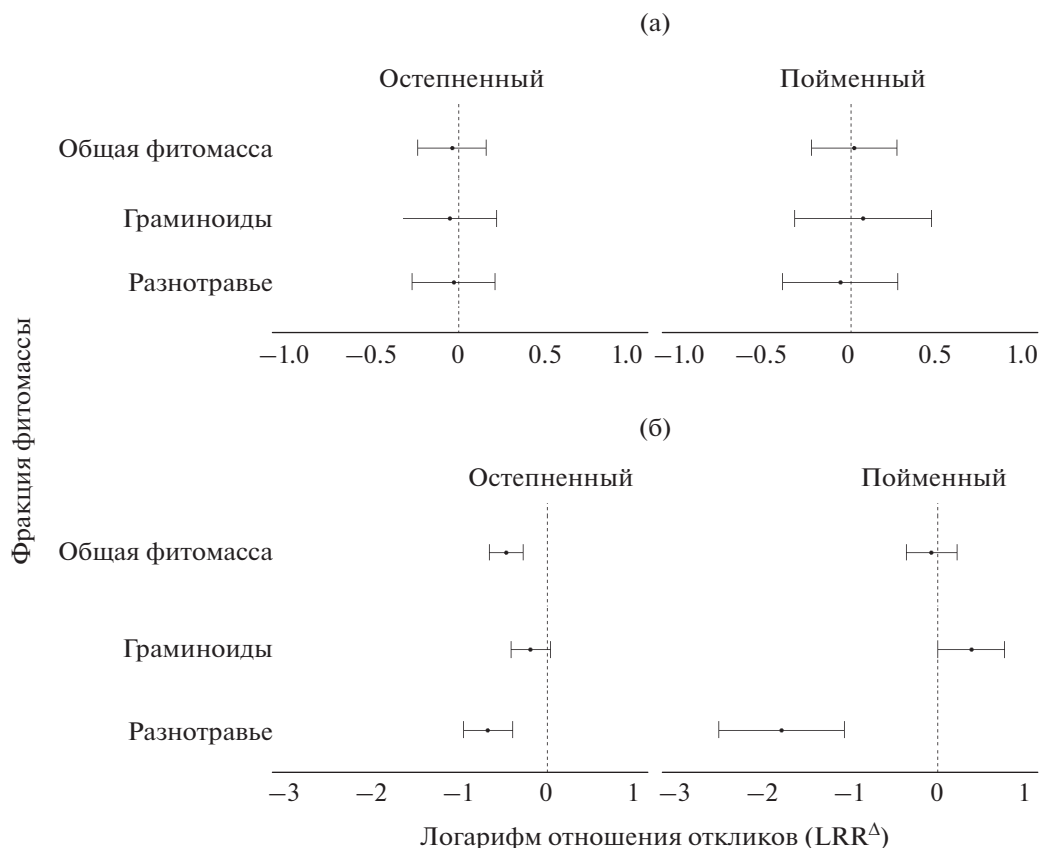


Рис. 2. Размер эффекта техногенного загрязнения для травянистых растений на остепненном и пойменном лугах в буферной (а) и импактной (б) зонах загрязнения. Горизонтальные линии — границы доверительного интервала.

рис. 3). Положительный эффект отмечен только на остепненных лугах буферной зоны для грызущих фитофагов (и относящихся к группе длинноусых двукрылых-фитофагов) и сосущих зоофагов (и пауков); незначимая положительная тенденция — для цикадовых.

Таксономическая структура беспозвоночных. При анализе таксономической структуры различия между типами лугов были больше, чем между зонами загрязнения. На пойменных лугах сообщества фоновой и буферной зон были сходны, но отличались от сообществ импактной зоны. На остепненных лугах более сходны были сообщества буферной и импактной зон, но отличались от сообществ фоновой (рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ индекса сухости SPEI не выявил выраженных погодных флуктуаций для рассматриваемой территории в 2014 г. Это позволяет расценивать полученные данные как “типичные” при описании состояния луговых сообществ.

Общая фитомасса травостоя в градиенте загрязнения на лугах обоих типов изменяется сходно, о чем свидетельствует отсутствие значимого взаимодействия факторов “тип луга” и “зона за-

грязнения”. Действительно, общая фитомасса и фитомасса граминоидов сходны во всех зонах загрязнения КМЗ; фитомасса разнотравья вблизи завода снижена, а доля граминоидов в общей фитомассе, наоборот, увеличена. При этом в импактной зоне на остепненных лугах выражен отрицательный эффект загрязнения для общей фитомассы, а на пойменных — тенденция к увеличению фитомассы граминоидов.

В динамике общего обилия беспозвоночных травостоя единый выраженный тренд отсутствует (все взаимодействия факторов “зона”, “тур” и “тип луга” значимы). Тем не менее с приближением к КМЗ общее обилие снижается: на пойменных лугах — уже в буферной зоне, на остепненных — только в импактной. В буферной зоне на остепненных лугах обилие ряда трофических (грызущих фитофагов и сосущих зоофагов) и таксономических (цикадовых, длинноусых двукрылых-фитофагов и пауков) групп увеличивается — единичные случаи положительного эффекта загрязнения. Изменения в таксономической структуре на пойменных лугах отмечены только в импактной зоне, на остепненных — уже в буферной.

Изменения в травянистых фитоценозах в целом типичны для точечных источников загрязнения. Согласно результатам мета-анализа опубли-

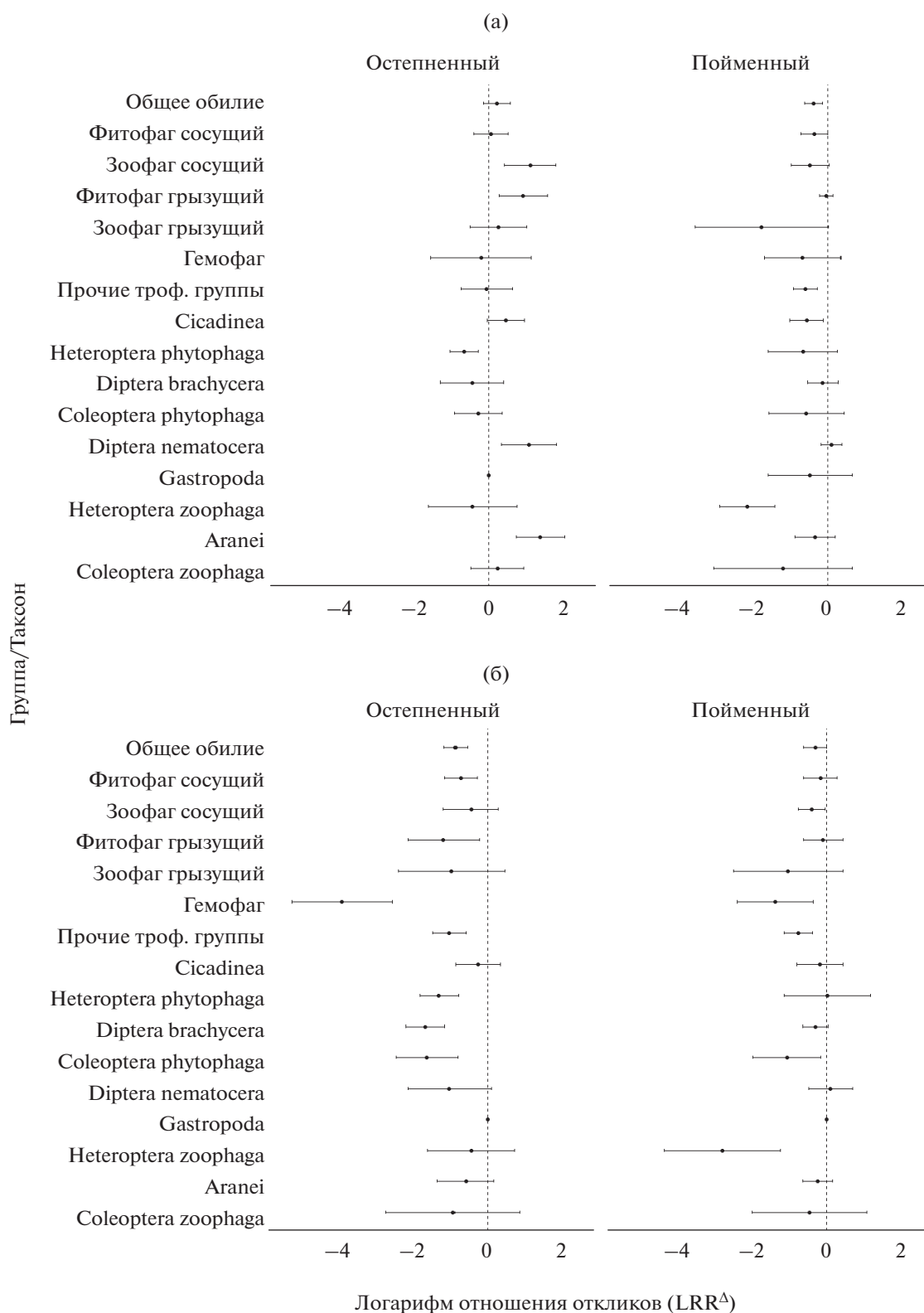


Рис. 3. Размер эффекта техногенного загрязнения для общего обилия, трофических и таксономических групп беспозвоночных травостоя на остепненном и пойменном лугах в буферной (а) и импактной (б) зонах загрязнения. Горизонтальные линии — границы доверительного интервала.

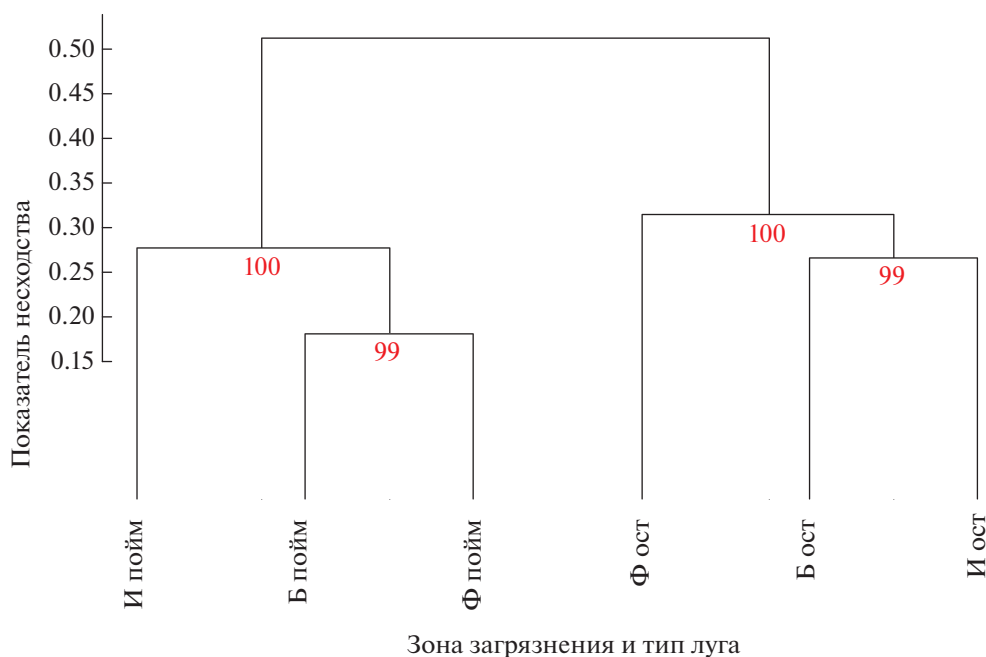


Рис. 4. Несходство (индекс Брея-Кертиса) таксономической структуры беспозвоночных травостоя в фоновой (Ф), буферной (Б) и импактной (И) зонах загрязнения на остепненном (ост) и пойменном (пойм) лугах. Цифры в основаниях ветвей дендрограммы — относительно несмещенные числа поддержки (AU, %). Кластеры с AU $\geq$ 95% считают статистически значимыми.

кованных данных, общий эффект точечных источников загрязнения на фитомассу сосудистых растений негативный, однако варьирует в зависимости от яруса растительности и типа источника. Предприятия, деятельность которых приводит к закислению почв окружающих экосистем, оказывают наибольший негативный эффект на ярус травостоя за счет воздействия на разнотравье [31]. В зоне действия СУМЗа, относительно близкого географически и наиболее хорошо изученного источника загрязнения сходного типа, на вторичных суходольных лугах ситуация несколько отличается. Также отмечено снижение фитомассы разнотравья и увеличение доли граминоидов, но при этом уменьшение общей фитомассы и увеличение фитомассы граминоидов [2, 4]. Ранее, на этапе высоких выбросов СУМЗ, луговая фитомасса вблизи завода, напротив, была двукратно увеличена за счет граминоидов [32]. Таким образом, реакция общей фитомассы может быть связана с текущим уровнем активности источника загрязнения и потому не слишком информативна. Гораздо более устойчива реакция граминоидов, фитомасса которых увеличивается (на фоне снижения общей фитомассы) также и в травяном ярусе в составе лесных экосистем близ СУМЗа [33]. Доминирование граминоидов отмечено для луговых экосистем вблизи медеплавильного предприятия в Англии [34].

Тенденции, описанные для беспозвоночных травостоя в зоне действия КМЗ, отличаются от результатов мета-анализа [35], согласно которым общее обилие наземных беспозвоночных разных

ярусов растительности (но не почвообитающих) увеличено вблизи точечных источников, закисляющих почвы окружающих экосистем. Увеличение обилия происходит за счет как сосущих (Hemiptera), так и грызущих (Lepidoptera) фитофагов. Обилие зоофагов (в том числе пауков) снижено; двукрылые не проявляют выраженной тенденции [35]. В луговом травостое в зоне действия СУМЗа общее обилие вблизи завода также увеличено за счет сосущих фитофагов (в первую очередь цикадовых). Обилие всех прочих таксонов в импактной зоне снижено. Впрочем в буферной зоне грызущие фитофаги (а также длинноусые двукрылые) и сосущие зоофаги (а также пауки) демонстрируют относительно высокое обилие [2–4, 32], что сходно с ситуацией у КМЗ. Данные для других луговых сообществ в условиях загрязнения сходного типа нам не известны. Население лесных экосистем в импактной зоне СУМЗа, как правило, находится в угнетенном состоянии. В почвенной мезофауне елово-пихтовых лесов с приближением к заводу резко уменьшаются обилие и видовое богатство [36, 37]. Также снижение обилия отмечено для сообществ некробионтов [38], а обилия и видового богатства — для герпетобионтов: жуелиц [39] и паукообразных [40]. Вблизи завода снижена трофическая активность филлофагов березы [41].

Таким образом, специфика изменений сообществ беспозвоночных травостоя в градиенте загрязнения КМЗ заключается в основном в отсутствии увеличения обилия цикадовых (и, следовательно, общего обилия) в импактной зоне. Известно, что структура сообществ наземных бес-

позвоночных определяется составом и структурой связанных с ними растительных ассоциаций [6, 42, 43]. При этом токсический эффект в отношении разнообразия растений более чем в 2–3 раза превышает таковой для беспозвоночных [35]. Видимо, под действием загрязнения происходит элиминация чувствительных видов растений, в то время как устойчивые наращивают фитомассу. К числу последних относятся граминоиды, нередко преобладающие в импактных зонах металлургических предприятий [4, 33, 34] и интенсифицирующие рост под действием загрязнения [33, 44]. Некоторые граминоиды (например, *Agrostis capillaris* L. и *Deschampsia cespitosa*) относятся к псевдометаллофитам, обладающих генетическим потенциалом к формированию металл-толерантных популяций [45]. В результате в условиях загрязнения преимущество получают сосущие олигофаги (цикадовые и клопы), трофически связанные с граминоидами-псевдометаллофитами, способными задерживать металлы на уровне корневого барьера [46]. Причины отсутствия увеличения обилия цикадовых в импактной зоне КМЗ на данный момент не ясны. Предположительно это связано с отсутствием значимого увеличения фитомассы граминоидов. Также можно указать на сравнительно низкую долю граминоидов в травостое лугов импактной зоны КМЗ (53–85%; СУМЗ: 94–100%). Кроме того, низкое обилие цикадовых может быть следствием флуктуации, учитываемой только при многолетних исследованиях.

Сравнение двух типов лугов в градиенте загрязнения КМЗ демонстрирует общее сходство их реакции, хотя имеется ряд особенностей. Для фитоценозов это доля граминоидов, которая на пойменных лугах во всех зонах выше и с приближением к заводу возрастает более выражено. Также на пойменных лугах в импактной зоне фитомасса разнотравья снижена значительно сильнее, чем на остепненных. Можно предположить, что высокая первичная продуктивность, характерная для пойменных экосистем [47], в условиях загрязнения позволяет сильнее увеличить фитомассу металл-толерантных видов, получивших ресурсы элиминированных видов. На остепненных лугах высокая доля разнотравья в импактной зоне (почти 50%) может свидетельствовать о замещении чувствительных видов металл-толерантными представителями разнотравья, а не граминоидов. В ряде случаев для не относящихся к граминоидам растений описана резистентность к тяжелым металлам, способная обеспечить конкурентное преимущество в условиях дефицита влаги [48].

Для сообществ беспозвоночных в качестве особенностей можно указать высокое обилие пауков и длинноусых двукрылых-фитофагов на остепненном лугу в буферной зоне. Кривые изменения обилия этих групп в градиенте загрязнения КМЗ имеют куполообразную форму, относитель-

но редко описываемую исследователями [35]. Однако при отсутствии многолетних данных судить о надежности наблюдаемой реакции невозможно. Отметим, что обе указанные группы также относительно обильны в буферной зоне СУМЗ, и это предположительно связано с особенностями питания [2, 4]. У длинноусых двукрылых-фитофагов ротовой аппарат грызущего типа, что обеспечивает увеличенное по сравнению с сосущими фитофагами поступление металлов [49]. У пауков сосущий ротовой аппарат позволяет избегать покровов тела, в которых аккумулируются некоторые металлы [50], однако общее поступление токсикантов у хищников может быть выше [51]. В результате рассматриваемые группы нередко многочисленны в буферной зоне, где по сравнению с импактной снижено загрязнение и увеличено разнообразие кормовых ресурсов (растений и потенциальных жертв), а по сравнению с фоновой снижен пресс хищников и конкурентов (в силу общего снижения разнообразия).

Необходимо отметить, что обилие беспозвоночных — достаточно вариabельный параметр структуры сообществ, и для его надежной оценки требуется сопоставление многолетних данных. Ввиду этого в настоящей работе приоритет следует отдать более консервативному параметру — таксономической структуре. Ее предварительный анализ в импактной зоне КМЗ продемонстрировал большее воздействие загрязнения на население остепненных лугов по сравнению с пойменными.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На материале 2014 г. исследована реакция сообществ пойменных и остепненных лугов на выбросы Карабашского медеплавильного завода. С приближением к КМЗ негативные изменения отмечены в луговых сообществах обоих типов. В фитоценозах снижается фитомасса разнотравья и возрастает доля граминоидов. В сообществах беспозвоночных снижается общее обилие, хотя у трофических и большей части крупных таксономических групп обилие не меняется. Основная специфика изменений луговых экосистем в импактной зоне КМЗ заключается в отсутствии увеличения фитомассы граминоидов и обилия цикадовых (и, следовательно, общего обилия).

Сравнение двух типов лугов выявило определенные различия в их реакции на загрязнение. На пойменных лугах доля граминоидов во всех зонах выше и с приближением к заводу возрастает сильнее; изменения в таксономической структуре беспозвоночных происходят только в импактной зоне. На остепненных лугах в импактной зоне сохраняется высокая доля разнотравья; изменения в таксономической структуре беспозвоночных отмечены уже в буферной зоне. Полученные данные частично подтверждают гипотезу о том, что в

сообществах пойменных лугов реакция на загрязнение выражена слабее, чем в остепненных.

Необходимо отметить, что в работе приведены предварительные данные, и для подтверждения сделанных выводов требуется обобщение многолетнего материала. Тем не менее отсутствие выраженных погодных флуктуаций в рассмотренный год позволяет надеяться на их относительную надежность, а нехватка опубликованных фактических данных по рассматриваемой тематике придает работе актуальность.

Работа выполнена как составная часть НИОКТР 122021000076-9 в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН. Авторы признательны П.Г. Пищулину (ИЭРиЖ УрО РАН) за предоставленные метеоданные, П.В. Кондраткову (УрФУ) — за определение фитомассы фракций травостоя, Е.Л. Воробейчику и М.Р. Трубиной (ИЭРиЖ УрО РАН) — за ценные советы при обсуждении рукописи.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. В процессе работы соблюдались применимые этические нормы.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Приложение доступно онлайн по адресу: <https://doi.org/10.31857/S0367059723060057>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Чернов Ю.И., Руденская Л.В. Комплекс беспозвоночных — обитателей травостоя как ярус животного населения // Зоол. журн. 1975. Т. 54. Вып. 6. С. 884—894.
2. Нестерков А.В., Воробейчик Е.Л. Изменение структуры населения беспозвоночных-хортобионтов под действием выбросов металлургического завода // Экология. 2009. № 4. С. 303—313 [Nesterkov A.V., Vorobeichik E.L. Changes in the structure of chortobiont invertebrate community exposed to emissions from a copper smelter // Russ. J. Ecol. 2009. V. 40. № 4. P. 286—296.]
3. Золотарев М.П., Нестерков А.В. Паукообразные (Aranei, Opiliones) лугов: Реакция на загрязнение выбросами Среднеуральского металлургического комбината // Экология. 2015. № 1. С. 48—56. [Zolotarev M.P., Nesterkov A.V. Arachnids (Aranei, Opiliones) in meadows: Response to pollution with emissions from the Middle Ural Copper Smelter // Russ. J. Ecol. 2015. V. 46. № 1. P. 81—88.]
4. Нестерков А.В. Признаки восстановления сообществ беспозвоночных травостоя после снижения выбросов металлургического завода // Экология. 2022. № 6. Р. 468—478. [Nesterkov A.V. Recovery signs in grass-stand invertebrate communities after a decrease in copper-smelting emissions // Russ. J. Ecol. 2022. V. 53. № 6. P. 553—564.]
5. Hunter B.A., Johnson M.S., Thompson D.J. Ecotoxicology of copper and cadmium in a contaminated grassland ecosystem. II. Invertebrates // Journal of Applied Ecology. 1987. V. 24. № 2. P. 587—599.
6. Perner J., Voigt W., Bährmann R. et al. Responses of arthropods to plant diversity // Ecography. 2003. V. 26. № 6. P. 788—800.
7. Заключение экспертной комиссии по рассмотрению материалов оценки степени экологического неблагополучия окружающей среды и состояния здоровья населения и проекта Федеральной целевой программы первоочередных неотложных мер на 1996—2000 гг. по выводу территории г. Карабаш Челябинской области из состояния экологического бедствия и оздоровлению населения. <https://docs.cntd.ru/document/9035640>
8. Lightfoot D.C., Whitford W.G. Productivity of creosotebush foliage and associated canopy arthropods along a desert roadside // American Midland Naturalist. 1991. V. 125. P. 310—322.
9. D'Odorico P., Bhattachan A. Hydrologic variability in dryland regions // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 2012. V. 367. P. 3145—3157.
10. Schowalter T.D., Lightfoot D., Whitford W. Diversity of arthropod responses to host-plant water stress in a desert ecosystem in southern New Mexico // American Midland Naturalist. 1999. V. 142. P. 281—290.
11. Zhu H., Wang D.L., Wang L. et al. Effects of altered precipitation on insect community composition and structure in a meadow steppe // Ecological Entomology. 2014. V. 39. № 4. P. 453—461.
12. Wenninger E.J., Inouye R.S. Insect community response to plant diversity and productivity in a sagebrush-steppe ecosystem // Journal of Arid Environments. 2008. V. 72. № 1. P. 24—33.
13. Warrington S., Whittaker J.B. Interactions between sitka spruce, the green spruce aphid, sulphur-dioxide pollution and drought // Environmental Pollution. 1990. V. 65. № 4. P. 363—370.
14. Burkhardt J., Pariyar S. Particulate pollutants are capable to 'degrade' epicuticular waxes and to decrease the drought tolerance of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // Environmental Pollution. 2014. V. 184. P. 659—667.
15. Sediment dynamics and pollutant mobility in rivers. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2007. 430 p.
16. Sivakumar S. Effects of metals on earthworm life cycles // Environmental Monitoring and Assessment. 2015. V. 187. № 8. P. 1—16.
17. Klok C., Kraak M.H.S. Living in highly dynamic polluted river floodplains, do contaminants contribute to population and community effects? // Science of the Total Environment. 2008. V. 406. № 3. P. 455—461.
18. Schipper A.M., Hendriks A.J., Ragas A.M.J. et al. Disentangling and ranking the influences of multiple environmental factors on plant and soil-dwelling arthropod assemblages in a river Rhine floodplain area // Hydrobiologia. 2014. V. 729. № 1. P. 133—142.
19. Purvis O.W., Chimonides P.J., Jones G.C. et al. Lichen biomonitoring near Karabash Smelter Town, Ural Mountains, Russia, one of the most polluted areas in the world // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2003. V. 271. P. 221—226.
20. Smorkalov I.A., Vorobeichik E.L. Does long-term industrial pollution affect the fine and coarse root mass in forests? // Water Air and Soil Pollution. 2022. V. 233. № 2. P. 55.
21. Нестерков А.В. Опыт использования биоценометра с вакуумным пробосборником для учета беспозвоночных травостоя // Евразийский энтомологический журнал. 2014. Т. 13. № 3. С. 244—245.

22. R Core Team. R: a language and environment for statistical computing. <https://www.R-project.org/>.
23. Fox J., Weisberg S. An {R} companion to applied regression. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>.
24. Tremblay A., Ransijn J. LMERConvenienceFunctions: Model selection and post-hoc analysis for (G)LMER models. R package version 3.0. <https://CRAN.R-project.org/package=LMERConvenienceFunctions>.
25. Hothorn T., Bretz F., Westfall P. Simultaneous inference in general parametric models // *Biometrical Journal*. 2008. V. 50. № 3. P. 346–363.
26. Pustejovsky J.E., Chen M., Swan D.M. SingleCaseES: A calculator for single-case effect sizes. R package version 0.6.1. <https://CRAN.R-project.org/package=SingleCaseES>.
27. Begueria S., Vicente-Serrano S.M. SPEI: Calculation of the standardised precipitation-evapotranspiration index. R package version 1.7. <https://CRAN.R-project.org/package=SPEI>.
28. Расписание погоды. Информация о погодных условиях метеостанции г. Челябинск (синоптический индекс станции – 28630). <https://www.rp5.ru>.
29. Wickham H. ggplot2: Elegant graphics for data analysis. New York: Springer-Verlag, 2016. 260 p.
30. Suzuki R., Terada Y., Shimodaira H. pvcust: Hierarchical clustering with P-values via multiscale bootstrap resampling. R package version 2.2-0. <https://CRAN.R-project.org/package=pvcust>.
31. Zvereva E., Kozlov M. Changes in the abundance of vascular plants under the impact of industrial air pollution // *Water Air and Soil Pollution*. 2011. Online publication. P. 1–11.
32. Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
33. Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В. и др. Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // *Экология*. 2014. № 6. С. 448–458. [Vorobeichik E.L., Trubina M.R., Khantemirova E.V. et al. Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions // *Russ. J. Ecol.* 2014. V. 45. № 6. P. 498–507.]
34. Hunter B.A., Johnson M.S., Thompson D.J. Ecotoxicology of copper and cadmium in a contaminated grassland ecosystem. I. Soil and vegetation contamination // *Journal of Applied Ecology*. 1987. V. 24. № 2. P. 573–586.
35. Zvereva E., Kozlov M. Responses of terrestrial arthropods to air pollution // *Environmental Science and Pollution Research*. 2010. V. 17. № 2. P. 297–311.
36. Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Золотарев М.П. и др. Изменение разнообразия почвенной мезофауны в градиенте промышленного загрязнения // *Русский энтомологич. журн.* 2012. № 21. С. 203–218.
37. Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Гребенников М.Е. Начальные этапы восстановления сообществ почвенной мезофауны после сокращения выбросов медеплавильного завода // *Экология*. 2019. № 2. С. 133–148. [Vorobeichik E.L., Ermakov A.I., Grebennikov M.E. Initial stages of recovery of soil macrofauna communities after reduction of emissions from a copper smelter // *Russ. J. Ecol.* 2019. V. 50. № 2. P. 146–160.]
38. Ермаков А.И. Изменение комплекса некрофильных беспозвоночных под действием загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного завода // *Экология*. 2013. № 6. С. 1–8. [Ermakov A.I. Changes in the assemblage of necrophilous invertebrates under the effect of pollution with emissions from the Middle Ural Copper Smelter // *Russ. J. Ecol.* 2013. V. 44. № 6. P. 515–522.]
39. Бельская Е.А., Зиновьев Е.В. Структура комплексов жужилиц (Coleoptera, Carabidae) в природных и техногенно-нарушенных лесных экосистемах на юго-западе Свердловской области // *Сибирский экологич. журн.* 2007. № 4. С. 533–543.
40. Золотарев М.П. Изменение таксономической структуры населения паукообразных-герпетобиев в градиенте загрязнения от выбросов медеплавильного комбината // *Экология*. 2009. № 5. С. 378–382. [Zolotarev M.P. Changes in the taxonomic structure of herpetobiont arachnids along the gradient of pollution with emissions from a copper smelter // *Russ. J. Ecol.* 2009. V. 40. № 5. P. 356–360.]
41. Бельская Е.А. Динамика трофической активности филлофагов березы в период снижения атмосферных выбросов медеплавильного завода // *Экология*. 2018. № 1. С. 74–80. [Belskaya E. Dynamics of trophic activity of leaf-eating insects on birch during reduction of emissions from the Middle Ural Copper Smelter // *Russ. J. Ecol.* 2018. V. 49. № 1. P. 87–92.]
42. Haddad N.M., Crutsinger G.M., Gross K. et al. Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure // *Ecology Letters*. 2009. V. 12. № 10. P. 1029–1039.
43. Schaffers A.P., Raemakers I.P., Sýkora K.V. et al. Arthropod assemblages are best predicted by plant species composition // *Ecology*. 2008. V. 89. № 3. P. 782–794.
44. Dulya O.V., Mikryukov V.S., Hlystov I.A. Interspecific differences in determinants of plant distribution in industrially polluted areas // *Plant and Soil*. 2015. V. 394. № 1–2. P. 329–342.
45. Дуля О.В., Микрюков В.С., Воробейчик Е.Л. Стратегии адаптации *Deschampsia caespitosa* и *Lychnis flos-cuculi* к загрязнению тяжелыми металлами: Анализ на основе зависимости доза–эффект // *Экология*. 2013. № 4. С. 243–253. [Dulya O.V., Mikryukov V.S., Vorobeichik E.L. Strategies of adaptation to heavy metal pollution in *Deschampsia caespitosa* and *Lychnis flos-cuculi*: Analysis based on dose-response relationship // *Russ. J. Ecol.* 2013. V. 44. № 4. P. 271–281.]
46. Dahmani-Muller H., van Oort F., Gelie B. et al. Strategies of heavy metal uptake by three plant species growing near a metal smelter // *Environmental Pollution*. 2000. V. 109. № 2. P. 231–238.
47. Naiman R., Decamps H. The ecology of interfaces // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1997. V. 28. P. 621–658.
48. Wang S., Wei M., Cheng H. et al. Indigenous plant species and invasive alien species tend to diverge functionally under heavy metal pollution and drought stress // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2020. V. 205. P. 111160.
49. Jhee E.M., Boyd R.S., Eubanks M.D. Nickel hyperaccumulation as an elemental defense of *Streptanthus polygaloides* (Brassicaceae) // *New Phytologist*. 2005. V. 168. № 2. P. 331–343.
50. Lindqvist L., Block M., Tjälve H. Distribution and excretion of Cd, Hg, methyl-Hg and Zn in the predatory beetle *Pterostichus niger* (Coleoptera: Carabidae) // *Environmental Toxicology and Chemistry*. 1995. V. 14. P. 1195–1201.
51. Vickerman D.B., Trumble J.T. Biotransfer of selenium // *Ecotoxicology*. 2003. V. 12. № 6. P. 497–504.