

ISSN 0367-0597

Номер 6

Ноябрь - Декабрь 2023



ЭКОЛОГИЯ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Номер 6, 2023

Химический состав листьев растений как функциональный признак формирования альпийских растительных сообществ <i>В. Г. Онпченко, К. Н. Замалетдинова, М. И. Макаров, М. С. Кадулин, Т. И. Малышева, Г. В. Клинк, Т. В. Полошовец, Т. Г. Елумеева</i>	407
Динамика верхней границы леса на Катунском хребте (Горный Алтай) за последние 120 лет <i>Д. А. Савчук, Е. Е. Тимошок, Е. О. Филимонова, С. А. Николаева</i>	416
Роль цинка в снижении токсичности меди для растений и микроорганизмов в техногенно загрязненных почвах: обзор <i>Э. А. Довлетярова, Т. А. Дубровина, Е. Л. Воробейчик, Ю. А. Крутяков, Х. Санта-Круз, К. Янъез, А. Неаман</i>	422
Фотосинтетический аппарат мха гилокомиума блестящего устойчив к низким экстремальным температурам <i>А. В. Часов, Ф. В. Минибаева</i>	435
Тяжелые металлы в листьях березы в период сокращения выбросов крупного медеплавильного завода <i>Е. А. Бельская, Г. А. Замшина</i>	446
Фенотипическая изменчивость <i>Aphantopus hyperantus</i> и <i>Coenonympha arcania</i> (Lepidoptera: Nymphalidae) в окрестностях среднеуральского медеплавильного завода. 1. Содержание металлов и длина крыла <i>А. О. Шкурихин, Е. Ю. Захарова, Е. Л. Воробейчик</i>	453
Реакция населения беспозвоночных остепненных и пойменных лугов на выбросы Карабашского медеплавильного завода <i>А. В. Нестерков, Д. В. Нестеркова</i>	470

Краткие сообщения

О “температурных нормах” в эмбриональном развитии дальневосточных камбаловых рыб (Pleuronectidae) с разными сроками воспроизводства <i>Р. Р. Юсупов, Рус. Р. Юсупов</i>	481
--	-----

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ КАК ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ ПРИЗНАК ФОРМИРОВАНИЯ АЛЬПИЙСКИХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

© 2023 г. В. Г. Онипченко^а, *, К. Н. Замалетдинова^а, М. И. Макаров^а, М. С. Кадулин^а,
Т. И. Малышева^а, Г. В. Клинк^б, Т. В. Полошевец^а, Т. Г. Елумеева^а

^аМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Россия 119234 Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12

^бИнститут проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН,
Россия 121051 Москва, Большой Каретный пер., 19, стр. 1

*e-mail: vonipchenko@mail.ru

Поступила в редакцию 02.06.2023 г.

После доработки 04.07.2023 г.

Принята к публикации 18.07.2023 г.

Содержание С, N, P и отношения N : P и C : N в листьях растений исследовали в четырех альпийских фитоценозах северо-западного Кавказа, чтобы выяснить, отличаются ли встречающиеся в них виды по химическому составу от случайных выборок из локальной флоры, насколько значения этих признаков важны для доминирования и филогенетически консервативны. В листьях растений альпийских пустошей и пестроовсяницевых лугов меньше азота по сравнению со случайной выборкой, а в листьях видов гераниево-копеечниковых лугов и альпийских ковров – больше. Доминанты продуктивных гераниево-копеечниковых лугов содержат больше азота, чем недоминирующие виды, для остальных сообществ отмечена противоположная зависимость. В листьях компонентов всех сообществ, кроме альпийских ковров, меньше фосфора по сравнению со случайной выборкой. У доминантов альпийских пустошей меньше, а гераниево-копеечниковых лугов – больше фосфора в листьях по сравнению с недоминирующими видами. Отношение C : N в листьях выше случайного у видов альпийских пустошей и пестроовсяницевых лугов и ниже – в других сообществах. Доминирующие виды по сравнению с остальными имеют более высокие отношения C : N во всех сообществах, кроме гераниево-копеечниковых лугов. Отношение N : P выше случайного у видов всех сообществ, кроме пестроовсяницевых лугов. Все признаки, кроме отношения C : N, имеют значимый филогенетический сигнал.

Ключевые слова: альпийские сообщества, содержание углерода, содержание азота, содержание фосфора, средневзвешенные значения, филогенетический сигнал

DOI: 10.31857/S0367059723060069, EDN: BMNTTJ

Функциональные признаки определяются как морфологические, физиологические и фенологические характеристики, которые косвенно влияют на приспособленность особей растений [1] через их рост, размножение и выживание. Они могут быть определены как признаки клеточного, органного или организменного уровней [2, 3], а также они важны для оценки влияния растений на окружающую среду и среды на организмы и их сообщества [4]. К таким признакам, например, относятся размер листа, масса семян, жизненная форма и т.д. [4, 5]. Содержание основных биогенов (С, N, P) также относится к важнейшим функциональным признакам, от которых зависит скорость роста и репродукции растений [6]. Функциональные признаки растений отличаются разным филогенетическим сигналом (консервативно-

стью в филогенезе), следовательно, они связаны с филогенетическим разнообразием природных сообществ [7]. В глобальном масштабе, как и для отдельных регионов, содержание химических элементов имеет высокий филогенетический сигнал [8], однако для альпийских сообществ он мало исследован.

Высокогорные растительные сообщества формируются в условиях относительно низких температур, пониженного атмосферного давления и других факторов среды, которые с антропоцентрических позиций являются экстремальными, но для растений, обитающих в этих условиях, представляют норму [9]. Сравнительно хорошо изучены закономерности содержания биогенов в высокогорных и арктических растениях по сравнению с растениями других регионов. Часто хи-

мический состав растений высокогорий и равнинных тундр имеет общую направленность изменений. Так, с увеличением и абсолютной высоты, и широты местности обычно возрастает содержание N и P в листьях [9–15] (хотя иногда наблюдается и противоположная картина [16]), а содержание C часто снижается [17, 18].

Важными функциональными признаками являются также соотношения содержания элементов, среди которых часто используют N : P и C : N. Первое может свидетельствовать о лимитировании продукции тем или иным элементом (N : P < 14 – лимитирование азотом, N : P > 16 – лимитирование фосфором [19]). Отношение C : N – индикатор относительного богатства почвы азотом, доступность которого снижается при увеличении этого соотношения [20]. Общие закономерности пространственного варьирования этих отношений и их изменения при внесении элементов минерального питания (ЭМП) детально изучены многими исследователями (см., например, [21–23] и др.). Однако закономерности формирования химического состава растений и образуемых ими сообществ внутри альпийского пояса практически не исследованы, как и связь химического состава с филогенетическим составом сообществ. Функциональный анализ, базирующийся на сравнении средних значений признаков со случайными и средних со средневзвешенными, позволяет ответить на несколько вопросов, которые и стали **целью** настоящей работы:

1) насколько виды, входящие в состав отдельных сообществ, отличаются по содержанию C, N, P и отношениям N : P и C : N от случайных выборок из локальной флоры;

2) насколько относительно высокое или низкое содержание C, N, P и отношения N : P и C : N важны для доминирования внутри отдельных сообществ;

3) насколько содержание C, N, P филогенетически консервативно и влияет на филогенетическое разнообразие растительных сообществ.

Объектами исследований были выбраны альпийские растительные сообщества северо-западного Кавказа в Тебердинском национальном парке. Мы исследовали сообщества 4 типов: альпийские лишайниковые пустоши, пестроовсянищевые луга, гераниево-копеечниковые луга и альпийские ковры, для которых имеются детальные данные по свойствам почвы, составу, структуре и продукции растительных сообществ [24]. Изученные сообщества располагаются в разных элементах мезорельефа на северо-восточных отрогах горы Малая Хатипара в интервале абсолютных высот 2700–2800 м.

Альпийские лишайниковые пустоши (АЛП) занимают наветренные гребни и склоны в пределах высоты до 3000 м над ур. м. В основном это

склоны крутизной 2–30°, южной и восточной экспозиции. Зимой на них отсутствует накопление снега (почва глубоко промерзает), а вегетационный период длится около 5 мес. (с мая по сентябрь).

Пестроовсянищевые луга (ПЛ) расположены на склонах южной экспозиции и представляют собой сообщества плотнодерновинных злаков с доминирующими видами *Festuca varia* и *Nardus stricta* (номенклатура по [25]). Снежный покров небольшой мощности защищает почву от глубокого промерзания. Вегетационный период длится около 4 мес. [24].

Гераниево-копеечниковые луга (ГКЛ) занимают нижние части склонов и небольшие западины глубиной 2–3 м. Из-за значительной аккумуляции снега вегетационный сезон начинается во второй половине июня или начале июля и длится примерно 2.5–3.5 мес. Основные доминантные виды – *Geranium gymnocaulon* и *Hedysarum caucasicum*.

Альпийские ковры (АК) формируются в западинах и на днищах нивальных и ледниковых цирков с обильным накоплением снега зимой. Вегетационный период самый короткий, длительностью 2–2.5 мес. (с конца июля по сентябрь). Доминирующие виды – невысокие розеточные и карликовые стелющиеся растения *Sibbaldia procumbens*, *Minuartia aizoides*, *Gnaphalium supinum*, *Taraxacum stevenii*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала. Состав надземной биомассы исследовали методом укосов (повторность АЛП – 104, ПЛ, ГКЛ, АК – по 92) с площадок 25 × 25 см, с разбором по видам сосудистых растений и высушиванием не менее 8 ч при 105°C [26].

В изученных сообществах были собраны листья более 100 видов растений (все виды, учитываемые в укосах надземной биомассы) в пятикратной повторности каждый [26]. Также были отобраны листья 60 видов растений из других альпийских фитоценозов. Общий пул изученных видов составил: для N – 183 вида, для P – 119 видов, для C – 147 видов. Этот пул использовали для генерирования случайных выборок. Листья растений в бумажных конвертах были высушены при температуре окружающей среды (+15°C), а затем досушены в сушильном шкафу при +80°C в течение 10 ч. Далее каждый образец был размолот на вибрационной мельнице Retsch MM 200 до состояния пудры и взята навеска на анализ.

Содержание углерода и азота определяли на анализаторе Carlo Erba NC 2500 (Carlo Erba, Rodano, Italy) в центре коллективного пользования “Инструментальные методы в экологии” при ИПЭЭ РАН. Фосфор в растениях определяли после мокрого озоления в серной кислоте, а его кон-

центрацию – колориметрически с образованием молибденового комплекса на спектрофотометре Genesis 10uv.

Расчеты и статистическая обработка. Для каждого вида были рассчитаны средние и средневзвешенные показатели по содержанию азота, углерода и фосфора в листьях на основе данных по биомассе, полученных в предыдущие годы.

Средневзвешенное значение (community weighted mean – CWM) рассчитывали по формуле

$$CWM = \sum_{i=1}^n p_i T_i, \quad (1)$$

где p_i и T_i – соответственно весовой коэффициент и значение признака вида i , n – общее число видов в сообществе. В качестве “веса” использовали данные по надземной биомассе отдельных видов из укосов [27]. Когда доступны только данные о присутствии/отсутствии вида, все значения p_i фиксируются на одном и том же значении ($1/n$), где n – число видов. Таким образом, CWM представляет собой (невзвешенное) среднее значение [28], в которое вносят равный вклад все виды пробной площадки или сообщества, а вклад в средневзвешенную величину пропорционален “весу” (в нашем случае надземной биомассе) каждого вида на площадке или в сообществе. Следовательно, средневзвешенное значение в основном зависит от признаков доминирующих видов. Дополнительно рассчитывали статистическую ошибку для получения параметров варьирования этих величин.

Чтобы определить влияние содержания азота, углерода и фосфора в листьях на формирование состава фитоценоза, был создан пул из альпийских видов. Для каждой площадки каждого сообщества генерировали “случайное” содержание изучаемых элементов с тем числом видов, которое было получено в укосе. Таким образом, для каждой площадки и элемента мы получили 3 показателя: 1) “случайное” содержание элемента в наборе видов из общего пула; 2) среднее содержание элемента для видов в сообществе, 3) средневзвешенное содержание элемента. Значимые различия между признаками 1 и 2 показывают роль признака в формировании состава сообщества, а между 2 и 3 – значимое влияние признака на доминирование (участие) видов в сообществе. Поскольку распределение в выборках не всегда соответствовало критерию нормальности, для сравнения использовали непараметрический парный тест Вилкоксона [29].

Филогенетическое дерево изучаемых видов было построено с помощью пакета V.PhyloMaker [30] для языка R [31] на основании филогенетического дерева семенных растений [32]. Филогенетический сигнал и его значимость рассчитывали с

помощью двух индексов: Pagel’s λ и Bloomberg’s K , с помощью пакета phytools [33] для языка R.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Содержание азота. Среднее содержание азота в листьях растений увеличивается вниз по катене в ряду АЛП < ПЛ < ГКЛ < АК. Сходным образом изменяются и средневзвешенные значения, однако они несколько снижаются от ГКЛ к АК. Таким образом, наибольшее содержание азота в листьях доминирующих видов растений отмечено для наиболее продуктивных гераниево-копеечниковых лугов, где один из доминантов – *Hedysarum caucasicum* – имеет интенсивную симбиотическую азотфиксацию [34]. Растения верхних частей склонов (АЛП, ПЛ), как и доминанты этих сообществ, содержат меньше N, чем растения случайных выборок (рис. 1). Напротив, на ГКЛ “случайное” содержание ниже среднего, которое в свою очередь меньше средневзвешенного. В условиях АК среднее и средневзвешенное содержания N выше “случайного”.

Содержание фосфора. Среднее и средневзвешенное содержания фосфора в листьях альпийских растений повышаются вниз по катене по сходной зависимости: АЛП < ПЛ \approx ГКЛ < АК. Виды растений АЛП содержат меньше P в сравнении со случайным набором, но значимо больше, чем доминанты (см. рис. 1). Сходные закономерности содержания P в листьях характерны для ПЛ и ГКЛ. Здесь доминанты не отличались от прочих видов по его содержанию, но в обоих случаях оно было ниже случайного. Лишь для сообществ АК не отмечено значимой разницы между “случайными” видами, средним и средневзвешенным содержаниями P в листьях.

Отношение N : P. В ряду изученных сообществ соотношение N : P меняется сходным образом как для средних, так и средневзвешенных значений: оно максимально на ГКЛ, минимально – на ПЛ и имеет промежуточные величины для сообществ крайних местообитаний с низкой продукцией – АЛП и АК (рис. 2): АЛП > ПЛ < ГКЛ > АК. Средние величины N : P у растений АЛП выше “случайных” средних и средневзвешенных, в то время как у растений ПЛ “случайные” и средние величины не отличаются, а средневзвешенные значительно меньше. По этому показателю ГКЛ и АК очень сходны – средние и средневзвешенные величины значимо меньше “случайных” и не отличаются между собой. Можно отметить, что этот признак не важен в формировании состава ПЛ, а также для доминирования на ГКЛ и АК.

Содержание углерода как важнейшего элемента для формирования механической структуры листьев варьирует существенно меньше по сравнению с другими элементами – обычный диапа-

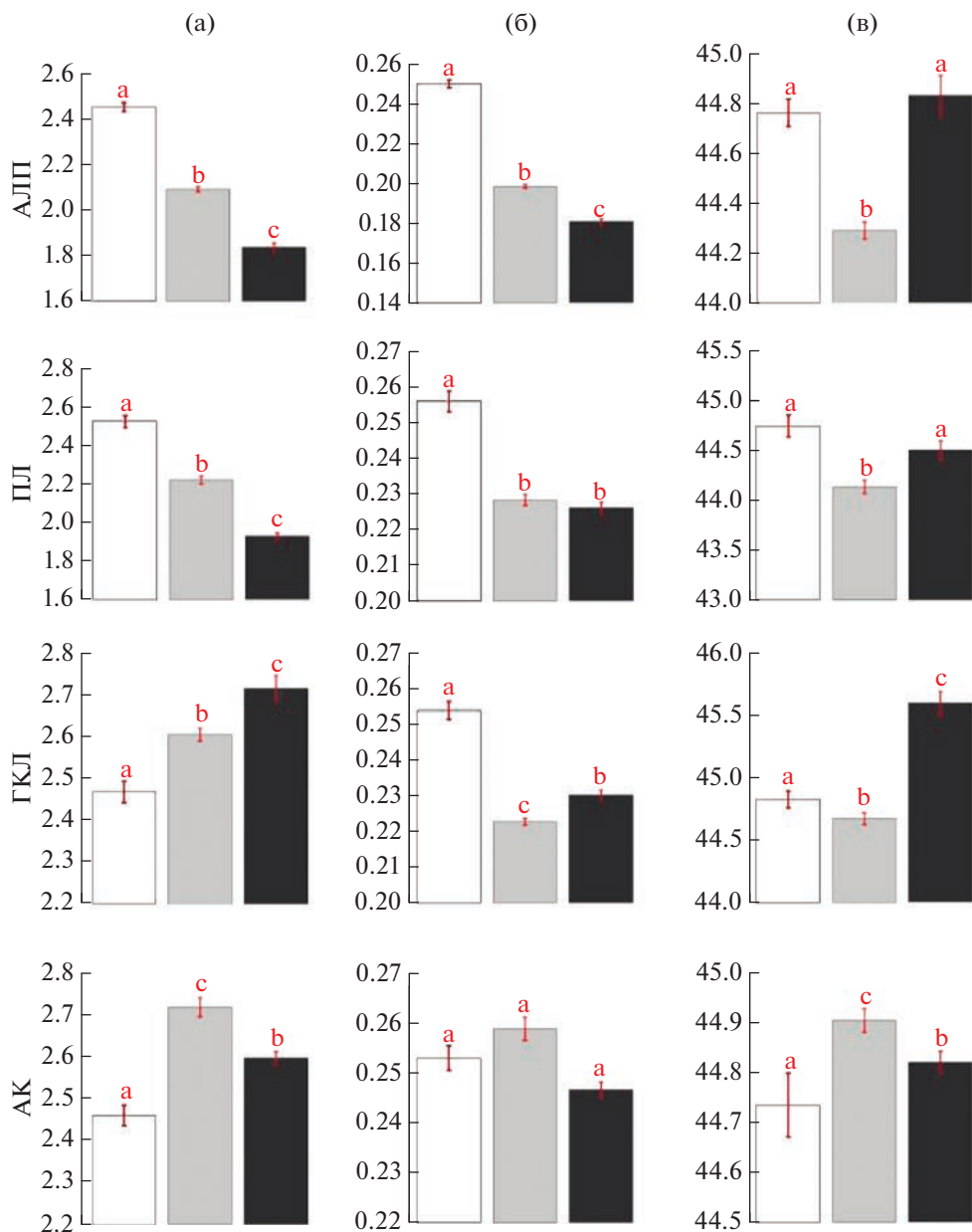


Рис. 1. Средние содержания (% от сухой массы) в листьях N (а), P (б) и C (в) в случайных выборках высокогорной флоры Теберды (белые столбики), для площадок альпийских сообществ (серые столбики) и средневзвешенные по надземной биомассе значения (черные столбики). Сообщества: АЛП – альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ – пестроосвятицевые луга, ГКЛ – гераниево-копеечниковые луга, АК – альпийские ковры. Здесь и на рис. 2 значимо отличающиеся величины отмечены разными буквами; вертикальные отрезки показывают величину ошибки среднего для выборки 100 площадок.

зон 44–46%. Средние и средневзвешенные величины для более крупных растений ГКЛ больше, чем для других сообществ (см. рис. 1). Для АК они несколько выше, чем для АЛП и ПЛ, хотя различия здесь составляют десятые доли процента. Для АЛП, ПЛ и ГКЛ средние величины ниже “случайных” и средневзвешенных. Обратная картина наблюдается для АК – средние величины больше как случайных, так и средневзвешенных значений.

Отношение С : N монотонно снижается вниз по катене как для средних, так и для средневзвешенных величин: АЛП > ПЛ > ГКЛ ≥ АК (см. рис. 2), но увеличивается в ряду “случайные” < средние < < средневзвешенные в сообществах верхней части катены (АЛП и ПЛ). На ГКЛ и АК средние и средневзвешенные величины, напротив, ниже “случайных”: в первом случае средние и средневзвешенные значения значимо не отличаются, а

на АК средневзвешенные величины несколько выше средних.

Филогенетический сигнал, основанный на индексе Pagel's λ , показал значимое влияние филогении (таксономического положения видов) на содержание в листьях С, N и P и соотношение N : P (табл. 1). Индекс Bloomberg's K выявил сходные закономерности, но не обнаружил значимого влияния филогении на содержание P. Отношение C : N не показало значимого филогенетического сигнала.

ОБСУЖДЕНИЕ

Химический состав растений существенно различается в альпийских сообществах, приуроченных к разным элементам мезорельефа и различающихся по почвам. В целом содержание подвижных форм P и аммонийного азота в почве часто увеличивается вниз по катене в ряду сообществ АЛП > ПЛ > ГКЛ > АК, хотя и встречаются отклонения от этой закономерности [35–38]. Поэтому на уровне ландшафта наши данные по среднему и средневзвешенному содержанию N и P в листьях согласуются с общими закономерностями связи богатства почвы и содержания ЭМП в растениях, отмеченными в других исследованиях [39, 40]. Во всех случаях в изучаемых сообществах N : P (8.6–11.8) ниже критического (14), что свидетельствует об азотном лимитировании продукции [19], которое было подтверждено и экспериментами с обогащением почвы различными ЭМП [41].

Полученные результаты позволяют впервые охарактеризовать состав и структуру доминирования альпийских сообществ с позиций содержания в растениях важнейших биогенных элементов.

Альпийская лишайниковая пустошь. В составе этого сообщества преобладают виды с низким содержанием N, P, C в листьях и более высокими отношениями N : P и C : N. Доминанты характеризуются еще более низкими содержаниями N и P и высоким C : N. Это характерно для растений бедных почв (с высоким уровнем стресса). Здесь надземные органы растений не полностью заполняют имеющийся объем среды и дают возможность хорошему развитию кустистых лишайников [42]. Ситуация принципиально меняется при обогащении почвы ЭМП, после которого происходят смыкание надземных частей растений и выпадение лишайников (Там же). Поэтому доминирующими становятся виды с наиболее эффективным использованием ЭМП, т.е. минимальным их использованием для построения биомассы. При преобладании стресс-толерантной стратегии у растений АЛП [43] в формировании этого сообщества существенную роль играет корневая конкуренция [44].

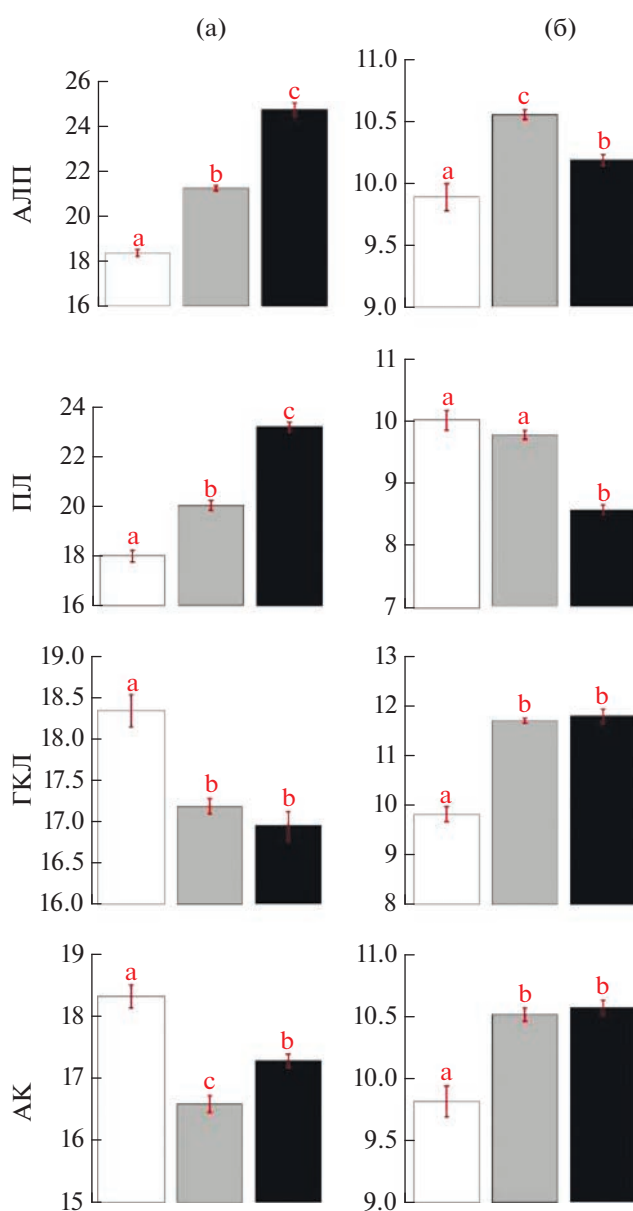


Рис. 2. Средние соотношения C : N (а) и N : P (б) в листьях в случайных выборках высокогорной флоры Теберды (белые столбики), для площадок альпийских сообществ (серые столбики) и средневзвешенные по надземной биомассе значения (черные столбики). Сообщества: АЛП – альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ – пестроовсянищевые луга, ГКЛ – гераниво-копеечниковые луга, АК – альпийские ковры.

Пестроовсянищевый луг. В составе этого сообщества преобладают виды с относительно низким содержанием N, P и C в листьях, но более высоким отношением C : N. Доминанты ПЛ характеризуются еще более низким содержанием N, высоким отношением C : N и самым низким N : P среди изученных сообществ. Здесь наиболее выражена стресс-толерантная стратегия [43] при минимальной роли конкуренции в формирова-

Таблица 1. Филогенетический сигнал для содержания С, N, P и отношений N : P, C : N в листьях высокогорных растений Тебердинского национального парка. Уровень значимости $p < 0.05$ выделен жирным шрифтом

Элемент	Pagel's λ	p -value	Bloomberg's K	p -value
N	0.77	<0.0001	0.058	0.015
C	0.77	<0.001	0.10	0.050
P	0.77	0.007	0.062	0.078
N : P	0.59	0.026	0.1	0.026
C : N	0.6	0.236	0.08	0.107

нии среднепродуктивных альпийских сообществ [44]. Возможно, что относительное обогащение почвы и растений P при недостатке N может быть связано с подверженностью ПЛ пожарам, уничтожающим большую часть накапливающейся обильной ветоши [45]. Низкое содержание C в листьях стресс-толерантных растений этого сообщества может быть обусловлено с тем, что механические защитные функции у доминирующих видов злаков связаны с низким содержанием воды и высоким — кремния [46].

Гераниево-копеечниковый луг. Растения этого сообщества имеют более высокое содержание N в листьях, чем при случайной выборке, еще большие величины характерны для доминантов. Содержание P, отношения C : N и N : P меньше, чем в случайной выборке, но не отличаются от средневзвешенных. Содержание C у видов этого продуктивного сообщества немного ниже случайного, но доминанты имеют более высокие показатели. Это подтверждает ранее полученные результаты о большей роли стратегии конкурентности в данных сообществах [43] с высокими показателями как размеров листьев (высокий вклад C), так и интенсивности фотосинтеза (высокое содержание N, низкое C : N).

Альпийские ковры развиваются на относительно богатых почвах, но продукция растений ограничивается коротким периодом вегетации. Для растений характерны повышенные содержания N и C при более низких отношениях C : N и N : P. Фосфор не играет роли при формировании состава и структуры этого сообщества, так как средние и средневзвешенные величины его содержания в листьях не отличаются от случайной выборки. Средневзвешенные показатели содержания изученных элементов близки к средним, что позволяет заключить, что химический состав листьев не является важным для доминирования в данном сообществе. На АК относительно высокая роль видов рудеральной стратегии [43], характеризующихся быстрым ростом и интенсивным фотосинтезом, связанным с высоким содержанием N в листьях. Виды этой стратегии характерны

для естественно нарушаемых сообществ, в которых возрастает содержание N и P в листьях [47].

Наши данные подтверждают тесную связь химического состава растений с их экологическими стратегиями, отмеченную еще в работе [48]: повышенное содержание N и минеральных элементов в растениях рудеральной стратегии и пониженное — у стресс-толерантов. Несмотря на высокую скоррелированность содержания различных макроэлементов в растениях, они часто связаны с разными аспектами функционирования растений. Содержание N в листьях положительно связано со скоростью роста растений и размерами его листьев [49], содержание P — со скоростью роста и интенсивностью семенного размножения растений [50]. Если в условиях азотного лимитирования продукции более сильные конкуренты (доминанты) имеют повышенное содержание N (в нашем случае ГКЛ), то в условиях выпаса и воздействия других фитофагов у доминантов альпийских лугов увеличивается содержание P [51]. Интересно отметить, что в нашем случае ряд сообществ по возрастанию отношения N : P в биомассе листьев (как для средних, так и средневзвешенных значений) полностью совпадает с рядом сообществ по усилению роли конкуренции в их формировании [44]: ПЛ < АЛП \approx АК < ГКЛ. Предположительно самые низкие показатели ПЛ связаны с интенсивной деятельностью (подземных) фитофагов. Наши данные противоречат концептуальной схеме [52], согласно которой рудералы имеют низкое, а стресс-толеранты — высокое отношение N : P.

Наиболее низкое содержание азота отмечено нами в сообществах АЛП, развивающихся на верхних частях склонов и представляющих автономные элементы геохимической катены. Эта закономерность отмечена и в другом пространственном масштабе — с увеличением высоты над уровнем моря уменьшалось средневзвешенное содержание азота в горных системах умеренного пояса [53]. В целом изученные сообщества могут рассматриваться как имеющие хорошее обеспечение ЭМП, поскольку содержания N и P в листьях растений практически всегда превышают среднемировые данные (1.89 и 0.12% для N и P соответственно [54]).

Нами подтверждена связь содержания изученных элементов с филогенетическим положением альпийских растений. Высокий филогенетический сигнал отмечен в литературе для разных регионов: деревьев в Европе [55], кустарников южно-африканского финбоша [56], калифорнийских лугов [57]. Интересно отметить, что в последнем случае наибольший филогенетический сигнал характерен для отношения C : N, которое в нашем случае было единственным признаком, не показавшим значимого сигнала. Видимо, это связано с разными лимитирующими

факторами ограничения первичной продукции: в нашем случае — недостаток азота, а в Калифорнии — влаги, на фоне которого $C : N$ имеет меньшее экологическое значение. Возможно, что эволюция разных таксонов могла идти независимо для содержания C и N (C — больше связан с механической прочностью и защитой листьев, а N — с интенсивностью фотосинтеза), поэтому при значимом филогенетическом сигнале для C и N их соотношение не всегда может бы связано с филогенией. Это наблюдалось в нашем случае и не наблюдалось для калифорнийских лугов, поэтому закономерности филогенетической зависимости $C : N$ требуют дальнейших исследований.

ВЫВОДЫ

1. Нами выявлено много значимых отличий в содержании C , N , P и отношениях $C : N$, $N : P$ между компонентами отдельных альпийских сообществ и случайными выборками из пула местных видов, как и между средними и средневзвешенными величинами, что свидетельствует о важной роли химического состава листьев для доминирования в изучаемых сообществах.

2. Листья растений альпийских пустошей и пестроовсяницевых лугов содержат меньше, а гераниево-копеечниковых лугов и альпийских ковров — больше азота по сравнению со случайной выборкой. Доминанты продуктивных гераниево-копеечниковых лугов содержат больше азота, чем недоминирующие виды, в то время как для остальных сообществ наблюдается противоположная зависимость.

3. Компоненты всех сообществ, кроме альпийских ковров, содержат в листьях меньше фосфора по сравнению со случайной выборкой. Доминанты альпийских пустошей содержат меньше, а гераниево-копеечниковых лугов — больше фосфора в листьях по сравнению с недоминирующими видами.

4. Листья растений альпийских ковров содержат больше, а остальных сообществ меньше углерода по сравнению со случайной выборкой. Напротив, доминанты альпийских ковров содержат меньше C , а в остальных сообществах — больше C по сравнению с другими компонентами этих сообществ.

5. Отношение $C : N$ в листьях выше случайного у видов альпийских пустошей и пестроовсяницевых лугов и ниже — в других сообществах. Доминирующие виды имеют по сравнению с остальными более высокие отношения $C : N$ во всех сообществах, кроме гераниево-копеечниковых лугов.

6. Отношение $N : P$ выше случайного у видов всех сообществ, кроме пестроовсяницевых лугов. Доминанты альпийских пустошей и пестроовся-

ницевых лугов имеют более низкое отношение $N : P$, чем другие виды этих сообществ.

Все изученные показатели, кроме отношения $C : N$, имеют значимый филогенетический сигнал, т.е. связаны с таксономическим положением видов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 19-14-00038П).

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

В статье отсутствуют исследования с участием людей или животных в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. 1st ed. Oxford: Clarendon, 1930. 308 p.
2. Violle C., Navas M.-L., Vile D. et al. Let the concept of trait be functional! // *Oikos*. 2007. V. 116. № 5. P. 882–892.
3. Garnier E., Navas M.-L., Grigulis K. Plant functional diversity. Oxford: Oxford Univ. Press, 2016. 231 p.
4. Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E. et al. A handbook of protocols for standardized and easy measurements of plant functional traits worldwide // *Austral. J. Bot.* 2003. V. 51. № 4. P. 335–380.
5. Díaz S., Cabido M. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes // *Trends Ecol. Evol.* 2001. V. 16. № 11. P. 646–655.
6. Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E. et al. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide // *Austral. J. Bot.* 2013. V. 61. № 3. P. 167–234.
7. Webb C.O., Ackerly D.D., McPeck M.A., Donoghue M.J. Phylogenies and community ecology // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2002. V. 33. P. 475–505.
8. Watanabe T., Broadley M.R., Jansen S. et al. Evolutionary control of leaf element composition in plants // *New Phytologist*. 2007. V. 174. № 3. P. 516–523.
9. Körner C. Alpine plant life. 2nd ed. Berlin: Springer, 2003. 337 p.
10. Reich P.B., Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2004. V. 101. № 30. P. 11001–11006.
11. Han W., Fang J., Guo D., Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China // *New Phytol.* 2005. V. 168. № 2. P. 377–385.
12. Song L., Fan J., Harris W. et al. Adaptive characteristics of grassland community structure and leaf traits along an altitudinal gradient on a subtropical mountain in Chongqing, China // *Plant Ecol.* 2012. V. 213. № 1. P. 89–101.
13. Kichenin E., Wardle D.A., Peltzer D.A. et al. Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradient // *Funct. Ecol.* 2013. V. 27. № 5. P. 1254–1261.

14. Yang X., Huang Z., Zhang K., Cornelissen J.H.C. C : N : P stoichiometry of *Artemisia* species and close relatives across northern China: unravelling effects of climate, soil and taxonomy // J. Ecol. 2015. V. 103. № 4. P. 1020–1031.
15. Dvorský M., Altman J., Kopecký M. et al. Vascular plants at extreme elevations in eastern Ladakh, northwest Himalayas // Plant Ecol. Diver. 2016. V. 8. № 4. P. 571–584.
16. Zhao N., He N., Wang Q. et al. The altitudinal patterns of leaf C : N : P stoichiometry are regulated by plant growth form, climate and soil on Changbai Mountain, China // PLOS ONE. 2014. V. 9. e95–196. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095196>
17. Bloom A.A., Exbrayat J.-F., van der Velde I.R. et al. The decadal state of the terrestrial carbon cycle: Global retrievals of terrestrial carbon allocation, pools, and resistance times // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2016. V. 113. № 5. P. 1285–1290.
18. Doležal J., Dvorský M., Kopecký M. et al. Vegetation dynamics at the upper elevational limit of vascular plants in Himalaya // Sci. Rep. 2016. V. 6. № 24881. <https://doi.org/10.1038/srep24881>
19. Koerselman W., Meuleman A.F.M. The vegetation N : P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation // J. Appl. Ecol. 1996. V. 33. № 6. P. 1441–1450.
20. Guiz J., Hillebrand H., Borer E.T. et al. Long-term effects of plant diversity and composition on plant stoichiometry // Oikos. 2016. V. 125. № 5. P. 613–621.
21. Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., Cornelissen J.H.C., Aerts R. Biomass production, N : P ratio and nutrient limitation in a Caucasian alpine tundra plant community // J. Veg. Sci. 2005. V. 16. № 4. P. 399–406.
22. Novotny A.M., Schade J.D., Hobbie S.E. et al. Stoichiometric response of nitrogen-fixing and non-fixing dicots to manipulations of CO₂, nitrogen, and diversity // Oecologia. 2007. V. 151. № 4. P. 687–696.
23. Zhang Q., Liu Q., Yin H. et al. C : N : P stoichiometry of Ericaceae species in shrubland biomes across Southern China: influences of climate, soil and species identity // J. Plant Ecol. 2019. V. 12. № 2. P. 346–357.
24. Onipchenko V.G. (ed.) Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus. Dordrecht: Kluwer, 2004. 415 p.
25. Onipchenko V.G., Зернов А.С. Сосудистые растения Тебердинского национального парка (Флора и фауна заповедников, вып. 99Б). М., 2022. 177 с.
26. Onipchenko V.G. Фитомасса альпийских сообществ северо-западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. № 6. С. 52–62.
27. Onipchenko V.G., Дудова К.В., Гулов Д.М. и др. Функциональные признаки листьев растений важны для формирования состава альпийских растительных сообществ // Журн. общ. биол. 2022. Т. 83. № 2. С. 127–137.
28. Garnier E., Corte J., Billès G. et al. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession // Ecology. 2004. V. 85. № 9. P. 2630–2637.
29. Благовещенский Ю.Н., Самсонова В.П., Дмитриев Е.А. Непараметрические методы в почвенных исследованиях. М.: Наука, 1987. 96 с.
30. Jin Y., Qian H. V.PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants // Ecography. 2019. V. 42. № 8. P. 1353–1359.
31. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing // R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2021. URL <https://www.R-project.org/>.
32. Smith S.A., Brown J.B. Constructing a broadly inclusive seed plant phylogeny // Amer. J. Bot. 2018. V. 105. № 3. P. 302–314.
33. Revell L.J. Phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things) // Methods Ecol. Evol. 2012. V. 3. № 2. P. 217–223.
34. Макаров М.И., Onipchenko V.G., Малышева Т.И. и др. Симбиотическая азотфиксация бобовыми растениями альпийских экосистем: вегетационный эксперимент // Экология. 2021. № 1. С. 12–20. [Макаров М.И., Onipchenko V.G., Малышева Т.И. et al. Symbiotic nitrogen fixation by legumes in alpine ecosystems: a vegetation experiment // Russ. J. Ecol. 2021. V. 52. № 1. P. 9–17.]
35. Гришина Л.А., Onipchenko V.G., Макаров М.И., Ванясин В.А. Изменения свойств горно-луговых альпийских почв северо-западного Кавказа в различных экологических условиях // Почвоведение. 1993. № 4. С. 5–13.
36. Волков А.В. Зависимость свойств высокогорных почв от растительности и положения в рельефе // Высокогорные экосистемы Тебердинского заповедника: состав, структура и экспериментальный анализ механизмов организации / Труды Тебердинского заповедника. М., 1999. Вып. 15. С. 14–40.
37. Макаров М.И., Волков А.В., Малышева Т.И., Onipchenko V.G. Фосфор, азот и углерод в почвах субальпийского и альпийского поясов Тебердинского заповедника // Почвоведение. 2001. № 1. С. 62–71.
38. Макаров М.И., Ермак А.А., Леошкина Н.А., Малышева Т.И. Сезонная динамика минерализации органических соединений азота и нитрификации в горно-луговых альпийских почвах Тебердинского заповедника // Состав и структура высокогорных экосистем Тебердинского заповедника / Труды Тебердинского заповедника. М., 2007. Вып. 27. С. 42–52.
39. Chen Y., Han W., Tang L. et al. Leaf nitrogen and phosphorus concentrations of woody plants differ in responses to climate, soil and plant growth form // Ecography. 2013. V. 36. № 2. P. 178–184.
40. Kaspari M., de Beurs K.M., Welti E.A.R. How and why plant ionomes vary across North American grasslands and its implications for herbivore abundance // Ecology. 2021. V. 102. № 10. e03459.
41. Onipchenko V.G., Makarov M.I., Akhmetzhanova A.A. et al. Alpine plant functional group responses to fertilizer addition depend on abiotic regime and community composition // Plant Soil. 2012. V. 357. № 1–2. P. 103–115.
42. Onipchenko V.G. The spatial structure of the alpine lichen heaths (ALH): hypothesis and experiments // Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus / Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 1994. Ht. 115. P. 100–111.
43. Onipchenko V.G., Дудова К.В., Ахметжанова А.А. и др. Какие стратегии растений способствуют их

- доминированию в альпийских сообществах? // Журн. общ. биол. 2020. Т. 81. № 2. С. 37–46.
44. *Onipchenko V.G., Blinnikov M.S., Gerasimova M.A.* et al. Experimental comparison of competition and facilitation in alpine communities varying in productivity // *J. Veg. Sci.* 2009. V. 20. № 4. P. 718–727.
45. *Онипченко В.Г., Бостанова Ф.С., Токарева О.А.* и др. Влияние выжигания ветоши на альпийские пестроовсяницевоы луга северо-западного Кавказа // Журн. общ. биол. 2023. Т. 84. (в печати).
46. *Soininen E.M., Brathen K.A., Jusdado J.G.H.* et al. More than herbivory: levels of silica-based defences in grasses vary with plant species, genotype and location // *Oikos.* 2013. V. 122. № 1. P. 30–41.
47. *Bon M.P., Inga K.G., Jonsdottir I.S.* et al. Interactions between winter and summer herbivore affect spatial and temporal plant nutrient dynamics in tundra grassland communities // *Oikos.* 2020. V. 129. № 8. P. 1229–1240.
48. *Пьянков В.И., Иванов Л.А., Ламберс Х.* Характеристика химического состава листьев растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // *Экология.* 2001. № 4. С. 243–251. [*Pyankov V.I., Ivanov L.A., Lambers H.* Chemical composition of the leaves of plants with different ecological strategies from the boreal zone // *Russ. J. Ecol.* 2001. V. 32. № 4. P. 221–229.]
49. *Cornelissen J.H.C., Werger M.J.A., Castro-Diez P.* et al. Foliar nutrients in relation to growth, allocation and leaf traits in seedlings of a wide range of woody plant species and types // *Oecologia.* 1997. V. 111. № 4. P. 460–469.
50. *Hawkesford M., Horst W., Kichey T.* et al. Functions of macronutrients // *Marschner's mineral nutrition of higher plants.* 3rd ed. Amsterdam e.a.: Elsevier AP, 2012. P. 135–189.
51. *Niu K., He J.-S., Lechowicz M.J.* Foliar phosphorus content predicts species relative abundance in P-limited Tibetan alpine meadows // *Perspectives Plant Ecol. Evol. Syst.* 2016. V. 22. № 1. P. 47–54.
52. *Sardans J., Janssens I.A., Ciais P.* et al. Recent advances and future research in ecological stoichiometry // *Perspectives Plant Ecol. Evol. Syst.* 2021. V. 50. № 125611. 24 p.
53. *Mayor J.R., Sanders N.J., Classen A.T.* et al. Elevation alters ecosystem properties across temperate treelines globally // *Nature.* 2017. V. 542. № 7639. P. 91–95.
54. *Yan Z., Tian D., Han W.* et al. An assessment on the uncertainty of the nitrogen to phosphorus ratio as a threshold for nutrient limitation in plants // *Ann. Bot.* 2017. V. 120. № 6. P. 937–942.
55. *Sardans J., Janssens I.A., Alonso R.* et al. Foliar elemental composition of European forest tree species associated with evolutionary traits and present environmental and competitive conditions // *Global Ecol. Biogeogr.* 2015. V. 24. № 2. P. 240–255.
56. *Verboom G.A., Stock W.D., Cramer M.D.* Specialization to extremely low-nutrient soils limits the nutritional adaptability of plant lineages // *Amer. Nat.* 2017. V. 189. № 6. P. 684–699.
57. *Luong J.C., Holl K.D., Loik M.E.* Leaf traits and phylogeny explain plant survival and community dynamics in response to extreme drought in a restored coastal grassland // *J. Appl. Ecol.* 2021. V. 58. № 8. P. 1670–1680.

УДК 630*+582.475(235.222)

ДИНАМИКА ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСА НА КАТУНСКОМ ХРЕБТЕ (ГОРНЫЙ АЛТАЙ) ЗА ПОСЛЕДНИЕ 120 ЛЕТ

© 2023 г. Д. А. Савчук^а, *, Е. Е. Тимошок^а, Е. О. Филимонова^а, С. А. Николаева^а

^аИнститут мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,
Россия 634055 Томск, просп. Академический, 10/3

*e-mail: savchuk@imces.ru

Поступила в редакцию 07.04.2023 г.

После доработки 14.06.2023 г.

Принята к публикации 29.06.2023 г.

Описана временная динамика верхней границы леса в ороклиматических условиях Катунского хребта на примере горно-ледникового бассейна Аккем за последние 120 лет. Рассмотрены изменения плотности деревьев и подроста кедра и лиственницы на восточном и западном склонах, зарождение и особенности образования плотных и разреженных групп и внешние факторы, влияющие на их формирование.

Ключевые слова: верхняя граница леса, климат, экологические факторы, Горный Алтай

DOI: 10.31857/S0367059723060082, EDN: BNQYJA

Верхняя граница леса является прекрасным природным объектом для изучения раннего отклика лесных экосистем на изменения климата ([1–3] и др.), поскольку в высокогорьях деревья произрастают в экстремальных климатических условиях, и реакция границы леса на изменения климата выражена наиболее четко. Граница также является высокочувствительным индикатором воздействия биотических и абиотических факторов среды на региональном и локальном уровнях [4]. С началом глобального потепления климата в мире настолько активно развернулись исследования верхних границ горных систем, что к настоящему времени в зарубежной литературе появилось более 20 обзоров по этой тематике (см., например, [3, 5–7]). В обзорах акцентировалось, что для лучшего понимания причинно-следственных связей динамики границы и ее отклика на изменения окружающей среды и климата важно изучать верхнюю границу леса на локальном и даже микромасштабном уровнях [7].

В России учениками и последователями С.Г. Шиятова наиболее изучена верхняя граница леса на Урале (см. [8–10]). Также подобные исследования проводились в Хибицах [11], на Кавказе [12], плато Путорана [13, 14], в Кузнецком Алатау [15], горах Южной Сибири [16], Прибайкалье [17] и др. В Горном Алтае изучены структура и особенности формирования древостоев хвойных на границе леса за 200 лет [18] и динамика заселения лесотундрового экотона [19] на Северо-Чуйском хребте, а также особенности образова-

ния и функционирования разных видов кулис на г. Красная [20]. На Катунском хребте динамику верхней границы леса не изучали.

Цель настоящей работы – описать временную динамику верхней границы леса в ороклиматических условиях Катунского хребта на примере горно-ледникового бассейна Аккем.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Динамику верхней границы леса в ороклиматических условиях Катунского хребта изучали на его северном макросклоне, в горно-ледниковом бассейне Аккем, расположенном в наиболее высокой части хребта. В бассейне развит высокогорный глубоко расчлененный альпийский рельеф. На склонах отмечены скальные выходы, осыпи, участки травянистых тундр, леса, пятна петрофитной растительности.

Растительный покров связан с охлаждающим влиянием ледников г. Белуха, распространяющимся на десятки километров вниз по долине р. Аккем. Верхняя граница леса образована кедром сибирским (*Pinus sibirica* Du Tour) и лиственницей сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.). В бассейне распространены лиственнично-кедровые и кедровые разнотравно-зеленомошные и бруснично-зеленомошные леса.

По данным ГМС Аккем (49°55' с.ш., 86°32' в.д., 2050 м над ур. м., 1951–2023 гг.), климат бассейна характеризуется низкими зимними (от –15.1 до –17.0°C), летними (от +7.9 до +9.5°C) и среднего-

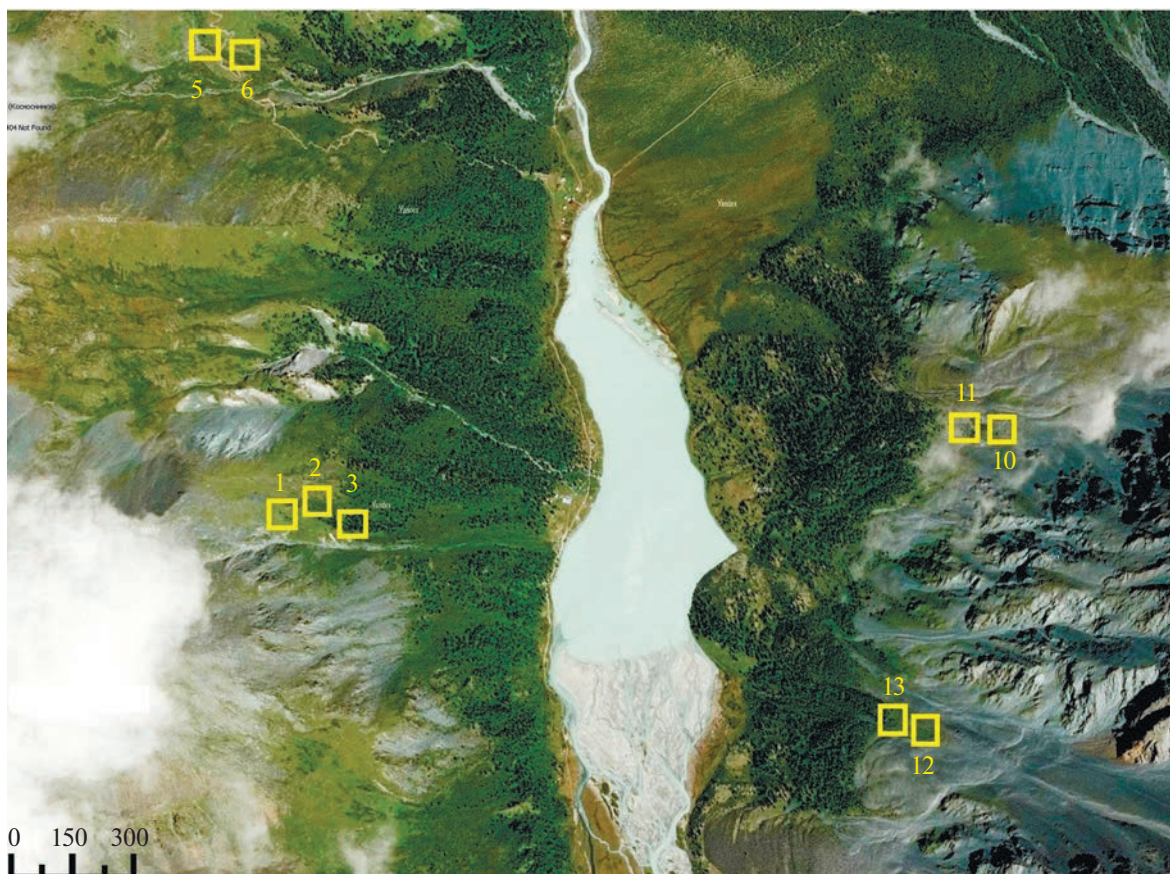


Рис. 1. Спутниковое изображение горно-ледникового бассейна Аккем (Катунский хребет, Горный Алтай). Квадратами показано расположение пробных площадей, рядом указан их номер.

довой (-3.8°C) температурами; годовая сумма осадков 550 мм, из которых 55% выпадает летом и только 4% зимой.

Для оценки динамики верхней границы леса на восточном и западном склонах долины от границы сомкнутых лесов до границы отдельных деревьев и подроста кедра и лиственницы были заложены 4 высотных профиля на высотах 2190–2400 м над ур. м. (рис. 1), включающих 9 пробных площадей (ПП) размером 20×40 м (табл. 1). На каждой ПП проведен сплошной пересчет взрослых деревьев и подроста (239 и 123 экз. соответственно). К подросту отнесены молодые особи высотой менее 1.5 м и возрастом менее 50 лет. Для определения возраста у 52 деревьев и крупного подроста взяты керны максимально близко к поверхности земли. Для более точного его установления измеряли ширину годовичных колец на установке LINTAB с точностью 0.01 мм, затем полученные ряды перекрестно датировали для выявления ложных и выпавших колец [21]. Возраст определяли по сдвину годовичным кольцам с учетом поправки на количество колец, отсутствующих на керне у сердцевины, и на высоту отбора керна [22]. Возраст мелкого подроста (98 модельных особей)

устанавливали по годовичным приростам стволика с контролем по годовичным кольцам. Фиксировались живые и погибшие особи подроста. Тесноту связи между количеством появившихся деревьев по пятилетним периодам и средними значениями температуры и осадков за текущие и предыдущие пятилетия по отдельным месяцам, холодному (ноябрь–март) и теплему (июнь–август) периодам оценивали с помощью коэффициента корреляции Спирмена (R) – в статье приведены только его достоверные значения (при $p < 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Верхняя граница в горно-ледниковом бассейне Аккем занимает полосу выше сомкнутых лесов на высотах от 2190 до 2400 м над ур. м. (см. табл. 1). На восточном склоне первые единичные деревья лиственницы появились 120 лет назад, на западном – 230 (годы ранее 1890 г., т.е. более 120 лет назад, на рис. 2 и 3 не приводятся). Динамика заселения кедра и лиственницы за последние 120 лет синхронна на восточном и западном склонах: с 1920-х по 1970-е гг. наблюдается монотонное увеличение плотности деревьев, с 1980-х по 2000-е –

Таблица 1. Характеристика пробных площадей и собранного материала в горно-ледниковом бассейне Аккем (Катунский хребет, Горный Алтай)

№ п.п.	Абсолютная высота, м	Крутизна склона, град	Категория древесной растительности	Древостой		Подрост	Кол-во взрослых деревьев, экз
				состав (по запасу)	плотность, экз/га	плотность, экз/га	
Восточный склон							
1	2370	25–30	Одиночные деревья	9К1Л	75	150	18
5	2340	10	Одиночные деревья	8Л2К	125	100	10
2	2330	30	Разреженная группа деревьев	10К + Л	125	350	62
6	2330	5–7	Плотная группа деревьев	10К	450	550	39
3	2320	30	Плотная группа деревьев	10К	507	767	27
Западный склон							
10	2290	10–20	Одиночные деревья	ед.Л	33	200	3
12	2200	25–35	Одиночные деревья	9Л1К	125	350	16
11	2265	2–5	Разреженная группа деревьев	10Л + К	433	600	36
13	2190	25–30	Разреженная группа деревьев	7Л3К	300	750	28

увеличение плотности подроста, в 2010-е – резкое уменьшение этого показателя (рис. 2а, 2б).

Проведенные исследования показали, что плотные группы деревьев (сомкнутость крон 0.4–0.5, расстояние между деревьями менее 5 м) на высотах 2320–2330 м над ур. м. отмечены только на восточном склоне. Они представляют собой кулисы, вытянутые вдоль склона с довольно высокой плотностью (450–500 экз/га) деревьев кедра при полном отсутствии лиственницы. В процессе формирования групп выделяются три этапа: 1900–1930-е гг. – постоянно низкая плотность деревьев (13–26 экз/га), 1940–1970-е и 1980–

2000-е гг. – увеличение этого показателя (от 52 до 142 экз./га и от 65 до 194 экз/га соответственно) (рис. 3в, табл. 1).

Разреженные группы деревьев из кедра и лиственницы (сомкнутость крон 0.2–0.3, расстояние между деревьями 5–10 м) располагаются на высотах 2320–2330 м над ур. м. на восточном и 2190–2265 м на западном склонах. Плотность деревьев

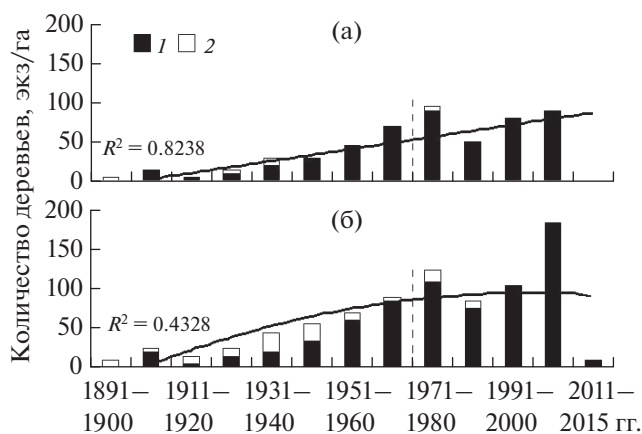


Рис. 2. Время появления деревьев и подроста кедра (1) и лиственницы (2) на восточном (а) и западном (б) склонах в горно-ледниковом бассейне Аккем (Катунский хребет) за период 1891–2015 гг. Вертикальная пунктирная линия разделяет взрослые деревья и подрост. Приведена сплошная линия тренда и величина достоверности аппроксимации R^2 .

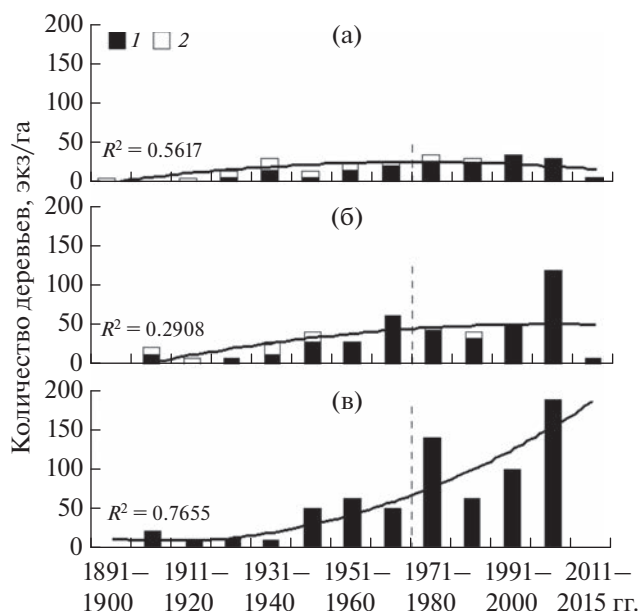


Рис. 3. Время появления деревьев и подроста кедра (1) и лиственницы (2) в горно-ледниковом бассейне Аккем (Катунский хребет) за период 1891–2015 гг.: а – одиночные деревья, б – разреженные, в – плотные группы. Вертикальная пунктирная линия разделяет взрослые деревья и подрост.

на восточном склоне (125 экз/га) более чем в 2 раза ниже, чем на западном (300–433 экз/га). Особенности формирования разреженных групп деревьев иные, чем плотных: в 1900–1970-е гг. отмечена невысокая плотность деревьев кедр и лиственницы (20–60 экз/га), а с 1980-х гг. резко повышается плотность подроста кедр – от 47 до 120 экз/га, подрост лиственницы единичен (рис. 3б, табл. 1).

Формирование групп деревьев на восточном и западном склонах имеет свои особенности. На восточном склоне в 1902 г. первыми заселились 2 дерева кедр (113 лет), ставшие «ядром» зарождения самой старой плотной группы, а в 1929 г., через 27 лет, появилось еще одно дерево кедр (86 лет). В 1950–1960-е гг. заметно увеличилось количество молодых деревьев, в 1990–2000-е гг. – подрост кедр. На западном склоне в 1918 и 1932 гг. «ядром» самой старой разреженной группы выступили лиственницы (97 лет и 83 года), в 1980–2000 гг. появился густой подрост кедр, с 1990-х подрост лиственницы отсутствует.

Одиночные деревья кедр и лиственницы (со-мкнутость крон до 0.1, расстояние между деревьями более 10 м) произрастают на высотах 2340–2370 м над ур. м. на восточном и 2200–2290 м на западном склонах; выше (до 2440 м над ур. м.) поднимается только подрост кедр на восточном склоне. Плотность одиночных деревьев на обоих склонах была низкой на протяжении последних 120 лет (5–23 экз/га – у кедр, 5–14 – у лиственницы). Деревья кедр появились в 1920-х гг., лиственницы – в 1890-х гг. (см. рис. 3а). Подрост кедр обилен, подрост лиственницы старше 30 лет единичен, а более молодой отсутствует.

В настоящее время 80–115-летние деревья кедр и лиственницы в плотных группах генеративные: они могут участвовать в поддержании существования группы собственным семенным материалом. Репродуктивная граница обоих видов в бассейне Аккем проходит на высоте 2370 м над ур. м.

ОБСУЖДЕНИЕ

Важнейшим фактором, определяющим динамику верхней границы леса, является температура воздуха [5], что отмечено в Альпах [6, 7], Хиби-нах [11], на Южном Урале [9]. При этом она играет различную роль при заселении лиственниц на разных временных интервалах и разных высотных уровнях экотона верхней границы леса на плато Путорана [14]. Корреляционный анализ показал, что в горно-ледниковом бассейне Аккем температура довольно слабо влияет на появление деревьев в погодичной динамике ($R = 0.27$ для марта, 0.30 – для августа, 0.32 – для ноября только на западном склоне). Увеличение плотности подрост кедр на верхней границе бассейна Ак-

кем с 1980-х гг., особенно на западном склоне, связано с началом потепления климата, инструментально зафиксированного на Алтае [23], тогда как подрост лиственницы в эти годы был крайне немногочисленным, а с 1990-х гг. ее возобновление прекратилось (см. рис. 2а, 2б). Примечательно, что с 1970-х гг. повышалась плотность подрост хвойных на верхних границах разных горных систем: в Горном Алтае на Северо-Чуйском хребте [18, 19], в Альпах [6], на Урале на склонах с более тонким снежным покровом [10]. Во всех регионах ускорение темпов заселения склонов связывали с потеплением климата [2], а региональные/локальные вариации этого процесса – с защищенностью микроместообитаний от ветра, толщиной снежного покрова и температурой почвы [10]. Следует заметить, что более ранний пик появления хвойных деревьев на верхней границе, зафиксированный в Альпах в 1920–1940-е гг. [6], отмечен нами для лиственницы в 1920-х и кедр в 1930-х гг. на Северо-Чуйском хребте [18, 19], на Катунском хребте отсутствовал.

Другим важным фактором является количество летних и зимних осадков [7]. Например, высказано предположение о связи верхней границы распространения пихты на Кавказе с режимом летнего увлажнения [12], выявлена положительная связь плотности деревьев на границе леса с высотой снежного покрова [6] и температурой почвы [10]. По нашим данным, на более сухом восточном склоне количество появившихся деревьев достоверно больше зависит от суммы осадков июня 5-летнего периода, предшествовавшего их появлению ($R = 0.76$), чем текущего ($R = 0.55$), а на более влажном западном склоне – от предшествовавшего пятилетия ($R = 0.53$). В то же время на восточном склоне появление деревьев зависит от суммы зимних осадков ($R = 0.77$ для января, 0.55 – для периода с ноября по март), а на западном такая связь отсутствует. Группы деревьев на верхней границе на восточном склоне сформировались в понижениях рельефа глубиной до 2 м, где вследствие метелевого переноса накапливался снег, что способствовало формированию плотных кулис вдоль склона, а на открытых участках, где снежный покров постоянно сдувался, подрост элиминировал. Наибольшее количество погибших молодых особей кедр наблюдалось среди одиночных деревьев, а наименьшее – в плотных группах. Отмеченное резкое снижение плотности подрост в 2010–2015 гг. (см. рис. 2, 3) вызвано, вероятно, малоснежными холодными зимами в 2011, 2012, 2014 гг., когда температуры января–февраля были ниже среднемноголетней на 4.4–5.8°C, а суммы осадков составляли 20–40% от нормы.

Подобная роль снежного покрова в сохранении подрост лиственницы отмечена в экотоне верхней границы на Приполярном Урале [24].

Тесную связь появления деревьев и снега фиксировали также на верхней границе в Хибинах [11], на Южном Урале [9], при формировании разных видов кулис на г. Красная в Горном Алтае [20].

Еще один влияющий на динамику верхней границы фактор – экзогенные гравитационные процессы [25]. Зафиксированные нами оползневые явления в бассейне Аккем ограничивают продвижение деревьев вверх, снижая абсолютную высоту верхней границы леса на западном склоне по сравнению с восточным. Разница таких высот в настоящее время составляет 80 м.

Следует отметить, что формирование верхней границы леса на склонах происходит в основном за счет возобновления кедр. Аналогичная закономерность отмечена на верхних границах на Северо-Чуйском хребте [19] и г. Красная [20]. Предполагается, что возобновление лиственницы на верхней границе в Прибайкалье увеличилось с 1980-х гг. за счет повышения сумм осадков в зимний период [17], в бассейне Аккем не нашло подтверждения.

Тренды временной динамики верхней границы леса в бассейне Аккем (см. рис. 2, 3) свидетельствуют о том, что за последние 120 лет появление деревьев идет наиболее активно в плотных группах и слабо – среди одиночных деревьев. Это согласуется с выявленной в Хибинах [11] и на г. Красная в Горном Алтае [20] закономерностью по преимущественному заселению участков между уже сформировавшимися группами деревьев, чем открытых участков на горных склонах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Верхняя граница леса в горно-ледниковом бассейне Аккем (Катунский хребет) занимает полосу выше сомкнутых лесов на восточном склоне на высотах 2320–2370 м, на западном – на 2190–2290 м над ур. м. Среднемесячные температуры с учетом их вертикальных градиентов [26] на верхнем пределе распространения взрослых деревьев кедр и лиственницы (2370 над ур. м.) составляют +6.6°C для июня, +7.9°C – для июля и +6.3°C – для августа, что и определяет современную температурную границу их произрастания. На восточном склоне первые единичные деревья на верхней границе появились только 120 лет назад, на западном – на 110 лет раньше (230 лет). С 1980-х гг. плотность подроста кедр растет, подрост лиственницы с 1990-х гг. отсутствует. Результаты, полученные в ходе исследования в ороклиматических условиях горно-ледникового бассейна, уточняют общую картину формирования верхней границы леса за столетний период, важны для понимания продвижения границы в условиях близости ледников и активных оползневых процессов, могут дополнить модели реакции высокогорных экоси-

стем на изменения климата, позволят выполнить достоверные прогнозы изменений окружающей среды.

Исследование было поддержано Министерством науки и высшего образования Российской Федерации (госзадание ИМКЭС СО РАН, регистрационный номер проекта № 121031300226-5, FWRG–2021–0003). Авторы благодарят к.б.н. А.Ю. Бочарова и к.б.н. М.Н. Белову за помощь в сборе полевого материала. Также выражаем благодарность анонимному рецензенту, чьи ценные замечания и советы способствовали улучшению статьи.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов и подтверждают, что работа не содержит исследований с участием людей или животных в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 209 с.
2. Grace J., Berninger F., Nagy L. Impacts of climate change on the tree line // *Ann. Bot.* 2002. V. 90. № 4. P. 537–544. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf222>
3. Kullman L. A review and analysis of factual change on the max rise of the swedish scandes treeline, in relation to climate change over the past 100 years // *J. Ecol. Nat. Res.* 2018. V. 2. № 6. Article 000150. P. 1–16. <https://doi.org/10.23880/jenr-16000150>
4. Kim J.-W., Lee J.-S. Dynamics of alpine treelines: positive feedbacks and global, regional and local controls // *J. Ecol. Environ.* 2015. V. 38. № 1. P. 1–14. <https://doi.org/10.5141/ecoenv.2015.001>
5. Harsch M.A., Hulme P.E., McGlone M.S., Duncan R.P. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming // *Ecol. Let.* 2009. V. 12. № 10. P. 1040–1049. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01355.x>
6. Holtmeier F.-K., Broll G. Altitudinal and polar treelines in the northern hemisphere – causes and response to climate change // *Polarforschung.* 2010. V. 79. № 3. P. 139–153. <https://doi.org/10.2312/polarforschung.79.3.139>
7. Holtmeier F.-K., Broll G. Treeline research – from the roots of the past to present time. A review // *Forests.* 2020. V. 11. № 1. Article 38. P. 1–31. <https://doi.org/10.3390/f11010038>
8. Шиятов С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 1986. 136 с.
9. Моисеев П.А., ван дер Меер М., Риглинг А., Шевченко И.Г. Влияние изменений климата на формирование поколений ели сибирской в подгольцовых древостоях Южного Урала // *Экология.* 2004. № 3. С. 1–9. [Moiseev P.A., van der Meer M., Rigling A., Shevchenko I.G. Effect of climatic changes on the formation of Siberian spruce generations in subglotsy tree stands of the Southern Urals // *Russ. J. Ecol.* 2004. V. 35. № 3. P. 163–171.]

10. *Hagedorn F., Shiyatov S.G., Mazepa V.S.* et al. Treeline advances along the Urals mountain range – driven by improved winter conditions? // *Glob. Change Biol.* 2014. V. 20. № 11. P. 3530–3543. <https://doi.org/10.1111/gcb.12613>
11. *Моисеев П.А., Галимова А.А., Бубнов М.О.* и др. Динамика древостоев и их продуктивности на верхнем пределе произрастания в Хибинах на фоне современных изменений климата // *Экология.* 2019. № 5. С. 341–355. [*Moiseev P.A., Galimova A.A., Bubnov M.O.* et al. Tree stands and their productivity dynamics at the upper growing limit in Khibiny on the background of modern climate changes // *Russ. J. Ecol.* 2019. V. 50. № 5. P. 431–444.] <https://doi.org/10.1134/S106741361905008>
12. *Акатов П.В.* Изменение верхней границы распространения древесных видов растений на Западном Кавказе (бассейн р. Белой) в связи с современным потеплением климата // *Экология.* 2009. № 1. С. 37–43. [*Akatov P.V.* Changes in the upper limits of tree species distribution in the Western Caucasus (Belaya river basin) related to recent climate warming // *Russ. J. Ecol.* 2009. V. 40. № 1. P. 33–38.] <https://doi.org/10.1134/S1067413609010056>
13. *Kirdyanov A.V., Hagedorn F., Knorre A.A.* et al. 20th century tree-line advance and vegetation changes along an altitudinal transect in the Putorana Mountains, northern Siberia // *Boreas.* 2012. V. 41. № 1. P. 56–67. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.2011.00214.x>
14. *Григорьев А.А., Дэви Н.М., Кукарских В.В.* и др. Структура и динамика древостоев верхней границы леса в западной части плато Путорана // *Экология.* 2019. № 4. С. 243–254. [*Grigor'ev A.A., Devi N.M., Kukarskikh V.V.* et al. Structure and dynamics of tree stands at the upper timberline in the western part of the Putorana Plateau // *Russ. J. Ecol.* 2019. V. 50. № 4. P. 311–322.] <https://doi.org/10.1134/S1067413619040076> <https://doi.org/10.1134/S0367059719040073>
15. *Петров И.А., Харук В.И., Двинская М.Л., Им С.Т.* Реакция хвойных экотона альпийской лесотундры Кузнецкого Алатау на изменение климата // *Сиб. экол. журн.* 2015. Т. 22. № 4. С. 518–527. <https://doi.org/10.15372/sej20150403>
16. *Kharuk V.I., Im S.T., Dvinskaya M.L., Ranson K.J.* Climate-induced mountain tree-line evolution in southern Siberia // *Scand. J. For. Res.* 2010. V. 25. № 5. P. 446–454. <https://doi.org/10.1080/02827581.2010.509329>
17. *Воронин В.И., Осколков В.А., Буянтуев В.А., Сизых А.П.* Тенденции динамики верхней границы леса в высокогорьях Северного Прибайкалья // *Сиб. лесн. журн.* 2016. № 4. С. 77–85. <https://doi.org/10.15372/SJFS20160408>
18. *Тимошок Е.Е., Филимонова Е.О., Пропастилова О.Ю.* Структура и формирование древостоев хвойных в экотоне верхней границы древесной растительности Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай) // *Экология.* 2009. № 3. С. 187–194. [*Timoshok E.E., Filimonova E.O., Propastilova O.Yu.* Structure and formation of conifer stands in the upper timberline ecotone on the North Chuya Ridge, Central Altai // *Russ. J. Ecol.* 2009. V. 40. № 3. P. 172–179.] <https://doi.org/10.1134/S1067413609030059>
19. *Тимошок Е.Е., Николаева С.А., Тимошок Е.Н.* и др. Экологический мониторинг автотрофного блока наземных экосистем в Северо-Чуйском центре оледенения (Центральный Алтай) // *Сиб. экол. журн.* 2022. № 3. С. 249–262. [*Timoshok E.E., Nikolaeva S.A., Timoshok E.N.* et al. Environmental monitoring of the autotrophic section of terrestrial ecosystems in the Severo-Chuisky glaciation center (central Russian Altai Mountains) // *Contemp. Probl. Ecol.* 2022. V. 15. № 3. P. 201–211.] <https://doi.org/10.1134/S199542552203012X>
20. *Kharuk V.I., Im S.T., Dvinskaya M.L.* et al. Tree wave migration across an elevation gradient in the Altai Mountains, Siberia // *J. Mt. Sci.* 2017. V. 14. № 3. P. 442–452. <https://doi.org/10.1007/s11629-016-4286-7>
21. *Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В.* и др. Методы дендрохронологии. Ч. 1. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации. Красноярск: Изд-во КрасГУ, 2000. 80 с.
22. *Николаева С.А., Савчук Д.А.* Оценка методов дендроиндикации при датировании экзогенных гравитационных процессов прошлого в верховьях р. Актру (Горный Алтай) // *Изв. РАН. Сер. геогр.* 2021. Т. 85. № 3. С. 392–404. <https://doi.org/10.31857/S2587556621030110>
23. Изменение климата и его воздействие на экосистемы, население и хозяйство российской части Алтае-Саянского экорегиона: Оценочный доклад. М.: WWF России, 2011. 168 с.
24. *Григорьев А.А., Моисеев П.А., Нагимов З.Я.* Динамика верхней границы древесной растительности в высокогорьях Приполярного Урала под влиянием современного изменения климата // *Экология.* 2013. № 4. С. 284–295. [*Grigor'ev A.A., Moiseev P.A., Nagimov Z.Y.* Dynamics of the timberline in high mountain areas of the nether-Polar Urals under the influence of current climate change // *Russ. J. Ecol.* 2013. V. 44. № 4. P. 312–323.] <https://doi.org/10.1134/S1067413613040061>
25. *Leonelli G., Pelfini M., Morra di Cella U., Garavaglia V.* Climate warming and the recent treeline shift in the European Alps: The role of geomorphological factors in high-altitude sites // *Ambio.* 2021. V. 40. № 3. P. 264–273. <https://doi.org/10.1007/s13280-010-0096-2>
26. *Севастьянов В.В.* Климат высокогорных районов Алтая и Саян. Томск: Изд-во ТГУ, 1998. 201 с.

УДК 574:615.9+504.5:631.4:[546.47+546.56]

РОЛЬ ЦИНКА В СНИЖЕНИИ ТОКСИЧНОСТИ МЕДИ ДЛЯ РАСТЕНИЙ И МИКРООРГАНИЗМОВ В ТЕХНОГЕННО ЗАГРЯЗНЕННЫХ ПОЧВАХ: ОБЗОР

© 2023 г. Э. А. Довлетярова^а, Т. А. Дубровина^а, Е. Л. Воробейчик^б, Ю. А. Крутяков^{с, д},
Х. Санта-Круз^е, К. Яньез^з, А. Неаман^{г, *}

^аДепартамент ландшафтного проектирования и устойчивых экосистем,
Российский университет дружбы народов, Россия 117198 Москва, ул. Миклухо-Маклая, 6

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

^сМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Россия 119991 Москва, Ленинские горы, 1

^дНациональный исследовательский центр “Курчатовский институт”,
Россия 123182 Москва, пл. Академика Курчатова, 1

^еФакультет сельскохозяйственных и ветеринарных наук, Университет Винья-дель-Мар,
Чили 2520000 Винья-дель-Мар, ул. Агуа Санта, 7055

^зИнститут биологии, Папский католический университет Вальпараисо,
Чили 2340000 Вальпараисо, просп. Универсидад, 330

^гФакультет сельскохозяйственных наук, Университет Тарапака,
Чили 1000000 Арика, просп. 18 Сентября, 2222

*e-mail: alexander.neaman@gmail.com

Поступила в редакцию 26.04.2023 г.

После доработки 08.06.2023 г.

Принята к публикации 18.07.2023 г.

Обзор посвящен проблеме антагонизма металлов при полиэлементном загрязнении почв выбросами промышленных предприятий. Обсуждается, что известный эффект снижения цинком токсичности меди в водных экосистемах может быть распространен на почву. Описаны результаты нескольких исследований, в которых доказано снижение цинком токсичности меди для растений и микроорганизмов в почвах, загрязненных выбросами медной горнодобывающей промышленности в центральном районе Чили. Рассмотрены механизмы взаимодействия металлов в почвах (модель наземного биотического лиганда, концепция интенсивности/емкости/количества). Обсуждены перспективы дальнейших исследований снижения токсичности меди в техногенно загрязненных почвах.

Ключевые слова: тяжелые металлы, антагонизм элементов, медь, цинк, техногенно загрязненные почвы, искусственно загрязненные почвы

DOI: 10.31857/S0367059723060045, **EDN:** BFLNRE

Загрязнение почв металлами – серьезная угроза для окружающей среды, требующая поиска управляющих решений, в том числе по снижению токсичности металлов в почвах, сохранению экосистемных сервисов и обеспечению производства безопасной сельскохозяйственной продукции. Масштабы загрязнения планеты металлами очень велики: по современному оценкам, на Земле существует уже более 5 млн загрязненных участков общей площадью 20 млн га [1].

Чаще всего выбросы промышленных предприятий загрязняют среду одновременно несколькими металлами. Это обусловлено тем, что, как правило, исходное сырье содержит не только целевой металл, но и сопутствующие элементы.

Например, используемые для добычи меди сульфидные руды включают также и другие халькофильные элементы (т.е. ассоциированные с природными соединениями серы), в частности Zn, As, Cd, Hg и Pb [2]. Поэтому моноэлементное загрязнение можно считать, скорее, исключением, чем правилом.

С точки зрения поведения поллютантов в среде, полиэлементное загрязнение отличается от моноэлементного тем, что в первом случае поступающие с выбросами элементы могут взаимодействовать друг с другом, а не только с уже присутствующими в среде автохтонными элементами и соединениями. Такое взаимодействие может быть трех типов: суммация, усиление токсиче-

ского воздействия (синергизм) и ослабление (антагонизм) [3]. Чаще всего – из-за отсутствия необходимой информации – “по умолчанию” принимают модель суммации, реже рассматривают синергизм [4–6], еще реже – антагонизм [6, 7]. Тем не менее последний вариант важен, поскольку может найти практическое применение за счет использования положительных эффектов снижения токсичности целевого поллютанта элементами-антагонистами. Данный обзор посвящен именно этому аспекту взаимодействия металлов при полиэлементном загрязнении – их антагонизму.

В обзоре основное внимание уделено загрязнению почв медью. Хорошо известно, что медь – жизненно необходимый элемент для растений, животных и микроорганизмов, но он может быть токсичным, если присутствует в среде в высоких концентрациях. Обзор базируется на пока немногочисленных экспериментальных данных для почв, загрязненных выбросами медной горнодобывающей промышленности в центральном районе Чили.

Рассмотрение антагонизма металлов невозможно без более широкого взгляда на проблему. Поэтому мы обсуждаем различия токсических эффектов, возникающих в искусственно и техногенно загрязненных почвах. Кроме того, рассматриваем, какой именно пул металлов (свободные ионы, обменная фракция или валовое содержание) лучше всего детерминирует токсичность меди в почве по отношению к растениям и микроорганизмам. Также мы намечаем перспективы дальнейших исследований, в том числе с точки зрения практического применения.

Оговоримся, что для обозначения рассматриваемой группы загрязняющих веществ используют разные термины – “тяжелые металлы”, “следовые элементы”, “потенциально токсичные элементы” и др. Хотя в научной литературе и регламентирующих природоохранную деятельность документах наиболее распространен термин “тяжелые металлы”, он не рекомендован Международным союзом теоретической и прикладной химии (IUPAC) из-за своей неопределенности [8]. Другие термины пока не стали общеупотребимыми и также критикуются [9]. Поэтому далее в работе для краткости использован относительно нейтральный термин “металл” для обозначения потенциально токсичных металлов.

МОДЕЛИ БИОТИЧЕСКОГО ЛИГАНДА

Теоретической основой для анализа механизмов взаимодействия металлов служит модель биотического лиганда (Biotic Ligand Model, BLM) [10]. Первоначально она была разработана для водных систем применительно к ионам Ca^{2+} ,

Na^+ , Cl^- , HCO_3^- и др. [11]. В дальнейшем область применения BLM была расширена за счет анализа поведения металлов в водной среде. В частности, BLM использовали для количественной оценки влияния химического состава водной среды на биодоступность металлов и их переход из одной формы в другую. Под биотическими лигандами понимаются точки абсорбции поллютантов, например участки на поверхности жабр (у водных организмов именно жабры – основной орган-мишень, через который металлы проникают в организм [12]). Применительно к рассматриваемому нами случаю катионы других металлов могут конкурировать с Cu^{2+} за биотические лиганды и тем самым снижать ее токсичность.

Эмпирической основой для обсуждаемой теоретической конструкции послужили многочисленные данные о снижении цинком токсичности меди для водных организмов. Так, протекторное действие цинка было продемонстрировано для фитопланктона [13], ряски [14, 15], моллюсков [16] и рыб [17]. Кроме того, для условий гидропоники показано, что цинк может снижать токсичность меди и в отношении наземных растений, в частности салата-латука [18–20].

По аналогии с BLM для почв была предложена модель наземного биотического лиганда (Terrestrial Biotic Ligand Model, TBLM) [21]. Однако почва более сложная система по сравнению с водной средой из-за наличия нескольких фаз – твердой, жидкой и газообразной. Поэтому в почвах более сложны и механизмы взаимодействия металлов. Они будут рассмотрены далее при обсуждении концепции интенсивности/емкости/количества.

Важно подчеркнуть, что TBLM тестировали только на искусственно загрязненных почвах, т.е. исходно чистых и загрязненных специально в ходе экспериментов [22]. Как мы обсуждаем ниже, существуют значительные трудности при экстраполяции результатов работ с искусственно загрязненными почвами на реальные условия загрязнения почв от выбросов промышленных предприятий [23].

ИСКУССТВЕННО И ТЕХНОГЕННО ЗАГРЯЗНЕННЫЕ ПОЧВЫ

Несмотря на чрезвычайно большое число работ по токсичности металлов в почвах, их большинство базируется на лабораторных или натуральных экспериментах с искусственным загрязнением субстратов. Обычная схема таких экспериментов включает добавление в исходно незагрязненную почву растворимых солей металлов, причем чаще всего формируют серию вариантов с увеличивающимися концентрациями. Однако исследователи неоднократно обнаруживали очень большие – иногда на порядки величин – различия между

оценками токсичности, которые получены в экспериментах с искусственно и техногенно загрязненными почвами. В наших обзорах [24, 25] были обобщены результаты экотоксикологических исследований, оценивавших концентрации половинного эффекта (полуэффективные концентрации) металлов для растений и микроорганизмов, полученные с использованием искусственно и техногенно загрязненных почв. На рис. 1 представлен пример для откликов растений в качестве индикатора токсичности: в среднем значения EC_{50} меди (валовое содержание) в искусственно загрязненных почвах были существенно и статистически значимо ниже, чем в техногенно загрязненных.

Данное несоответствие экотоксикологи связывают с тем, что токсичность зависит от времени пребывания металла в почвах — процесса, называемого “старением” [26]. Действительно, при искусственном загрязнении металлы находятся в почве, как правило, несколько месяцев, редко — несколько лет, тогда как на территориях, подверженных загрязнению от выбросов промышленных предприятий, — несколько десятилетий, иногда даже столетий. Хотя концепция “старения” металлов в почвах была предложена еще в 1990-е годы [27], до сих пор нет полного понимания физических, химических и биологических процессов, которые управляют превращением ионов металлов в менее мобильные или так называемые “фиксированные” формы [26]. Возможными причинами “старения” металлов могут быть сорбция металлов на неорганических и органических компонентах твердой фазы почвы, а также осаждение металлов в виде малорастворимых форм. Для этих процессов необходим длительный промежуток времени, исчисляемый годами и десятилетиями.

Еще одна возможная причина расхождений оценок токсичности на основе экспериментов с искусственно и техногенно загрязненными почвами — исходно разная химическая форма металлов, вносимых искусственно и поступающих с промышленными выбросами. Например, в одной из наших работ [28] результаты электронно-зондового микроанализа показали, что основные фазы-носители мышьяка в исследованных техногенно загрязненных почвах — это малорастворимые оксиды железа и сульфиды меди. В то же время в искусственно загрязненные почвы, как правило, добавляют растворимые соединения мышьяка (арсенат калия или натрия) [29].

Аналогична ситуация с различием реакции искусственно и техногенно загрязненных почв на внесение различных мелиорантов. Например, в экспериментах с искусственным загрязнением субстратов добавление в почву сульфата кальция снижало токсичность кадмия [30] и свинца [31] для растений, возможно, из-за антагонистиче-

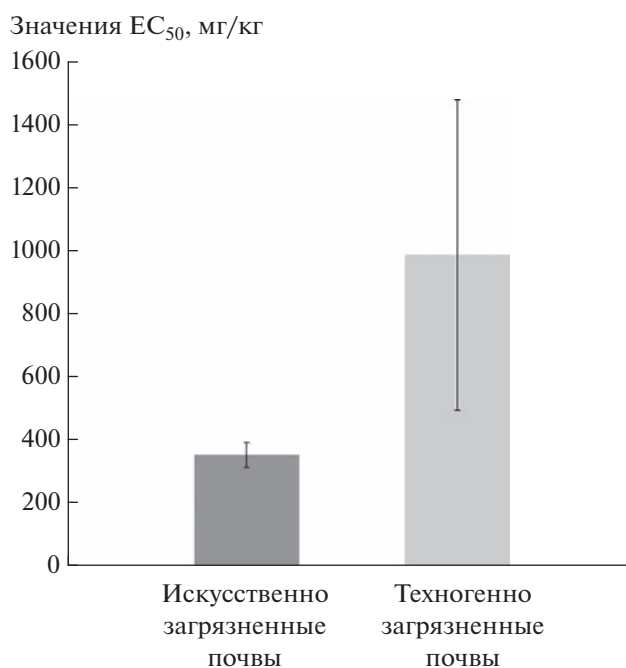


Рис. 1. Сравнение средних полуэффективных концентраций (EC_{50}) меди (валовое содержание) для откликов растений в искусственно ($n = 4$) и техногенно ($n = 7$) загрязненных почвах (ANOVA: различия статистически значимы, $p < 0.05$) по данным обзоров [24, 25]. Планки погрешностей — стандартное отклонение.

ского взаимодействия кальция с ионами металлов. Однако эксперименты с использованием техногенно загрязненных почв показали, что добавление в почву сульфата кальция наоборот увеличило токсичность металлов для растений [32]. Этот результат может быть связан с тем, что кальций вытесняет катионы металлов из почвенного поглощающего комплекса, а поскольку сульфат кальция, в отличие от карбоната кальция [33], не повышает pH почвы, не происходит иммобилизации металлов. Поэтому добавление в почву сульфата кальция увеличило доступность металлов для растений в техногенно загрязненных почвах.

Оба примера — по разнице оценок полулетальных концентраций и снижению токсичности мелиорантами — подчеркивают приоритет для экологических исследований использования нативных почв, подверженных многолетнему поступлению промышленных выбросов, по сравнению с искусственно загрязненными субстратами. Это важно и для изучения поведения металлов в почвах, и поиска закономерностей их транслокации в растения и почвообитающие организмы, и выявления факторов биодоступности и токсичности металлов [34, 35]. Хотя многие исследователи декларируют важность использования именно техногенно загрязненных почв в экотоксикологических исследованиях [36], в большинстве случаев, к сожалению,

такой подход остается лишь декларацией и редко реализуется на практике.

Одна из причин такой ситуации связана со сложностью вычленения вкладов отдельных металлов в общую токсичность почвы. В некоторой степени преодолеть эту сложность позволяет детальный анализ химического состава тканей организмов. Например, для условий полиметаллического загрязнения с превалированием меди было продемонстрировано [37], что ответные реакции растений теснее всего коррелировали с концентрацией именно меди в тканях, тогда как корреляция с другими металлами была слабой. Другой подход к выявлению ведущего токсиканта заключается в сравнении регрессионных зависимостей реакции организмов от содержания разных элементов в почве. Например, в экспериментах с дождевым червем *Eisenia fetida* линейный регрессионный анализ показал, что количество продуцируемых коконов связано с валовым содержанием в почве мышьяка, а не других элементов [38]. Этот результат оказался неожиданным, поскольку предполагалось, что в загрязненных выбросами медной промышленности почвах наиболее токсичной будет медь.

К сожалению, далеко не всегда на основе таких подходов удастся выявить ведущий токсикант в случае полиметаллического загрязнения. Часто реакции объектов биоты в экотоксикологических экспериментах одинаково хорошо коррелируют с содержанием нескольких металлов в почве [39, 40].

ПОЧВЕННЫЕ ПУЛЫ МЕТАЛЛОВ

Хорошо известно, что валовое содержание элементов питания в почвах недостаточно для прогнозирования их потенциальной доступности для растений [41]. Это же касается и металлов: общепринято, что их валовое содержание недостаточно для прогнозирования потенциальной токсичности субстратов [42]. Существует много примеров, когда при очень высоком валовом содержании металлов в почве не было проявлений токсичности. Приведем один из них, касающийся почв, загрязненных деятельностью Каргалинских рудников в Оренбургской области, где в XVIII–XX вв. велась добыча и выплавка меди [43]. До сих пор на поверхности почв обнаруживаются осколки медной руды, содержащей малахит ($\text{CuCO}_3 \cdot \text{Cu}(\text{OH})_2$). Оказалось, что, несмотря на чрезвычайно высокое валовое содержание меди в исследованных почвах (~10 г/кг), концентрация ее обменной формы была очень низкой (<0.5 мг/кг) [44]. Показательно, что высокое валовое содержание меди в исследованных почвах не влияло на рост растений: такая низкая фитотоксичность загрязненных почв может быть объяснена слабой растворимостью малахита [44].

В течение последних десятилетий неоднократно предпринимались попытки прогнозировать содержание в почве биодоступной фракции металлов путем анализа корреляций между откликами организмов и различными пулами металлов в почве [45]. К настоящему времени достигнут консенсус в том, что обменные формы металлов, т.е. фракция, извлекаемая химически неагрессивными нейтральными солями (например, 0.05 М раствором CaCl_2 или 0.01 N раствором KNO_3), наиболее информативны для оценки их токсичности в почвах [46]. Например, при работе с техногенно загрязненными почвами на основе анализа корреляций между концентрациями и откликами растений было установлено [47], что именно обменная форма меди в почве – лучший индикатор фитотоксичности по сравнению с валовым содержанием и другими пулами этого элемента в почве. Альтернативный подход к оценке потенциальной токсичности заключается в использовании показателя активности свободных ионов металла в почвенном растворе [48].

С другой стороны, нельзя игнорировать и другие пулы металлов. В обзоре [25] представлены результаты исследований, анализирующих корреляции между откликами разных объектов биоты и основными пулами металлов в почве. Хотя полученные данные противоречивы, большинство рассмотренных в обзоре [25] исследований демонстрируют, что по валовому содержанию металлов также можно предсказывать отклики растений и микроорганизмов, причем почти столь же успешно, как и в случае биодоступных фракций (свободные ионы, водорастворимые и обменные формы). Ниже мы обсудим, как эти результаты согласуются с концепцией интенсивности/емкости/количества.

КОНЦЕПЦИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ/ЕМКОСТИ/КОЛИЧЕСТВА

Концепция интенсивности/емкости/количества исходно была предложена для описания процессов поглощения питательных элементов растениями [49]. В ней интенсивность – концентрация элемента в почвенном растворе, количество – валовое содержание элемента в почве, а емкость – буферная способность почвы, определяющая кинетику высвобождения ионов из твердой фазы почвы в почвенный раствор. Считается, что находящиеся в почвенном растворе металлы доступны корням в любой момент времени.

Таким образом, поглощение элементов растениями зависит не только от их концентраций в почвенном растворе (интенсивности), но также от валового содержания элементов в почве (количества) и кинетики их высвобождения из твердой фазы почвы в почвенный раствор (емкости). Это

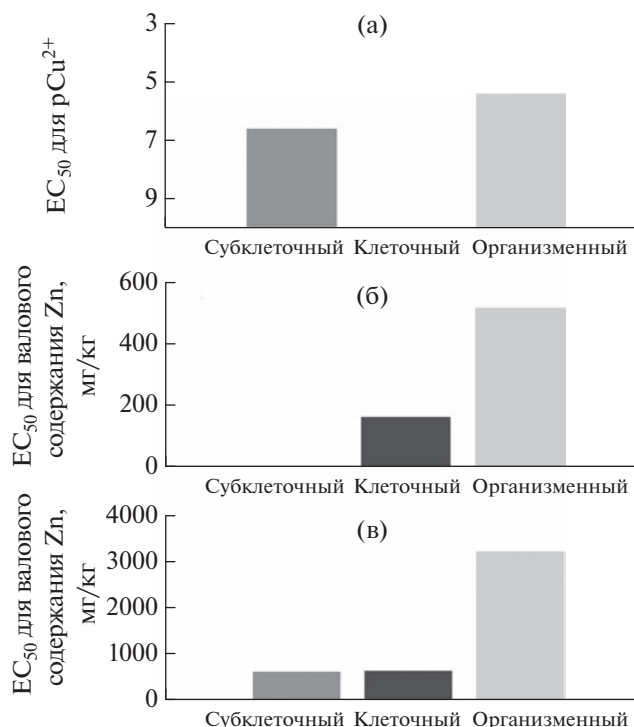


Рис. 2. Сравнение полуэффективных концентраций (EC_{50}) для откликов разных уровней биологической организации в техногенно загрязненных почвах: а – EC_{50} активности меди для откликов *Helianthus annuus* [71], б – EC_{50} валового содержания цинка для откликов *Eisenia fetida* [72], в – для *Lumbricus rubellus* [51]. Значения для pCu^{2+} представлены в обратном порядке, чтобы подчеркнуть, что более высокий столбик означает более высокую активность свободного иона Cu^{2+} .

же верно и для фитотоксичности металлов в почве, которая таким же образом определяется факторами интенсивности/емкости/количества [39]. Логично предположить, что те же факторы влияют на токсичность металлов не только для растений, но и для обитающих в почве микроорганизмов.

Итак, токсичность металлов в почве может зависеть от различных пулов металлов. В конечном итоге поглощение металлов корнями и их токсичность для растений зависят от содержания ионов металлов в почвенном растворе. Однако высвобождение ионов в почвенный раствор определяется валовым содержанием металлов и факторами, контролирующими кинетику их перехода из твердой фазы в жидкую. Именно по этой причине валовое содержание металлов может предсказывать отклики растений и микроорганизмов столь же хорошо, как и биодоступные фракции.

СРАВНЕНИЕ ЭКОТОКСИЧНОСТИ МЕДИ И ЦИНКА

Единичное значение эффективной концентрации для конкретного вида организмов и конкретного параметра отклика явно недостаточно для сравнения экотоксичности разных металлов. Надежнее усреднять значения эффективных концентраций для разных видов и разных показате-

лей отклика [50]. В табл. 1 приведены усредненные данные по экотоксичности меди и цинка в техногенно загрязненных почвах, базирующиеся на материалах обзора [25]. Под “экстрагируемыми” формами подразумеваются данные, которые авторы выразили в мг/кг почвы, а под “растворимыми” – в мкг/л почвенного раствора или экстрагента; pMe^{2+} – это отрицательный десятичный логарифм активности иона Cu^{2+} или Zn^{2+} (как и в случае pH, более низкое значение pMe^{2+} соответствует более высокой активности свободного иона металла).

Данные разных исследований (см. табл. 1) были очень вариabельными, а при их агрегации обнаружено много пробелов, что не позволило выявить статистически значимые различия для всех сравнений. Тем не менее можно утверждать, что цинк менее токсичен для растений и беспозвоночных по сравнению с медью. Данные по активности свободных ионов также подтверждают эту тенденцию (но нам известно лишь единственное исследование, в котором эффективные уровни оценены для свободных ионов цинка). Для микроорганизмов такой анализ провести невозможно из-за недостатка данных.

С другой стороны, подход с “тотальным” усреднением полуэффективных концентраций

Таблица 1. Эффективные концентрации (EC₁₀ и EC₅₀) различных почвенных пулов меди и цинка для растений и беспозвоночных в техногенно загрязненных почвах, учитывающая все уровни организации живого и только организменный уровень, на основании данных обзора [25]

Металл	Все уровни организации				Только организменный уровень биологической организации			
	растения		беспозвоночные		растения		беспозвоночные	
	EC ₁₀	EC ₅₀	EC ₁₀	EC ₅₀	EC ₁₀	EC ₅₀	EC ₁₀	EC ₅₀
Cu	369 ± 151	987 ± 491	233 ± 218 A**	458 ± 461 A***	391 ± 139	991 ± 489	253 ± 187 A*	544 ± 494 A***
Zn	217	1561 ± 2987	716 ± 295 B**	1779 ± 1091 B***	217	1472 ± 3154	716 ± 295 B*	2294 ± 1343 B***
Валовое содержание, мг/кг								
Cu	–	330 ± 520	–	398	–	330 ± 520	–	398
Zn	–	317 ± 901	–	70 ± 98	–	330 ± 929	–	70 ± 98
Экстрагируемая форма, мг/кг								
Cu	289 ± 31	382 ± 213 A***	–	–	391	348 ± 232 A**	–	–
Zn	275 ± 177	4117 ± 2052 B***	–	21135 ± 28093	275 ± 177	4117 ± 2052 B**	–	21135 ± 28093
Растворенная форма, мкг/л								
Cu	7.3 ± 0.3	6.1 ± 0.3	–	–	6.9	6.1	–	–
Zn	–	3.4	–	–	–	3.4	–	–
Активность свободного иона, рМе ²⁺								

Примечание. Приведено среднее арифметическое ± стандартное отклонение. Заглавные буквы в столбце для определенного пула металлов указывают на статистически значимые различия между металлами (* $p < 0.1$, ** $p < 0.05$, *** $p < 0.01$).

игнорирует концепцию иерархического каскада биологических реакций на вызывающие стресс факторы, согласно которой устойчивость к вызванному металлами стрессу коррелирует с уровнем организации живого [51]. Как правило, низкие уровни (субклеточный, клеточный и организменный) более чувствительны к стрессу по сравнению с более высокими (популяционный и ценотический) [51]. На рис. 2 в усредненном виде представлены значения EC_{50} для различных пулов металлов с учетом разных уровней организации живого. Полученный ряд подтверждает закономерность, выявленную для других стрессоров – увеличение порогов токсичности металлов при повышении уровня организации живого: субклеточный < клеточный < организменный.

Таким образом, усреднение значений эффективных концентраций для параметров разных уровней организации живого может искажать оценки токсичности металлов. Однако большинство исследований токсичности меди и цинка касаются откликов только организменного уровня, а работ на других уровнях недостаточно для их отдельного анализа [25]. Тем не менее анализ данных только для организменного уровня не изменил интерпретацию результатов табл. 1, позволяя утверждать, что цинк менее токсичен для растений и беспозвоночных по сравнению с медью.

АНТАГОНИЗМ МЕДИ И ЦИНКА

Взаимодействие цинка с другими металлами относительно хорошо изучено на клеточном и организменном уровнях. Известно, что цинк способен противодействовать окислительному стрессу, вызванному кадмием [52–55]. Он может защищать липиды от окислительной деградации, вызванной кадмием и медью, а также может увеличивать биосинтез антиоксидантных ферментов [15, 56, 57]. Высказано предположение [58], что Zn^{2+} может конкурировать с Cu^{2+} за одни и те же функциональные группы клеточных мембран или белков. Следствием этого может быть то, что Zn^{2+} ингибирует поглощение Cu^{2+} растениями [59]. Физико-химические свойства Cu^{2+} и Zn^{2+} близки [60], что и объясняет их антагонистические взаимодействия.

В работе [61] показано, что использование содержащих цинк удобрений подавляет поглощение меди растениями риса, т.е. демонстрирует антагонистическое взаимодействие между цинком и медью. К сожалению, исследований взаимодействия цинка с металлами в загрязненных почвах мало. Нам известны только три работы, использующие техногенно загрязненные почвы и непосредственно рассматривающие протекторное действие цинка в отношении токсичности меди. Рассмотрим подробнее результаты этих исследований.

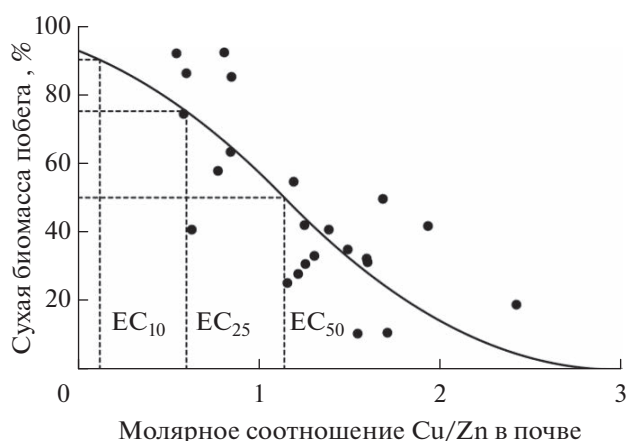


Рис. 3. Сухая масса побега фасоли в зависимости от молярного соотношения Cu/Zn по данным работы [62].

В работе [62] в качестве параметра отклика была использована эффективность симбиотической азотфиксации бактериями рода *Rhizobium*. Принцип метода очень прост: фасоль выращивали в вегетационных сосудах с перлитом (т.е. без почвы) и орошали стерильным безазотным питательным раствором; далее тестируемые образцы почвы вносили в вегетационные сосуды в качестве инокулята. Поскольку симбиотическая азотфиксация – это единственный источник азота в такой системе, сухую массу побегов можно использовать как критерий ее эффективности. Анализировали сельскохозяйственные почвы, загрязненные выбросами медной горнодобывающей промышленности центрального района Чили.

Известно, что высокие концентрации меди и цинка ингибируют азотфиксацию в почвах, причем медь более токсична по сравнению с цинком. Так, полуэффективная концентрация (EC_{50}) для валового содержания металлов в обогащенных осадком сточных вод сельскохозяйственных почвах по отношению к симбиотической азотфиксации клевера в случае цинка была равна 334 мг/кг, а в случае меди – 99 мг/кг [63]. В другой работе [64] минимальная действующая концентрация цинка по отношению к азотфиксации клевера оказалась еще выше – 614–876 мг/кг. В почвах, тестируемых в обсуждаемой работе [62], в большинстве случаев валовое содержание меди превышало указанный порог токсичности для симбиотической азотфиксации, тогда как валовое содержание цинка было значительно ниже. Это позволило считать, что содержание цинка в изученных почвах не достигает токсичного уровня для симбиотической азотфиксации.

Полученные в работе [62] результаты представлены на рис. 3: выявлена четкая обратная зависимость между сухой массой побега фасоли и молярным отношением Cu/Zn, тогда как связь с

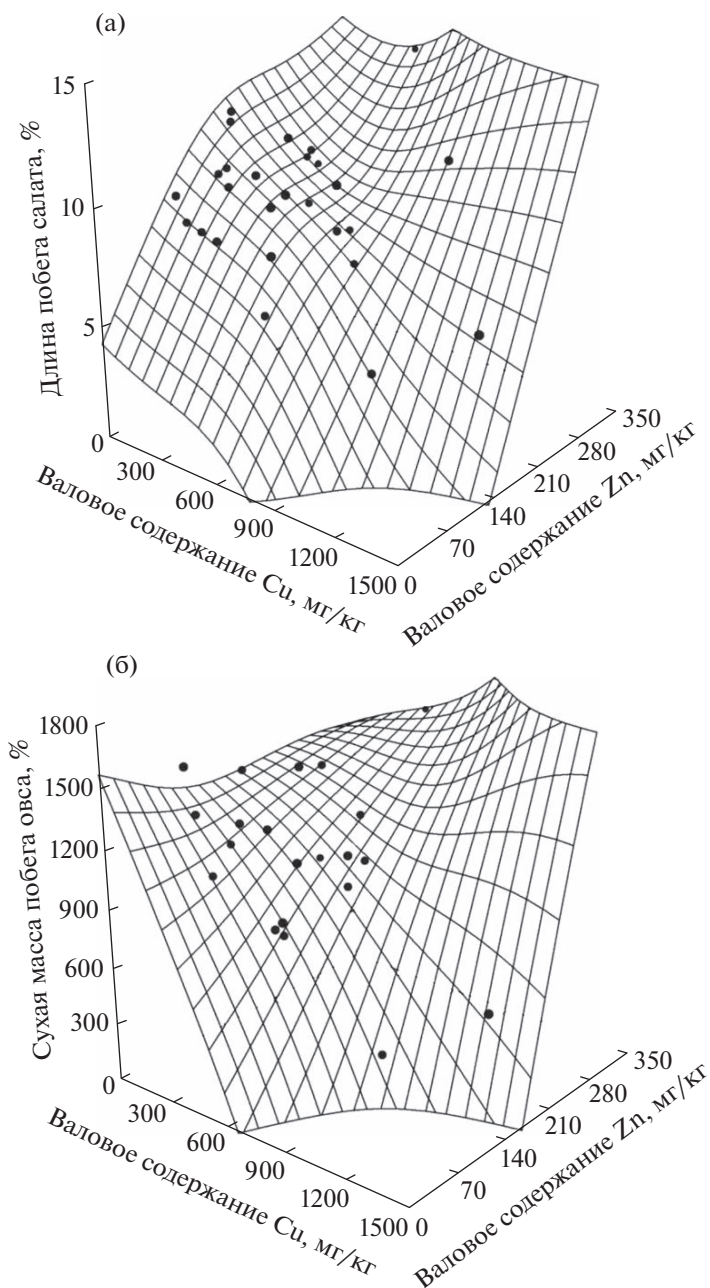


Рис. 4. Зависимость длины побега салата (а) и сухой массы побега овса (б) от валового содержания меди и цинка в почве по данным работы [67].

валовым содержанием меди была статистически незначимой. Другими словами, токсичность начинает проявляться тогда, когда содержание в почве меди уже не “уравновешивается” цинком. Использованное в [62] соотношение Cu/Zn по своему смыслу аналогично соотношению $(Ni + Cu)/(Ca + Mg)$, предложенному в работах [65, 66] для почв, загрязненных выбросами медно-никелевого комбината на Кольском полуострове. Однако в [62] соотношение Cu/Zn лучше

объясняло варьирование параметров отклика по сравнению с соотношениями Cu/Ca и Cu/Mg .

В работах [67] и [68] показано протекторное действие цинка в отношении токсичности меди для ростовых откликов растений. При использовании сельскохозяйственных почв, загрязненных выбросами медной горнодобывающей промышленности в Чили [67], наблюдали отрицательный (токсичный) эффект валового содержания меди в почве и положительный (защитный) эффект валового содержания цинка в почве по отношению

Таблица 2. Регрессионные зависимости ростовых откликов растений от содержания меди и цинка в почве по данным работы [67]

Предиктор	Уравнение регрессии	R^2	p
Салат, длина побега			
Валовая Cu	$10.80 - 0.004 \text{ Cu}$	0.20	0.019
Валовый Zn	Статистически незначимо	—	—
Валовые Cu и Zn	$8.00 - 0.005 \text{ Cu} (p = 0.001) + 0.021 \text{ Zn} (p = 0.003)$	0.45	0.001
Cu/Zn	$11.44 - 0.810 \text{ Cu/Zn}$	0.38	0.001
Овес, длина побега			
Валовая Cu	$10.94 - 0.005 \text{ Cu}$	0.28	0.015
Валовый Zn	Статистически незначимо	—	—
Валовые Cu и Zn	$8.27 - 0.006 \text{ Cu} (p = 0.002) + 0.020 \text{ Zn} (p = 0.013)$	0.49	0.002
Cu/Zn	$11.37 - 0.822 \text{ Cu/Zn}$	0.39	0.003
Овес, сухая масса побега			
Валовая Cu	Статистически незначимо	—	—
Валовый Zn	Статистически незначимо	—	—
Валовые Cu и Zn	$0.13 - 0.0001 \text{ Cu} (p = 0.032) + 0.0006 \text{ Zn} (p = 0.060)$	0.30	0.043
Cu/Zn	$0.22 - 0.022 \text{ Cu/Zn}$	0.23	0.028

Примечание. Указан коэффициент детерминации (R^2) и уровень значимости (p).

к росту побегов салата и овса (рис. 4, табл. 2). Эти результаты также послужили основанием для рекомендации использовать молярное отношение Cu/Zn в почве в качестве предиктора токсичности [67]. Важно, что отношение Cu/Zn в почве лучше объясняло рост растений по сравнению с валовым содержанием меди (см. табл. 2). В работе [68] отношение концентраций Cu/Zn в тканях растений хорошо объясняло рост райграса.

Для сравнения толерантности объектов биоты к металлам можно использовать полуэффективное отношение Cu/Zn ($ЭC_{50}$), которое было введено по аналогии с полуэффективной концентрацией. Для симбиотической азотфиксации оно оказалось равно 1.2 (см. рис. 3), для скорости роста овса и салата — 5.9 и 7.0 соответственно (рис. 5). Эти результаты хорошо соотносятся с другими исследованиями, в которых продемонстрирована большая чувствительность почвенных микроорганизмов к металлам по сравнению с растениями [48, 69].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ: ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Наш обзор выявил существенные пробелы в современных представлениях об антагонизме меди и цинка в техногенно загрязненных почвах, несмотря на определенный потенциал практического использования этого феномена. Такая ситуация контрастирует с относительно хорошей

изученностью вопроса для водных экосистем. Дальнейшие исследования в рамках обсуждаемой проблематики могут развиваться по нескольким направлениям.

Во-первых, рассмотренные в обзоре результаты касаются снижения цинком токсичности меди только для микроорганизмов и растений, причем по ограниченному набору откликов. Важно не только расширить спектр тестируемых откликов микроорганизмов и растений, но и вовлекать в такие работы другие объекты биоты. В частности, перспективным представляется проведение экспериментов с дождевыми червями: в работе [70] доказано протекторное действие цинка на поглощение кадмия дождевыми червями при обогашении почв осадком сточных вод, что дает основание предполагать аналогичные эффекты и в отношении меди.

Во-вторых, обсуждаемые в обзоре исследования включают очень ограниченный набор почв и вариантов промышленного загрязнения — фактически только почвы одного типа в одном природном районе. Перспективно увеличение разнообразия тестируемых ситуаций как в отношении свойств почв (гранулометрический состав, содержание органического вещества, кислотно-основные свойства) и природных условий, так и разных вариантов загрязняющих среду предприятий.

Наконец, в-третьих, перспективны исследования эффектов искусственного внесения добавок

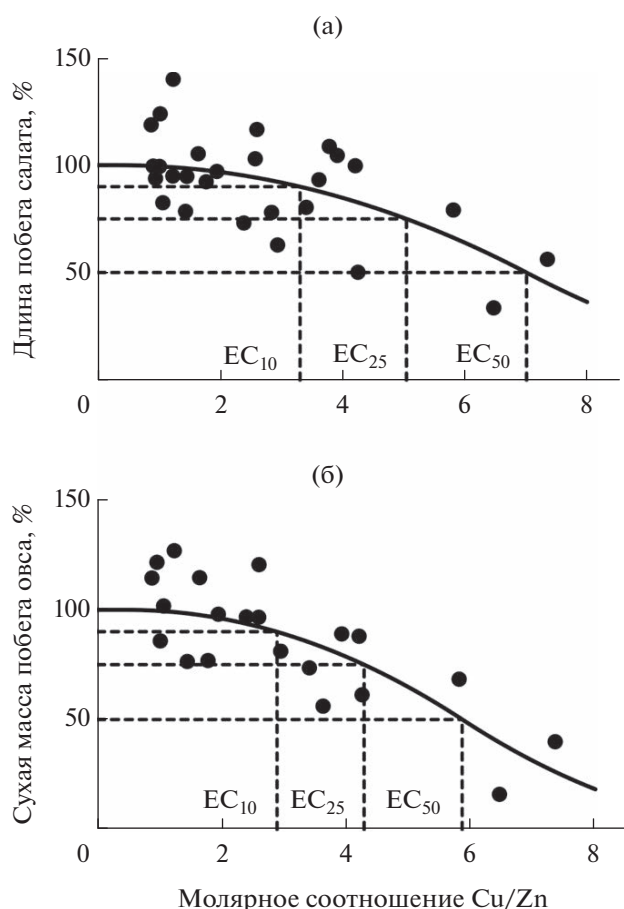


Рис. 5. Длина побега салата (а) и сухая масса побега овса (б) в зависимости от молярного соотношения Cu/Zn по данным работы [67].

цинка, например цинковых удобрений ($ZnSO_4$), для снижения токсичности меди. На удивление, такой подход никогда не тестировался для техногенно загрязненных почв. Важно оценить, в том числе в экономических терминах, его эффективность при ремедиации, а также выявить ограничения метода (в частности, уровни загрязнения почв цинком, при которых применение цинковых удобрений еще имеет смысл).

Обзор подготовлен при частичной финансовой поддержке FONDECYT (проект № 1200048). Выражаем признательность двум анонимным рецензентам за замечания. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Liu L.W., Li W., Song W.P., Guo M.X. Remediation techniques for heavy metal-contaminated soils: Principles and applicability // *Science of the Total Environment*. 2018. V. 633. P. 206–219. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.03.161>

2. Wieser P.E., Jenner F.E. Chalcophile Elements: Systematics and Relevance // *Encyclopedia of Geology* (Second Edition). Eds. Alderton D., Elias S.A. 2021. P. 67–80.
3. Preston S., Coad N., Townend J. et al. Biosensing the acute toxicity of metal interactions: Are they additive, synergistic, or antagonistic? // *Environmental Toxicology and Chemistry*. 2000. V. 19. № 3. P. 775–780. <https://doi.org/10.1002/etc.5620190332>
4. Cedergreen N. Quantifying synergy: A systematic review of mixture toxicity studies within environmental toxicology // *PloS One*. 2014. V. 9. № 5. Article e96580. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096580>
5. Escher B.I., Stapleton H.M., Schymanski E.L. Tracking complex mixtures of chemicals in our changing environment // *Science*. 2020. V. 367. № 6476. P. 388–392. <https://doi.org/10.1126/science.aay6636>
6. Bart S., Short S., Jager T. et al. How to analyse and account for interactions in mixture toxicity with toxicokinetic-toxicodynamic models // *Science of the Total Environment*. 2022. V. 843. Article 157048. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.157048>
7. De Oliveira V.H., Tibbett M. Cd and Zn interactions and toxicity in ectomycorrhizal basidiomycetes in axenic culture // *PeerJ*. 2018. V. 6. Article e4478. <https://doi.org/10.7717/peerj.4478>
8. Duffus J.H. “Heavy metals” a meaningless term? (IUPAC Technical Report) // *Pure and Applied Chemistry*. 2002. V. 74. P. 793–807. <https://doi.org/10.1351/pac200274050793>
9. Hodson M.E. Heavy metals - geochemical bogey men? // *Environmental Pollution*. 2004. V. 129. № 3. P. 341–343. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2003.11.003>
10. Koptsik S.V., Koptsik G.N. Assessment of current risks of excessive heavy metal accumulation in soils based on the concept of critical loads: A review // *Eurasian Soil Science*. 2022. V. 55. № 5. P. 627–640. <https://doi.org/10.1134/s1064229322050039>
11. Paquin P.R., Gorsuch J.W., Apte S. et al. The biotic ligand model: a historical overview // *Comparative Biochemistry and Physiology C-Toxicology & Pharmacology*. 2002. V. 133. № 1–2. P. 3–35. [https://doi.org/10.1016/s1532-0456\(02\)00112-6](https://doi.org/10.1016/s1532-0456(02)00112-6)
12. Moiseenko T.I. Bioavailability and ecotoxicity of metals in aquatic systems: Critical contamination levels // *Geochemistry International*. 2019. V. 57. № 7. P. 737–750. <https://doi.org/10.1134/s0016702919070085>
13. Bræk G.S., Jensen A., Mohus Å. Heavy metal tolerance of marine phytoplankton. III. Combined effects of copper and zinc ions on cultures of four common species // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1976. V. 25. № 1. P. 37–50. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0022-0981-\(76\)90074-5](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0022-0981-(76)90074-5)
14. Dirilgen N., Inel Y. Effects of zinc and copper on growth and metal accumulation in duckweed, *Lemna minor* // *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*. 1994. V. 53. № 3. P. 442–449. <https://doi.org/10.1007/bf00197238>
15. Upadhyay R., Panda S.K. Zinc reduces copper toxicity induced oxidative stress by promoting antioxidant de-

- fense in freshly grown aquatic duckweed *Spirodela polyrrhiza* L // Journal of Hazardous Materials. 2010. V. 175. № 1-3. P. 1081–1084.
<https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2009.10.016>
16. *Otiolaju A.A.* Evaluation of the joint-action toxicity of binary mixtures of heavy metals against the mangrove periwinkle *Tympanotonus fuscatus* var *radula* (L.) // Ecotoxicology and Environmental Safety. 2002. V. 53. № 3. P. 404–415.
[https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0147-6513-\(02\)00032-5](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0147-6513-(02)00032-5)
 17. *Obiakor M.O., Ezeonyejiaku C.D.* Copper-zinc coergisms and metal toxicity at predefined ratio concentrations: Predictions based on synergistic ratio model // Ecotoxicology and Environmental Safety. 2015. V. 117. P. 149–154.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2015.03.035>
 18. *Le T.T.Y., Vijver M.G., Kinraide T.B.* et al. Modelling metal-metal interactions and metal toxicity to lettuce *Lactuca sativa* following mixture exposure (Cu^{2+} – Zn^{2+} and Cu^{2+} – Ag^{+}) // Environmental Pollution. 2013. V. 176. P. 185–192.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2013.01.017>
 19. *Versieren L., Smets E., De Schampheleere K.* et al. Mixture toxicity of copper and zinc to barley at low level effects can be described by the Biotic Ligand Model // Plant and Soil. 2014. V. 381. № 1–2. P. 131–142.
<https://doi.org/10.1007/s11104-014-2117-6>
 20. *Liu Y., Vijver M.G., Peijnenburg W.J.G.M.* Comparing three approaches in extending biotic ligand models to predict the toxicity of binary metal mixtures (Cu–Ni, Cu–Zn and Cu–Ag) to lettuce (*Lactuca sativa* L.) // Chemosphere. 2014. V. 112. P. 282–288.
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2014.04.077>
 21. *Thakali S., Allen H., Di Toro D.* et al. A terrestrial biotic ligand model. 1. Development and application to Cu and Ni toxicities to barley root elongation in soils. // Environmental Science & Technology. 2006. V. 40. P. 7085–7093.
<https://doi.org/10.1021/es061171s>
 22. *Smolders E., Oorts K., van Sprang P.* et al. Toxicity of trace metals in soil as affected by soil type and aging after contamination: Using calibrated bioavailability models to set ecological soil standards // Environmental Toxicology and Chemistry. 2009. V. 28. № 8. P. 1633–1642.
<https://doi.org/10.1897/08-592.1>
 23. *Neaman A., Selles I., Martínez C.E., Doveltyarova E.A.* Analyzing soil metal toxicity: Spiked or field-contaminated soils? // Environmental Toxicology and Chemistry. 2020. V. 39. P. 513–514.
<https://doi.org/10.1002/etc.4654>
 24. *Santa-Cruz J., Vasenev I.I., Gaete H.* et al. Metal ecotoxicity studies with spiked versus field-contaminated soils: Literature review, methodological shortcomings and research priorities // Russian Journal of Ecology. 2021. V. 52. № 6. P. 478–484.
<https://doi.org/10.1134/S1067413621060126>
 25. *Santa-Cruz J., Peñaloza P., Korneykova M.V., Neaman A.* Thresholds of metal and metalloid toxicity in field-collected anthropogenically contaminated soils: A review // Geography, Environment, Sustainability. 2021. V. 14. № 2. P. 6–21.
<https://doi.org/10.24057/2071-9388-2021-023>
 26. *McBride M.B., Cai M.F.* Copper and zinc aging in soils for a decade: Changes in metal extractability and phytotoxicity // Environmental Chemistry. 2016. V. 13. № 1. P. 160–167.
<https://doi.org/10.1071/en15057>
 27. *Ford R.G., Bertsch P.M., Farley K.J.* Changes in transition and heavy metal partitioning during hydrous iron oxide aging // Environmental Science & Technology. 1997. V. 31. № 7. P. 2028–2033.
<https://doi.org/10.1021/es960824+>
 28. *Ávila G., Gaete H., Morales M., Neaman A.* Reproducción de *Eisenia fetida* en suelos agrícolas de áreas mineras contaminadas por cobre y arsénico // Pesquisa Agropecuaria Brasileira. 2007. V. 42. № 3. P. 435–441.
<https://doi.org/10.1590/S0100-204X2007000300018>
 29. *Fischer E., Koszorus L.* Sublethal effects, accumulation capacities and elimination rates of As, Hg and Se in the manure worm, *Eisenia fetida* (Oligochaeta, Lumbricidae) // Pedobiologia. 1992. V. 36. № 3. P. 172–178.
 30. *Abbas M.S., Akmal M., Ullah S.* et al. Effectiveness of zinc and gypsum application against cadmium toxicity and accumulation in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Communications in Soil Science and Plant Analysis. 2017. V. 48. № 14. P. 1659–1668.
<https://doi.org/10.1080/00103624.2017.1373798>
 31. *Rehman M.Z.U., Rizwan M., Ali S.* et al. Contrasting effects of organic and inorganic amendments on reducing lead toxicity in wheat // Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology. 2017. V. 99. № 5. P. 642–647.
<https://doi.org/10.1007/s00128-017-2177-4>
 32. *Dubrovina T.A., Losev A.A., Karpukhin M.M.* et al. Gypsum soil amendment in metal-polluted soils—an added environmental hazard // Chemosphere. 2021. V. 281. Article 130889.
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.130889>
 33. *Koptsik G.N., Koptsik S.V., Smirnova I.E.* Alternative technologies for remediation of technogenic barrens in the Kola Subarctic // Eurasian Soil Science. 2016. V. 49. № 11. P. 1294–1309.
<https://doi.org/10.1134/s1064229316090088>
 34. *Neaman A.* Metal phytoextraction from polluted soils: A utopian idea // Idesia (Chile). 2022. V. 40. № 4. P. 2–5.
<https://doi.org/10.4067/S0718-34292022000400002>
 35. *Neaman A.* Soil metals // Idesia (Chile). 2022. V. 40. № 2. P. 2–6.
<https://doi.org/10.4067/S0718-34292022000200002>
 36. *Nahmani J., Hodson M.E., Black S.* A review of studies performed to assess metal uptake by earthworms // Environmental Pollution. 2007. V. 145. № 2. P. 402–424.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2006.04.009>
 37. *Verdejo J., Ginocchio R., Sauvé S.* et al. Thresholds of copper phytotoxicity in field-collected agricultural soils exposed to copper mining activities in Chile // Ecotoxicology and Environmental Safety. 2015. V. 122. P. 171–177.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2015.07.026>
 38. *Bustos V., Mondaca P., Sauvé S.* et al. Thresholds of arsenic toxicity to *Eisenia fetida* in field-collected agricultural

- soils exposed to copper mining activities in Chile // *Eco-toxicology and Environmental Safety* 2015. V. 122. P. 448–454.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2015.09.009>
39. Prudnikova E.V., Neaman A., Terekhova V.A. et al. Root elongation method for the quality assessment of metal-polluted soils: Whole soil or soil-water extract? // *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*. 2020. V. 20. P. 2294–2303.
<https://doi.org/10.1007/s42729-020-00295-x>
40. Zhikharev A.P., Sahakyan L., Tepanosyan G. et al. Metal phytotoxicity thresholds in copper smelter-contaminated soils // *Idesia (Chile)*. 2022. V. 40. № 3. P. 135–143.
<https://doi.org/10.4067/S0718-34292022000300135>
41. Artemyeva Z.S., Frid A.S., Titova V.I. The migration availability of potassium to plants on loamy soils // *Agrokhimiya*. 2019. V. 7. P. 16–26.
<https://doi.org/10.1134/s0002188119070032>
42. Il'in V.B. Heavy metals in the soil-crop system // *Eurasian Soil Science*. 2007. V. 40. № 9. P. 993–999.
<https://doi.org/10.1134/s1064229307090104>
43. Garcia J.M.V., Navarrete M.I.M., Saez J.A.L., Morencos I.D. Environmental impact of copper mining and metallurgy during the Bronze Age at Kargaly (Orenburg region, Russia) // *Trabajos de Prehistoria*. 2010. V. 67. № 2. P. 511–544.
<https://doi.org/10.3989/tp.2010.10054>
44. Dovletyarova E.A., Zhikharev A.P., Polyakov D.G. et al. Extremely high soil copper content, yet low phytotoxicity: A unique case of monometallic soil pollution at Kargaly, Russia // *Environmental Toxicology and Chemistry*. 2023. V. 42. № 3. P. 707–713.
<https://doi.org/10.1002/etc.5562>
45. Sauvé S., Cook N., Hendershot W.H., McBride M.B. Linking plant tissue concentrations and soil copper pools in urban contaminated soils // *Environmental Pollution*. 1996. V. 94. № 2. P. 153–157.
[https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(96\)00081-4](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(96)00081-4)
46. Kabata-Pendias A. Soil-plant transfer of trace elements – An environmental issue // *Geoderma*. 2004. V. 122. P. 143–149.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.01.004>
47. Lillo-Robles F., Tapia-Gatica J., Díaz-Sieffer P. et al. Which soil Cu pool governs phytotoxicity in field-collected soils contaminated by copper smelting activities in central Chile? // *Chemosphere*. 2020. V. 242. Article 125176.
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.125176>
48. Sauvé S., Dumestre A., McBride M., Hendershot W. Derivation of soil quality criteria using predicted chemical speciation of Pb²⁺ and Cu²⁺ // *Environmental Toxicology and Chemistry*. 1998. V. 17. № 8. P. 1481–1489.
<https://doi.org/10.1002/etc.5620170808>
49. Echevarria G., Morel J.L., Fardeau J.C., Leclerc-Cessac E. Assessment of phytoavailability of nickel in soils // *Journal of Environmental Quality*. 1998. V. 27. № 5. P. 1064–1070.
<https://doi.org/10.2134/jeq1998.00472425002700050011x>
50. Checkai R., Van Genderen E., Sousa J.P. et al. Deriving site-specific clean-up criteria to protect ecological receptors (plants and soil invertebrates) exposed to metal or metalloid soil contaminants via the direct contact exposure pathway // *Integrated Environmental Assessment and Management*. 2014. V. 10. № 3. P. 346–357.
<https://doi.org/10.1002/ieam.1528>
51. Spurgeon D.J., Ricketts H., Svendsen C. et al. Hierarchical responses of soil invertebrates (earthworms) to toxic metal stress // *Environmental Science & Technology*. 2005. V. 39. № 14. P. 5327–5334.
<https://doi.org/10.1021/es050033k>
52. Hassan M.J., Zhang G., Wu F. et al. Zinc alleviates growth inhibition and oxidative stress caused by cadmium in rice // *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 2005. V. 168. P. 255–261.
<https://doi.org/10.1002/jpln.200420403>
53. Milone M.T., Sgherri C., Clijsters H., Navari-Izzo F. Antioxidative responses of wheat treated with realistic concentration of cadmium // *Environmental and Experimental Botany*. 2003. V. 50. № 3. P. 265–276.
[https://doi.org/10.1016/s0098-8472\(03\)00037-6](https://doi.org/10.1016/s0098-8472(03)00037-6)
54. Venkatachalam P., Jayaraj M., Manikandan R. et al. Zinc oxide nanoparticles (ZnONPs) alleviate heavy metal-induced toxicity in *Leucaena leucocephala* seedlings: A physiochemical analysis // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2017. V. 110. P. 59–69.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.08.022>
55. Zhao A.Q., Tian X.H., Lu W.H. et al. Effect of zinc on cadmium toxicity in winter wheat // *Journal of Plant Nutrition*. 2011. V. 34. № 9–11. P. 1372–1385.
<https://doi.org/10.1080/01904167.2011.580879>
56. Cakmak I. Tansley review № 111 – Possible roles of zinc in protecting plant cells from damage by reactive oxygen species // *New Phytologist*. 2000. V. 146. № 2. P. 185–205.
<https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00630.x>
57. Aravind P., Prasad M.N.V. Zinc alleviates cadmium-induced oxidative stress in *Ceratophyllum demersum* L.: A free floating freshwater macrophyte // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2003. V. 41. № 4. P. 391–397.
[https://doi.org/10.1016/s0981-9428\(03\)00035-4](https://doi.org/10.1016/s0981-9428(03)00035-4)
58. Tomasik P., Magadza C.M., Mhizha S. et al. Metal-metal interactions in biological systems. Part IV. Freshwater snail *Bulinus globosus* // *Water Air and Soil Pollution*. 1995. V. 83. № 1–2. P. 123–145.
<https://doi.org/10.1007/bf00482599>
59. Montvydiene D., Marciulioniene D. Assessment of toxic interaction of metals in binary mixtures using *Lepidium sativum* and *Spirodela polyrrhiza* // *Polish Journal of Environmental Studies*. 2007. V. 16. № 5. P. 777–783.
60. Weast R. CRC Handbook of Chemistry and Physics. Cleveland: CRC Press, 1976.
61. Kausar M.A., Chaudhry F.M., Rashid A. et al. Micronutrient availability to cereals from calcareous soils. 1. Comparative Zn and Cu deficiency and their mutual interaction in rice and wheat // *Plant and Soil*. 1976. V. 45. № 2. P. 397–410.
<https://doi.org/10.1007/bf00011702>
62. Stowhas T., Verdejo J., Yáñez C. et al. Zinc alleviates copper toxicity to symbiotic nitrogen fixation in agricultural soil affected by copper mining in central Chile // *Chemosphere*. 2018. V. 209. P. 960–963.
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2018.06.166>

63. McGrath S.P., Brookes P.C., Giller K.E. Effects of potentially toxic metals in soil derived from past applications of sewage sludge on nitrogen fixation by *Trifolium repens* L. // *Soil Biology and Biochemistry*. 1988. V. 20. № 4. P. 415–424.
[https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0038-0717-\(88\)90052-1](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0038-0717-(88)90052-1)
64. Broos K., Mertens J., Smolders E. Toxicity of heavy metals in soil assessed with various soil microbial and plant growth assays: A comparative study // *Environmental Toxicology and Chemistry*. 2005. V. 24. № 3. P. 634–640.
<https://doi.org/10.1897/04-036R.1>
65. Evdokimova G.A., Kalabin G.V., Mozgova N.P. Contents and toxicity of heavy metals in soils of the zone affected by aerial emissions from the Severonikel enterprise // *Eurasian Soil Science*. 2011. V. 44. № 2. P. 237–244.
<https://doi.org/10.1134/s1064229311020037>
66. Slukovskaya M.V., Kremenetskaya I.P., Ivanova L.A., Vasilieva T.N. Remediation in conditions of an operating copper-nickel plant: Results of perennial experiment // *Non-ferrous Metals*. 2017. V. 2. P. 20–26.
<https://doi.org/10.17580/nfm.2017.02.04>
67. Stuckey J.W., Neaman A., Verdejo J. et al. Zinc alleviates copper toxicity to lettuce and oat in copper contaminated soils // *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*. 2021. V. 21. P. 1229–1235.
<https://doi.org/10.1007/s42729-021-00435-x>
68. Stuckey J.W., Mondaca P., Guzmán-Amado C. Impact of mining contamination source on copper phytotoxicity in agricultural soils from central Chile // *AgroSur*. 2021. V. 49. № 1. P. 21–27.
<https://doi.org/10.4206/agrosur.2021.v49n1-04>
69. Giller K.E., Witter E., McGrath S.P. Assessing risks of heavy metal toxicity in agricultural soils: Do microbes matter? // *Human and Ecological Risk Assessment*. 1999. V. 5. № 4. P. 683–689.
<https://doi.org/10.1080/10807039.1999.9657732>
70. Beyer W.N., Chaney R.L., Mulhern B.M. Heavy metal concentrations in earthworms from soil amended with sewage sludge // *Journal of Environmental Quality*. 1982. V. 11. № 3. P. 381–385.
<https://doi.org/10.2134/jeq1982.00472425001100030012x>
71. Kolbas A., Marchand L., Herzig R. et al. Phenotypic seedling responses of a metal-tolerant mutant line of sunflower growing on a Cu-contaminated soil series: Potential uses for biomonitoring of Cu exposure and phytoremediation // *Plant and Soil* 2014. V. 376. P. 377–397.
<https://doi.org/10.1007/s11104-013-1974-8>
72. Scott-Fordsmand J.J., Weeks J.M., Hopkin S.P. Importance of contamination history for understanding toxicity of copper to earthworm *Eisenia fetida* (Oligochaeta: Annelida), using neutral-red retention assay // *Environmental Toxicology and Chemistry*. 2000. V. 19. № 7. P. 1774–1780.
<https://doi.org/10.1002/etc.5620190710>

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ МХА ГИЛОКОМИУМА БЛЕСТЯЩЕГО УСТОЙЧИВ К НИЗКИМ ЭКСТРЕМАЛЬНЫМ ТЕМПЕРАТУРАМ

© 2023 г. А. В. Часов^а, *, Ф. В. Минибаева^а

^аКазанский институт биохимии и биофизики – обособленное структурное подразделение
Федерального исследовательского центра “Казанский научный центр РАН”, Россия 420111 Казань, а/я 261

*e-mail: chasov@kibb.knc.ru

Поступила в редакцию 13.03.2023 г.

После доработки 08.06.2023 г.

Принята к публикации 14.06.2023 г.

Показано влияние положительных и отрицательных температур, а также обезвоживания/регидратации на максимальную фотохимическую эффективность, скорость переноса электронов в фотосистеме II и нефотохимическое тушение мха *Hylocomium splendens*, широко распространенного в бореальных лесах Северного полушария. Обнаружено, что данный мох устойчив к воздействию низких отрицательных (–20 и –80°C) температур и значительным потерям воды. Напротив, в гидратированном состоянии он неустойчив к длительному воздействию положительной температуры (40°C). Высокая устойчивость к низким температурам и обезвоживанию позволили *H. splendens* успешно адаптироваться к произрастанию в северных широтах и занять обширный ареал.

Ключевые слова: *Hylocomium splendens*, фотосинтез, температурный стресс, обезвоживание, регидратация

DOI: 10.31857/S0367059723060033, **EDN:** BEOGAR

Hylocomium splendens (Hedw.) Bruch et al. – мох-космополит, произрастающий на всех континентах, за исключением Антарктиды. Особенно широко распространен в тундрах, арктических пустынях и бореальных лесах северных широт. *H. splendens* широко используется в прикладных целях в качестве модельного объекта, в том числе для биоиндикации накопления тяжелых металлов или исследования продуктивности [1, 2]. Для анализа физиологического состояния растений и их реакции на стрессовые воздействия измерение фотосинтетических параметров является одним из наиболее информативных и адекватных методических подходов [3]. Например, показано [4], что доступность воды в Арктике и ультрафиолетовое излучение оказывают существенное влияние на физиологию мха *H. splendens* и его фотосинтетические параметры. Известно, что многие мхи являются экстремофильными растениями, способными выживать в чрезвычайно неблагоприятных условиях [5–7]: часто заселяют обнаженные субстраты и доминируют на территориях с неблагоприятными условиями среды.

Мохообразные считаются потомками древнейших растений, появившихся на суше. Ключевой адаптацией, позволившей этим растениям выжить в новых условиях, послужило приспособ-

ление к колебаниям температуры и обезвоживанию [6]. Судя по широкому ареалу распространения, *H. splendens* приспособлен к различным климатическим воздействиям, в том числе к неблагоприятным температурам. Несмотря на очевидную важность, влияние температур на фотосинтетические параметры *H. splendens* до настоящего времени не исследовано.

Цель настоящей работы – изучить механизмы стрессовой устойчивости, позволившие *H. splendens*, с одной стороны, быть мхом-космополитом и занимать различные экологические ниши, с другой, являться одним из доминирующих видов в растительной популяции северных широт. Для этого были смоделированы условия, которые в природе поставили бы растение на грань выживания. Гидратированные побеги мха были подвергнуты влиянию высокой положительной температуры (40°C), низкой отрицательной (–20°C) и низкой критической (–80°C), чрезвычайно редко встречаемой в природе.

В задачи исследования входил анализ влияния данных температур, а также обезвоживания/регидратации на максимальную фотохимическую эффективность (F_v/F_m), скорость переноса электронов (ETR) в фотосистеме II (ФСII) и нефотохимическое (Штерн-Фольмеровское) тушение

(NPQ) мха *H. splendens*. Кроме того, важным представляется анализ зависимости изменения ETR и NPQ от интенсивности действующего света. В связи с этим были проанализированы кривые быстрого светового отклика, предоставляющие информацию о максимальной фотосинтетической способности, квантовом выходе и эффективности использования побегом мха радиации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Растительный материал. Объектом исследования служили побеги *H. splendens*, собранные в Моркинском районе Республики Марий Эл (координаты: 56.245347°, 48.766790°). После очистки побеги высушивали на воздухе в течение 2 сут между листами бумаги, затем сухие образцы хранили в морозильной камере при температуре -20°C в темноте.

Температурные воздействия и обезвоживание. Образцы по 0.3 г мха гидратировали в чашках Петри при дневном освещении на фильтровальной бумаге, смоченной 7 мл дистиллированной H_2O , в течение 23 ч при 5°C и далее 1 ч при 25°C (контрольный вариант). Для анализа фотосинтетических параметров до и после воздействия экстремальных температур гидратированные образцы в закрытых чашках Петри (на фильтровальной бумаге в случае теплового воздействия и без – при холодном воздействии) помещали в термостат (40°C) или морозильную камеру (-20 и -80°C) в темноту. Охлаждение до -80°C проводили ступенчато: 2 ч образцы выдерживали при -20°C , затем 1 ч – при -80°C . Для исследования временной динамики действия температур образцы охлаждали при -20°C в течение 10, 20 и 30 мин, 1, 2, 3, 6 ч и 3 сут, аналогично нагревали при 40°C за исключением интервалов в 20 мин, 2 ч и 3 сут.

Для получения кривых быстрого светового отклика ETR и NPQ побеги выдерживали в течение 1 ч при -20°C или 40°C . Для изучения температурного восстановления при 25°C после холодного или теплового воздействия образцы в чашках Петри переносили на дневное освещение и выдерживали от 10 мин до 119 ч, кроме того, образцы после холодного воздействия помещали на влажную фильтровальную бумагу. Для изучения кратковременного температурного восстановления при 25°C в течение 1, 5 и 10 мин после холодного воздействия (рис. 1а–в) образцы переносили сразу в темноту для темновой адаптации (см. ниже). Для анализа эффектов обезвоживания гидратированные образцы в открытых чашках Петри помещали в эксикатор с силикагелем при 25°C в темноте. Регидратацию проводили в течение 24 ч при 25°C .

Относительное содержание воды (ОСВ) при обезвоживании определяли по формуле: (масса мха после обезвоживания – сухая масса) / (масса мха после гидратации – сухая масса) $\times 100\%$ [8].

Анализ фотосинтетических параметров. Модулированную флуоресценцию хлорофилла *a* измеряли на базе системы PAM (от англ. Pulse Amplitude Modulation) при помощи флуориметра FMS1+ (Hansatech Instruments, Великобритания) со стандартной листовой клипсой с использованием красного светодиода [3]. Измерения проводили в верхней части первого яруса мха. После периода темновой адаптации продолжительностью не менее 10 мин производили вспышку насыщающего света в 85 единиц продолжительностью 0.7 с (максимальная интенсивность до 13000 мкмоль фотонов/ m^2 с) и измеряли F_V/F_M , где F_M – максимальная флуоресценция, F_V – переменная флуоресценция, или $(F_M - F_0)$, где F_0 – минимальный выход флуоресценции в адаптированном к темноте состоянии. Далее после снижения уровня флуоресценции до исходного темнового значения F_0 включали непрерывный действующий свет (AL) с плотностью потока 133 мкмоль фотонов/ m^2 с. Через 40 с включали второй насыщающий импульс для определения стационарного уровня флуоресценции хлорофилла *a* (F_T) и максимального выхода флуоресценции (F'_M) в адаптированном к свету состоянии для расчета NPQ ($\text{NPQ} = (F_M - F'_M)/F'_M$) и ETR ($\text{ETR} = 0.5 \times \text{PAR} \times \Phi_{\text{ФСII}}$), где PAR – фотосинтетически активное излучение, а $\Phi_{\text{ФСII}}$ – действительный квантовый выход фотохимических реакций в ФСII на свету, рассчитываемый как $(F'_M - F_T)/F_M$. Кривые быстрого светового отклика ETR и NPQ были измерены путем увеличения AL в 8 шагов по 20 с каждый от 33 до 445 мкмоль фотонов/ m^2 с со вспышками насыщающего света в конце экспозиции для каждого уровня освещенности.

Статистический анализ. Опыты проводили как минимум в пяти биологических повторностях. Все экспериментальные данные имеют нормальное распределение признака. Для сравнения средних значений признаков использовали однофакторный ANOVA с оценкой попарных различий с помощью критериев Тьюки, Бонферрони. На рисунках представлены средние арифметические значения и стандартные ошибки (SE).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Состояние фотосинтетического аппарата мха *H. splendens* при действии низких отрицательных температур. При исследовании временной динамики действия отрицательной температуры -20°C на побеги *H. splendens* обнаружены лишь незначительные колебания F_V/F_M , близкие к

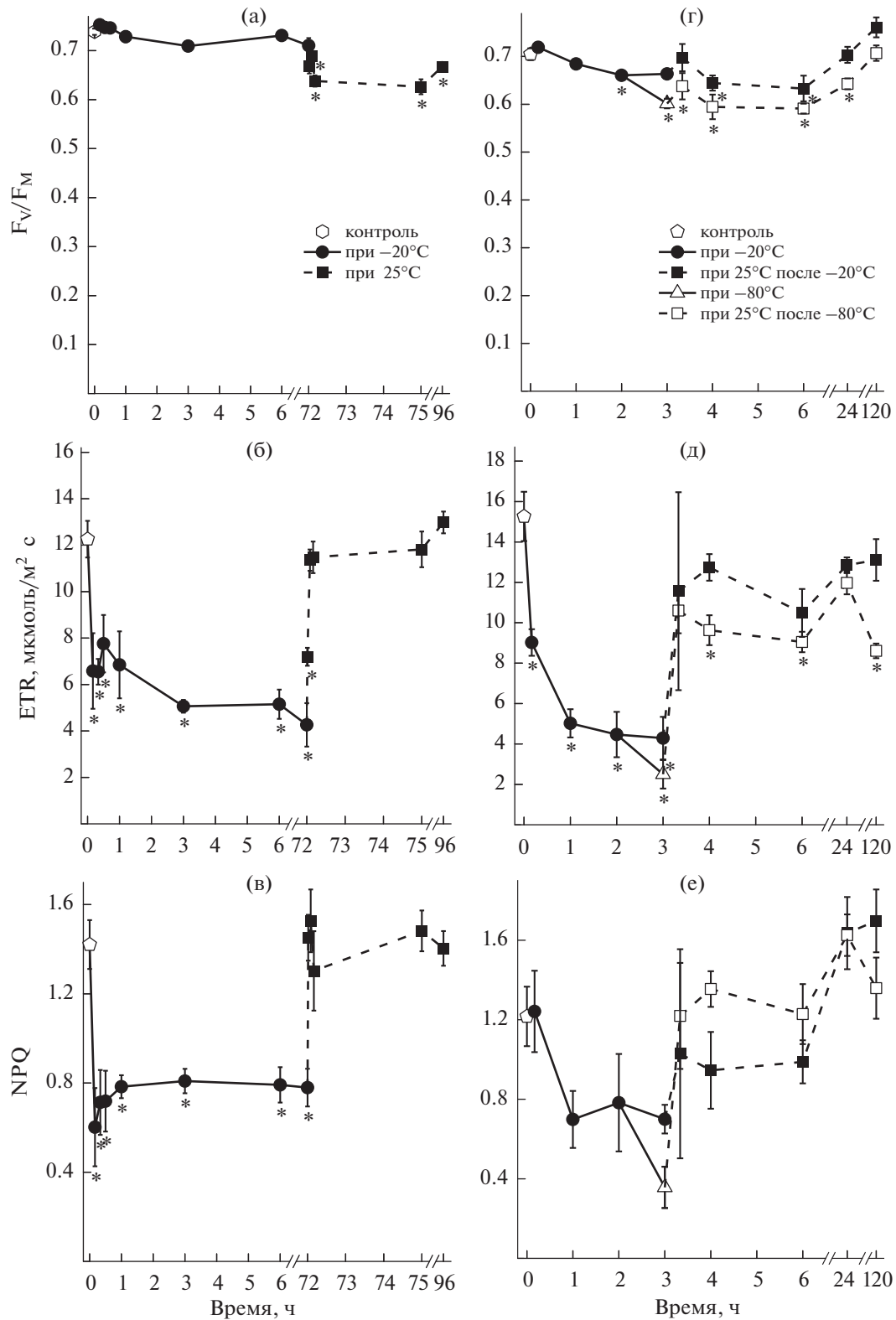


Рис. 1. Фотосинтетические параметры F_V/F_M (а, г), ETR (б, д) и NPQ (в, е) при действии на побеги мхов *H. splendens* температуры -20°C в течение 72 ч (а–в), 3 ч (-20°C) или ступенчатого охлаждения (с -20°C , 2 ч до -80°C , 1 ч) (г–е) с последующим переносом образцов в оптимальные условия (25°C). На графиках представлены среднее арифметическое и SE, разница с контролем достоверна при $P \leq 0.05$ (*).

контрольным значениям (см. рис. 1а). При последующем выдерживании побегов при комнатной температуре произошло небольшое снижение F_V/F_M . Двукратное уменьшение показателей ETR и NPQ наблюдалось при температуре -20°C (рис. 1б, в): значения стали минимальными уже через 20 мин, вероятно, к этому времени происходило полное промерзание побегов мха, образцы становились хрупкими. Тем не менее такое воздействие не было для мха повреждающим, поскольку подобная температура характерна для мест обитания мха в зимний период и не является для него критической: после 3-дневного выдерживания мха при -20°C и последующем переносе в оптимальные условия (25°C) происходило быстрое (через 5 мин) восстановление ETR и NPQ. Вероятно, после оттаивания побегов мха, которое происходило уже через 1–2 мин, фотосинтетический аппарат быстро восстанавливал свою активность до уровня контроля (см. рис. 1б, в).

Сравнение фотосинтетических параметров при действии низкой отрицательной температуры (-20°C) в течение 3 ч и ступенчатом охлаждении до низкой критической температуры (-80°C) показало, что все исследуемые фотосинтетические параметры характеризуются более низкими значениями при охлаждении до -80°C , чем при -20°C (см. рис. 1г–е). Восстановление F_V/F_M и ETR после ступенчатого охлаждения до -80°C происходило с такой же скоростью, как и после воздействия -20°C , однако абсолютные значения этих показателей были несколько меньше (см. рис. 1г, д). Восстановление NPQ при комнатной температуре после ступенчатого охлаждения до -80°C практически не отличалось от значений NPQ образцов после охлаждения до -20°C (см. рис. 1е).

Состояние фотосинтетического аппарата мха *H. splendens* при тепловом воздействии. Обнаружено, что 10- и 30-минутное тепловое воздействие, достигнутое путем выдерживания гидратированного мха при 40°C , приводило к снижению фотосинтетических параметров и быстрому их восстановлению после переноса мха в условия оптимальной температуры (25°C , 1 ч) (рис. 2а–в). При тепловом воздействии (40°C) в течение 1 ч F_V/F_M и ETR снижались на 31 и 38% соответственно (см. рис. 2а, б), а NPQ на 72% (см. рис. 2в). При переносе побегов мха в условия оптимальной температуры на 2 ч наблюдалась тенденция к восстановлению параметров фотосинтетического аппарата (см. рис. 2а–в).

Более длительное тепловое воздействие (40°C) в течение 3 и 6 ч приводило к критическому снижению параметров фотосинтетической активности. При последующем выдерживании мха при оптимальной температуре не наблюдалось восстановления величин исследуемых параметров.

Более детальное изучение динамики восстановления фотосинтетических параметров при 25°C в побегах мха, подвергнутых одночасовому тепловому воздействию, выявило, что частичное восстановление фотосинтетических параметров в оптимальных условиях происходило через 6 ч, а полное восстановление – через сутки (рис. 2г, д). Исключением стала динамика изменения NPQ, которое через 2 ч уже достоверно не отличалось от контрольного уровня (рис. 2е).

Состояние фотосинтетического аппарата мха *H. splendens* при разных температурах и действии света различной интенсивности. Показано, что действие температуры -20°C в течение 1 ч снижало ETR на 17–62% при различных интенсивностях AL в сравнении с контрольным вариантом – максимальное снижение было при 133 мкмоль фотонов/ $\text{м}^2\text{с}$, и разница постепенно уменьшалась при увеличении интенсивности AL (рис. 3). После окончания действия отрицательной температуры ETR начинала восстанавливаться уже через 1 ч нахождения побегов в нормальных условиях (25°C), при этом кривая быстрого светового отклика при низких интенсивностях AL (133–179 мкмоль фотонов/ $\text{м}^2\text{с}$) уже совпадала с кривой контрольного образца (см. рис. 3). При увеличении времени нахождения побегов мха (3, 24 и 96 ч) при 25°C кривые зависимости ETR практически не отличались от контрольного варианта при всех интенсивностях AL. Интересно, что кривые быстрого светового отклика для NPQ достоверно не отличались от контрольных, хотя и наблюдалась тенденция к повышению, особенно при интенсивности AL > 194 мкмоль фотонов/ $\text{м}^2\text{с}$ как при действии температуры -20°C , так и последующем восстановлении в оптимальных условиях (25°C , рис. 4).

Анализ зависимости ETR и NPQ побегов мха от интенсивности AL показал, что одночасовая тепловая обработка является стрессовым фактором для мха, что подтверждалось снижением уровня этих показателей (рис. 5, 6). В отличие от воздействия отрицательных температур, при которых наибольшее снижение ETR наблюдалось при низких интенсивностях AL, в случае теплового воздействия по мере увеличения интенсивности AL происходило постепенное снижение ETR на 19–60% у мха в сравнении с уровнем, наблюдаемым в контроле (см. рис. 5). Частичное восстановление параметров ETR произошло уже через 1–6 ч, а полное после 1–2 сут нахождения образцов мха при комнатной температуре и дневном освещении.

Восстановление NPQ произошло достаточно быстро: уже через 1 ч при интенсивности AL 33 мкмоль фотонов/ $\text{м}^2\text{с}$ оно совпадало с контрольным вариантом, а при более высоких интенсивностях AL кривая NPQ лежала примерно по-

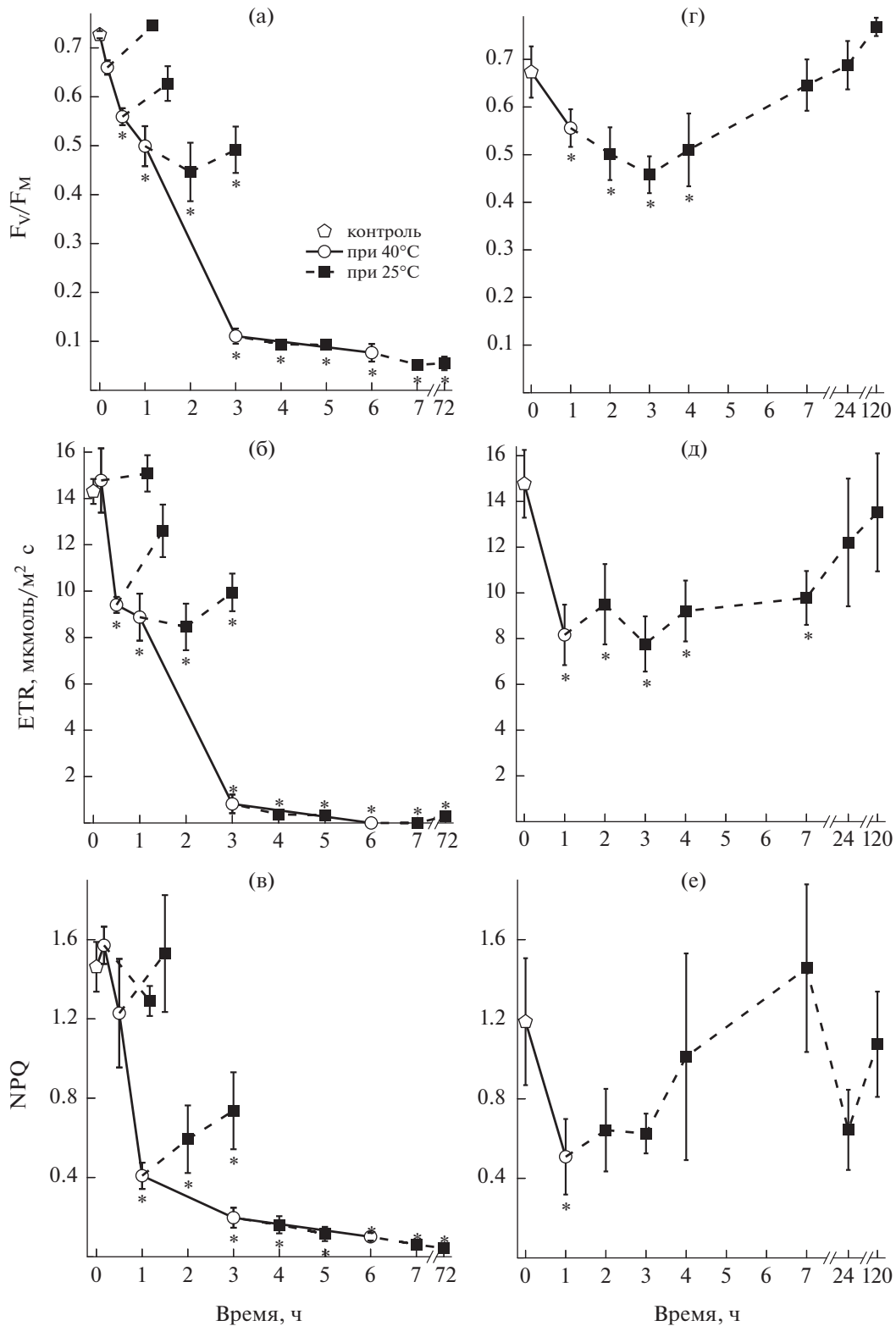


Рис. 2. Фотосинтетические параметры F_v/F_m (а, г), ETR (б, д) и NPQ (в, е) при действии на побеги мхов *H. splendens* температуры 40°C в течение 6 ч (а–в) или 1 ч (г–е) с последующим переносом образцов на разных этапах теплового воздействия в оптимальные условия (25°C).

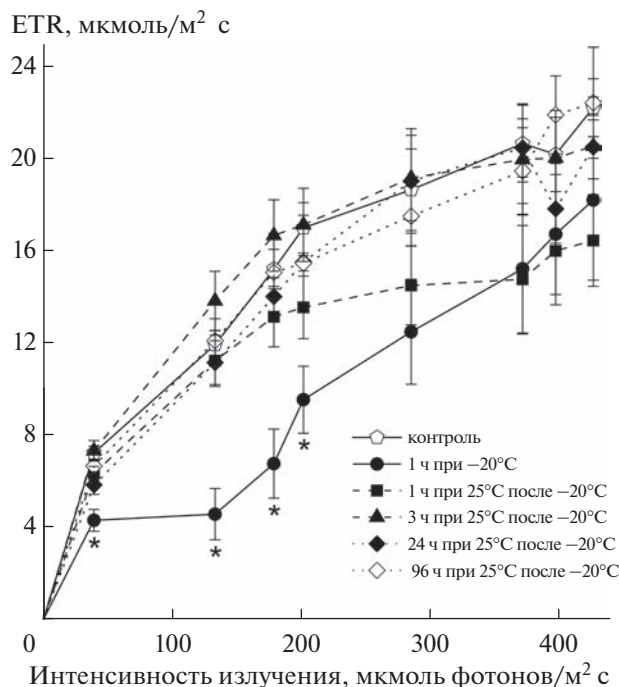


Рис. 3. Кривые быстрого светового отклика для ETR при увеличении интенсивности действующего света на побеги мха *H. splendens* в контроле, после 1 ч действия температуры -20°C и при 1, 3, 24 и 96 ч последующего при 25°C .

середине между кривыми контрольного варианта и кривой, полученной при тепловой обработке. Через 3 ч нахождения пробегов мха при температуре 25°C кривая NPQ практически полностью совпадала с кривой контрольного варианта (см. рис. 6). Интересно, что дальнейшее нахождение побегов при температуре 25°C в течение 6 ч привело к снижению параметров NPQ до уровня кривой после 1 ч восстановления. После одних суток восстановления характер зависимости NPQ от интенсивности света был сложным: при низких интенсивностях AL (33–233 $\mu\text{mol photons/m}^2\text{ s}$) уровень NPQ был близок к таковому при тепловом воздействии, а при высоких (400–445 $\mu\text{mol photons/m}^2\text{ s}$) — на уровне NPQ после 1 и 6 ч выдерживания при температуре 25°C (см. рис. 6). Еще сутки нахождения побегов при этой температуре привели вновь к восстановлению параметров NPQ до контрольных значений, но лишь при высоких интенсивностях AL (400–445 $\mu\text{mol photons/m}^2\text{ s}$).

Состояние фотосинтетического аппарата мха *H. splendens* при обезвоживании и последующей регидратации. Обезвоживание мха путем выдерживания побегов в эксикаторе над силикагелем приводило к значительным изменениям фотосинтетических параметров. Они начинали снижаться к 8 ч обезвоживания (рис. 7а–в), когда ОСВ дости-

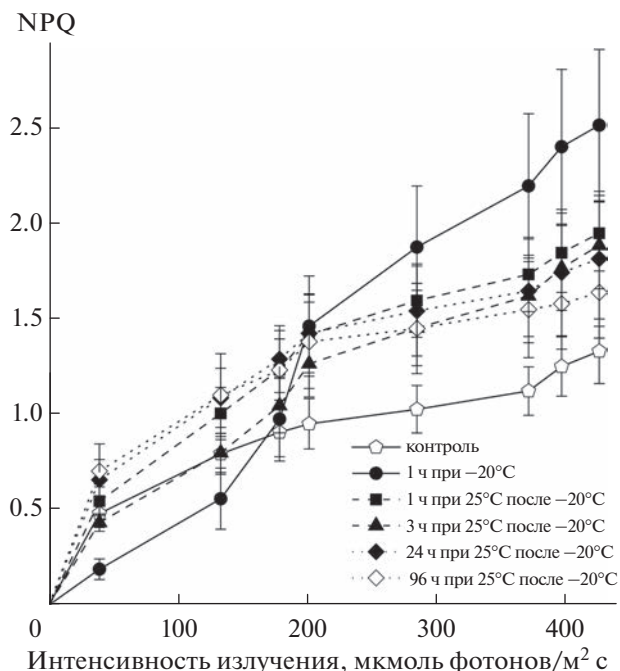


Рис. 4. Кривые быстрого светового отклика для NPQ при увеличении интенсивности действующего света на побеги мха *H. splendens* в контроле, после 1 ч действия температуры -20°C и при 1, 3, 24 и 96 ч последующего при 25°C .

гало значений 30% (рис. 7г). Последующая гидратация побегов мха, находящихся на этой стадии обезвоживания, приводила к быстрому восстановлению всех исследованных фотосинтетических параметров уже через 1 ч и не изменялась через сутки регидратации (см. рис. 7а–в). При полном обезвоживании (ОСВ не более 1%) работа фотосинтетического аппарата прекращалась: ETR и NPQ падали до нулевых значений, а F_v/F_m была снижена более чем на 70% от таковой контрольного варианта. В ходе последующей регидратации частичное восстановление фотосинтетических параметров произошло через 1 ч и полное — через сутки.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследование фотосинтетических параметров показало, что *H. splendens* является экстремофильным растением, устойчивым к воздействию неблагоприятных температур и значительным потерям воды. Во влажном состоянии мох адаптируется к воздействию критических отрицательных температур и кратковременному, но не длительному действию повышенной температуры. Вероятно, мхи способны сохранять жизнеспособность после замораживания длительное время. Так, были продемонстрированы жизнеспособность и восстановление ростовых процессов

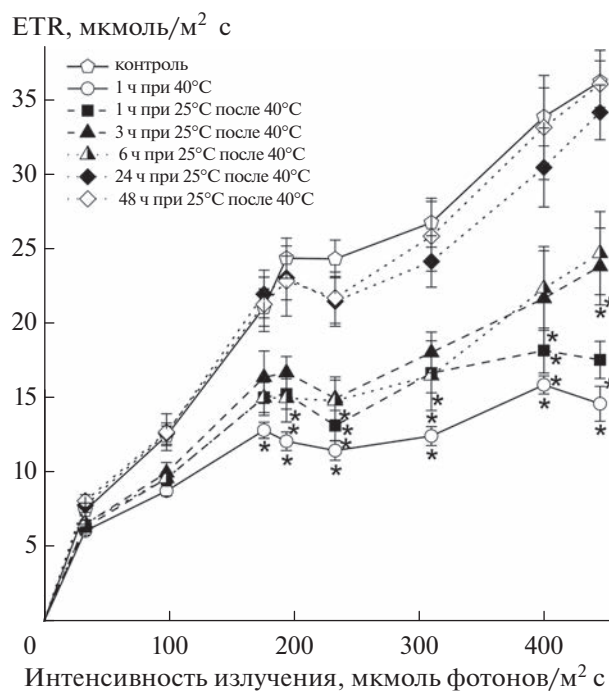


Рис. 5. Кривые быстрого светового отклика для ETR при увеличении интенсивности действующего света на побеги мха *H. splendens* в контроле, после 1 ч действия температуры 40°C и при 1, 3, 6, 24 и 48 ч последействия при 25°C.

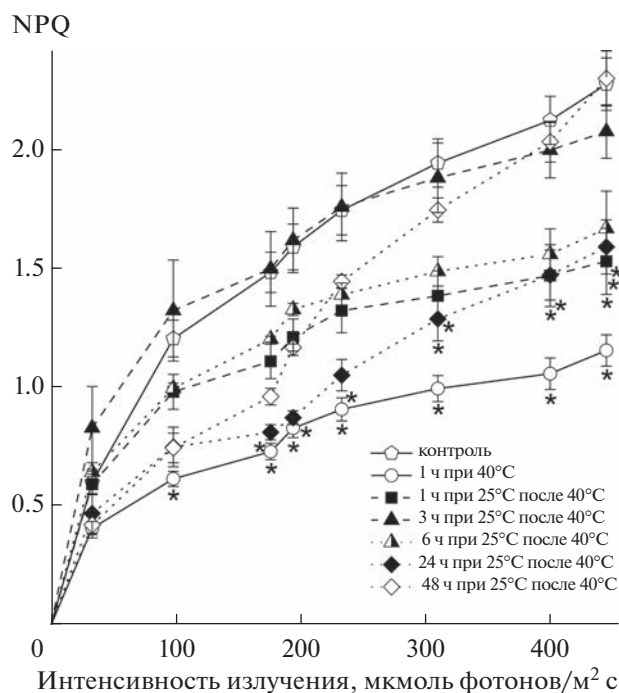


Рис. 6. Кривые быстрого светового отклика для NPQ при увеличении интенсивности действующего света на побеги мха *H. splendens* в контроле, после 1 ч действия температуры 40°C и при 1, 3, 6, 24 и 48 ч последействия при 25°C.

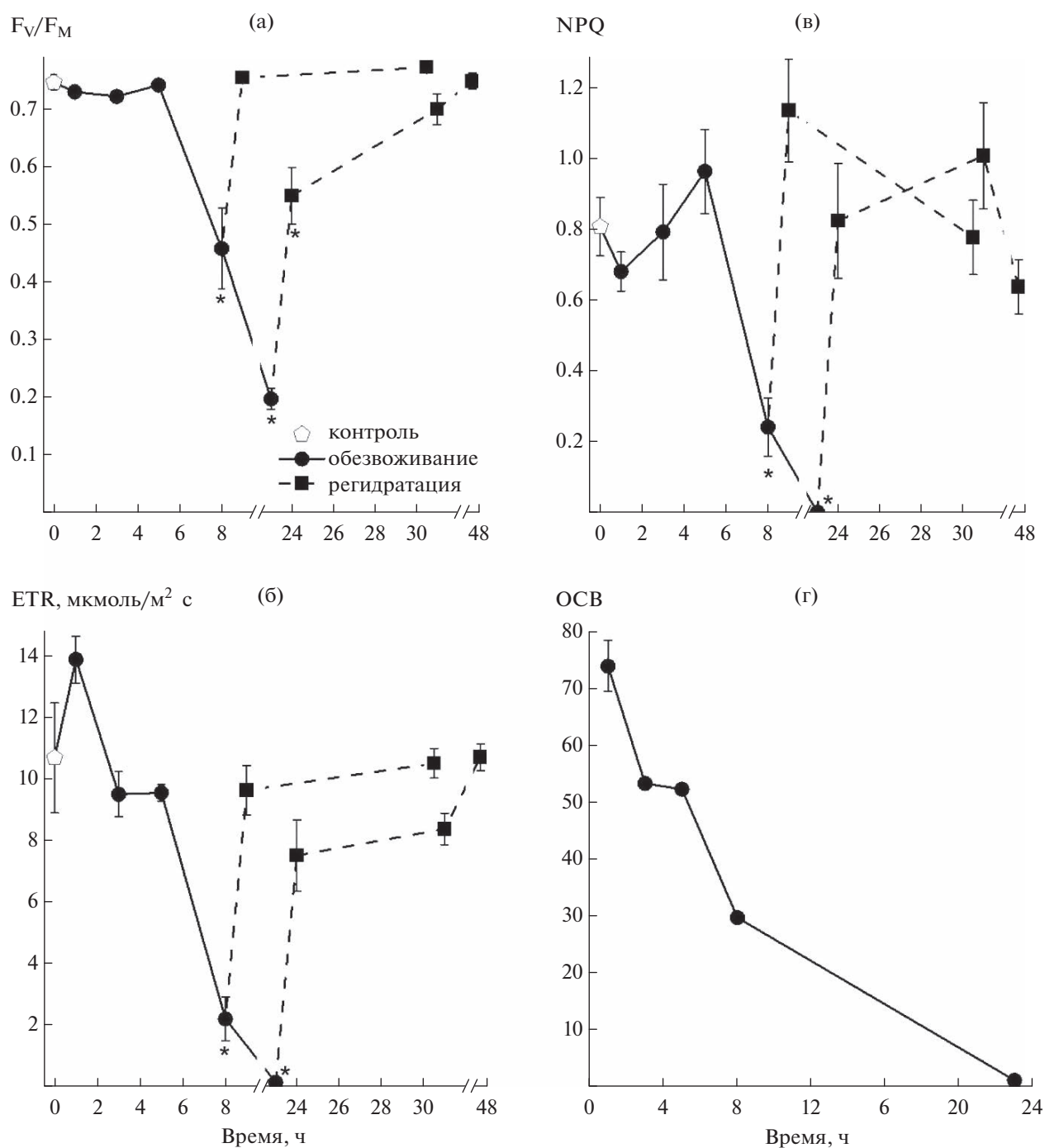


Рис. 7. Фотосинтетические параметры F_V/F_M (а), ETR (б) и NPQ (в) при обезвоживании над силикагелем в течение 23 ч (сплошная линия с кругами) и при регидратации в течение 24 ч (прерывистые линии с квадратами) побегов мха *H. splendens*; г – относительное содержание воды (ОСВ) во мхе *H. splendens*.

мха *Chorisodontium aciphyllum*, находившегося в условиях вечной мерзлоты Антарктиды в течение как минимум 1530 лет [9]. Обнаружено, что устойчивые к обезвоживанию мхи можно подвергать глубокой заморозке без каких-либо криопротекторов [6]. Поскольку толщина листьев мхов всего

в одну клетку и они не имеют внутренних воздушных пространств, то при замораживании на их внешних поверхностях образуется ледовая пленка и внутри клеток не образуются кристаллы льда, что помогает изолировать клетки и предотвращает их повреждение [5]. Считается, что в защите

мхов от холодного воздействия участвуют Ca^{2+} , АБК, белки, подобные белкам позднего эмбриогенеза, сахара и различные жирные кислоты [5, 6].

Наши эксперименты показали, что замораживание побегов при -20°C , а также ступенчатое замораживание при $-20^\circ\text{C}/-80^\circ\text{C}$ не является повреждающим воздействием на гидратированный мох, поскольку при последующем его переносе в оптимальные условия происходит быстрое восстановление фотосинтетических параметров (см. рис. 1). Напротив, тепловое воздействие на гидратированный мох является повреждающим. Если после кратковременного (до 1 ч) воздействия и последующего переноса побегов в оптимальные условия происходит восстановление фотосинтетических параметров, то после более длительного (3–6 ч) теплового воздействия восстановления этих параметров не происходит (см. рис. 2). Известно, что стресс, индуцированный высокой температурой, значительно увеличивает проницаемость мембран, повреждает субъединицы ФСII и снижает активность выделения кислорода в результате частичного повреждения марганцевого комплекса ФСII, что приводит к ограничению транспорта электронов на донорной стороне ФСII [3]. По нашим данным, 3 ч воздействия температуры 40°C снижает ETR до $0.82 \text{ мкмоль/м}^2 \text{ с}$, что составляет лишь 5.8% от контрольного значения (см. рис. 2б), а последующего восстановления в оптимальных условиях не происходит, и это свидетельствует о падении фотосинтезирующей активности и жизнеспособности мха.

Известно, что мхи могут сохранять свою жизнеспособность при действии высоких температур, однако только в обезвоженном состоянии. Так, показано, что *Racomitrium aquaticum*, *R. lanuginosum*, *Tortula intermedia*, *Bryum argenteum* могут выдерживать непродолжительное воздействие температуры 100°C и выше [7, 10]. Нахождение мхов в обезвоженном/неактивном состоянии — это одна из стратегий избегания негативных последствий действия высоких температур, так как в увлажненном виде мхи менее устойчивы к высоким температурам, и оптимальной для роста мхов является температура около 20°C [5, 10].

Существует зависимость изменения ETR и NPQ от интенсивности действующего света [11]. В условиях низкой интенсивности света большая часть поглощенной световой энергии может использоваться в процессе фотосинтеза (благодаря высокой эффективности фотосинтетического аппарата), в то время как в условиях высокой интенсивности используется только небольшая часть PAR. Этим может объясняться то, что в стрессовых условиях (-20°C , 1 ч) при высокой интенсивности действующего света происходили понижение ETR и повышение NPQ (см. рис. 3, 4), то есть поглощенная энергия рассеивалась в виде тепла.

Эффективность рассеивания энергии зависит от величины градиента pH, а NPQ защищает цепь электронов транспорта от чрезмерного восстановления и является одним из механизмов фотозащиты, функционирующих в случае повышенной радиации [3]. Анализируя кривые быстрого светового отклика, мы обнаружили, что после 1 ч действия отрицательных температур, приводящего к заморозке мха, ETR восстанавливается быстрее (частично через 1 ч и полностью через 3 ч), чем после 1 ч тепловой обработки, когда полное восстановление происходит только через сутки (см. рис. 3, 5). При этом после холодного воздействия кривые NPQ лежат выше контрольной кривой, что может свидетельствовать об адаптации мха к данному воздействию, в том числе путем преобразования энергии в тепло (см. рис. 4). Парадоксально, но через сутки восстановления после теплового стресса кривая быстрого светового отклика NPQ на низких интенсивностях практически совпадает с опытной и находится ниже контрольной (см. рис. 6). Вероятно, происходят какие-то перестройки фотосинтетического аппарата мха, которые позволяют ему после такого стресса более эффективно работать, так как меньше энергии рассеивается в виде тепла при одинаковой скорости переноса электронов. Такая тенденция сохраняется и через 2 суток эксперимента. В листьях сосудистых растений в процессе тепловой диссипации энергии участвует хлорофилл-связывающий белок ФСII [3]. Во мхе *Physcomitrium patens* паралог хлорофилл-связывающих белков также способствует повышению уровня NPQ и вносит вклад в фотозащиту при действии света высокой интенсивности [12].

Нами установлено, что *H. splendens* устойчив к значительным потерям воды. Известно, что у мхов в цикле обезвоживания/регидратации происходят характерные и обратимые структурные изменения внутриклеточных органелл: вакуолей, хлоропластов, митохондрий и цитоскелета [6]. Вероятно, фотосинтетический аппарат мхов остается неповрежденным, что подтверждают данные по быстрому восстановлению его активности в ходе последующей регидратации (см. рис. 7). В обезвоженном состоянии и при невысоких температурах мхи способны сохранять жизнеспособность длительное время, даже после хранения в гербарии (до 19 лет) [5, 13]. Считается, что устойчивость к высоким температурам неразрывно связана с обезвоживанием [5, 10]. Скорее всего, в наших экспериментах при действии высокой температуры повреждение мхов, обнаруживаемое по критическому падению и отсутствию восстановления фотосинтетических параметров (см. рис. 2а–в), в большей степени связано именно с повреждающим действием воды, которая при высокой температуре может находиться и в жидкой,

и в газообразной фазе — фактически происходит “варка”.

Не исключено, что повреждающее действие на фотосинтетический аппарат могут оказывать и активные формы кислорода. На трех мхах — *Racomitrium japonicum*, *Hypnum plumaeforme* и *Plagiomnium cuspidatum*, контрастных по условиям произрастания, было показано, что обезвоживание при 22°C не вызывало, а при 38°C вызывало серьезные повреждения, особенно ФСII, что в основном было обусловлено инактивацией NPQ, сопровождаемой высоким накоплением супероксидного анион-радикала и перекиси водорода [14]. При отрицательных температурах внутриклеточная вода не оказывает негативного влияния на фотосинтетический аппарат *H. splendens*, о чем свидетельствует незначительное снижение F_V/F_M (см. рис. 1). В оптимальных условиях для большинства растений соотношение F_V/F_M близко к значениям 0.83–0.85 [15]. В случае воздействия высокой температуры падение F_V/F_M было более значительным (см. рис. 2а, г). Вероятно, низкие значения F_V/F_M при высоких температурах свидетельствуют о замедлении реакции фотоллиза воды в ФСII [3]. Так, при действии высоких температур на листья дуба были обнаружены уменьшение квантового выхода электронного транспорта ФСII и снижение доли открытых реакционных центров ФСII [16]. Известно, что из-за физиологических особенностей проводимость воды у многих мохообразных зависит от внешнего капиллярного действия, и их водный потенциал (давление пара) уравнивается потенциалом окружающей среды [6]. В природных условиях при росте температуры и воздействии солнечных лучей повышается температура побегов мхов, увеличивается подвижность молекул воды, и мхи быстро теряют воду. Вероятно, данные обстоятельства не позволяют мхам выработать механизмы адаптации к высоким температурам в гидратированном состоянии. В случае низкотемпературного воздействия или обезвоживания наблюдаемые нами падения фотосинтетических параметров являются обратимыми (см. рис. 1, рис. 7). Считается, что мохообразные в отличие от сосудистых растений сохранили уникальный архаичный механизм устойчивости к обезвоживанию [6]. Из-за своих физиологических особенностей и, как следствие, уникальных адаптационных механизмов к действию неблагоприятных факторов среды мхи осваивают экологические ниши, не доступные для других видов растений. Результаты настоящего исследования проливают свет на механизмы, позволяющие мху *H. splendens* успешно адаптироваться к условиям произрастания в северных широтах.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 22-24-00595 (для А.В. Часова).

Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Gerdol R., Bragazza L., Marchesini R.* Element concentrations in the forest moss *Hylocomium splendens*: variation associated with altitude, net primary production and soil chemistry // *Environ. Pollut.* 2002. V. 116. № 1. P. 129–135. [https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(01\)00198-1](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(01)00198-1)
2. *Cowden P., Aherne J.* Interspecies comparison of three moss species (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, and *Isoetecium stoloniferum*) as biomonitors of trace element deposition // *Environ. Monit. Assess.* 2019. V. 191: 220. <https://doi.org/10.1007/s10661-019-7354-y>
3. *Гольцев В.Н., Каладжи М.Х., Кузманова М.А., Аллахвердиев С.И.* Переменная и замедленная флуоресценция хлорофилла а — теоретические основы и практическое приложение в исследовании растений. М.; Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2014. 220 с.
4. *Arróniz-Crespo M., Gwynn-Jones D., Callaghan T.V. et al.* Impacts of long-term enhanced UV-B radiation on bryophytes in two sub-Arctic heathland sites of contrasting water availability // *Ann. Bot.* 2011. V. 108. № 3. P. 557–565. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr178>
5. *Glime J.M.* Bryophyte Ecology. V. 1: Physiological Ecology. 2017. <https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology1/> (Electronic resource).
6. *Takezawa D.* Mechanisms underlying freezing and desiccation tolerance in bryophytes // *Survival Strategies in Extreme Cold and Desiccation. Advances in Experimental Medicine and Biology.* Eds. Iwaya-Inoue M. Singapore: Springer, 2018. V. 1081. P. 167–187. https://doi.org/10.1007/978-981-13-1244-1_10
7. *Zhuo L., Liang Y.Q., Yang H.L. et al.* Thermal tolerance of dried shoots of the moss *Bryum argenteum* // *J. Therm. Biol.* 2020. V. 89: 102469. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2019.102469>
8. *Barrs H.D., Weatherley P.E.* A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves // *Aust. J. Biol. Sci.* 1962. V. 15. P. 413–428.
9. *Roads E., Longton R.E., Convey P.* Millennial timescale regeneration in a moss from Antarctica // *Current Biol.* 2014. V. 24. № 6. P. R222–R223. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.01.053>
10. *Hearnshaw G.F., Proctor M.C.F.* The effect of temperature on the survival of dry bryophytes // *New Phytol.* 1982. V. 90. P. 221–228. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1982.tb03254.x>
11. *Long S.P., Humphries S., Falkowski P.G.* Photoinhibition of photosynthesis in nature // *Annu. Rev. Plant Physiol.* 1994. V. 45. P. 633–662. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.45.060194.003221>
12. *Alboresi A., Gerotto C., Giacometti G.M. et al.* *Physcomitrella patens* mutants affected on heat dissipation clarify

- the evolution of photoprotection mechanisms upon land colonization // PNAS. 2010. V. 107. № 24. P. 11 128–11 133.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1002873107>
13. Бардунов Л.В. Древнейшие на суше. М.: Наука, 1984. 160 с.
14. Xia H., Chen K., Liu L. et al. Photosynthetic regulation in fluctuating light under combined stresses of high temperature and dehydration in three contrasting mosses // Plant Sci. 2022. V. 323: 111379.
<https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2022.111379>
15. Björkman O., Demmig B. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins // Planta. 1987. V. 170. P. 489–504.
<https://doi.org/10.1007/BF00402983>
16. Haldimann P., Feller U. Inhibition of photosynthesis by high temperature in oak (*Quercus pubescens* L.) leaves grown under natural conditions closely correlates with a reversible heat-dependent reduction of the activation state of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase // Plant Cell Environ. 2004. V. 27. P. 1169–1183.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01222.x>

ТЯЖЕЛЫЕ МЕТАЛЛЫ В ЛИСТЬЯХ БЕРЕЗЫ В ПЕРИОД СОКРАЩЕНИЯ ВЫБРОСОВ КРУПНОГО МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА

© 2023 г. Е. А. Бельская^а, *, Г. А. Замшина^а

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

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

Поступила в редакцию 10.05.2023 г.

После доработки 28.06.2023 г.

Принята к публикации 07.08.2023 г.

Проанализированы концентрации тяжелых металлов Cu, Zn, Cd и Pb в листьях *Betula pubescens* на 10 участках вдоль градиента загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного завода. Исследования проведены в период умеренных выбросов (2009 г.) и после их сокращения до минимума (2019 г.). Образцы листьев собраны в начале и конце лета. Сильная отрицательная корреляция с расстоянием до завода отмечена у Cu и Cd. Межгодовые различия наиболее выражены у Pb, концентрация которого существенно снизилась в 2019 г. на ближайших к заводу участках по сравнению с 2009 г. В годы исследования концентрации металлов в листьях увеличивались к концу периода вегетации.

Ключевые слова: Cu, Zn, Cd, Pb, *Betula pubescens*, сезонное и межгодовое варьирование, экологический мониторинг

DOI: 10.31857/S0367059723060112, **EDN:** VCHTDF

Концентрации тяжелых металлов (ТМ) в хвое и листьях древесных растений часто используют для определения качества воздуха при атмосферном загрязнении [1–5]. К настоящему времени известно много работ по динамике накопления металлов, удерживанию и поглощению их листьями, поступлению металлов из почвы, разделению поверхностного и внутреннего загрязнения в растении [6–9]. Одним из лучших биоиндикаторов загрязнения ТМ признана береза [10–12]. Данные о химическом составе листьев березы важны не только для экологического мониторинга, они могут быть использованы в экотоксикологических исследованиях для оценки воздействия на объекты более высоких трофических уровней. Концентрации ТМ в листьях кормового растения использованы многими авторами в качестве меры токсической нагрузки на насекомых-филлофагов [13–18]. Главный путь поступления токсикантов в организм животных – алиментарный [19]. Таким образом, токсическая нагрузка на насекомых, питающихся листьями растений, определяется содержанием поллютантов в этих листьях. Высокая вариабельность концентраций ТМ в листьях [10, 20, 21] требует учета источников изменчивости (объем выбросов, количество осадков, скорость ветра, индивидуальные особенности растения, дата отбора образца) [10, 11, 21].

Настоящая работа – продолжение многолетних исследований изменения токсической нагрузки на фитофагов березы в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ) [17–19, 22]. Токсическую нагрузку мы рассматриваем как уровень загрязнения тяжелыми металлами пищевых объектов филлофагов. Цель работы – проанализировать изменение концентраций тяжелых металлов в листьях березы в градиенте загрязнения на примере двух лет с разным объемом промышленных выбросов, а также в начале и конце периода вегетации. Ранее мы показали [22], что сокращение промышленных выбросов сопровождается снижением концентраций ТМ в листьях березы на участке лиственного леса вблизи завода. В отличие от предыдущего исследования нами выбран хвойный биотоп. Использование 10 участков позволило более детально проанализировать изменение концентраций металлов в градиенте загрязнения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Среднеуральский медеплавильный завод (СУМЗ) – одно из крупнейших предприятий цветной металлургии в России, действует с 1940 г., выбрасывая в атмосферу оксиды серы, азота и полиметаллическую пыль, содержащую Cu, Zn, Pb, Cd и др. Объем выбросов предприятия, достигавший в 1980-х годах 225 тыс. т/год, сокращался вплоть

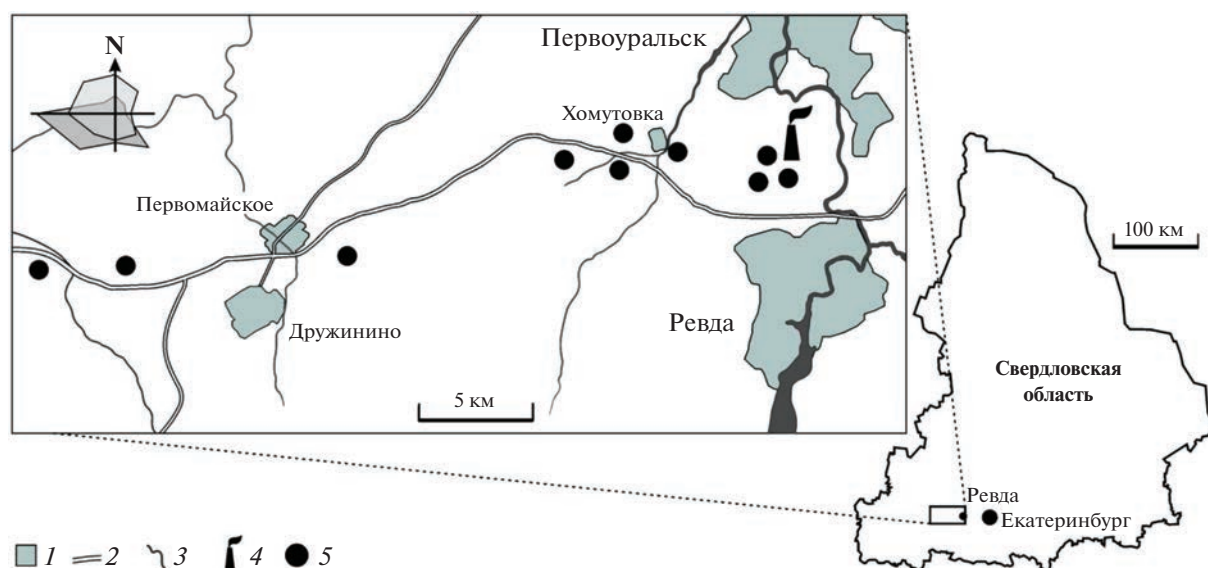


Рис. 1. Расположение исследуемых участков в градиенте загрязнения выбросами СУМЗа: 1 – населенные пункты; 2 – автодороги; 3 – водоемы; 4 – источник загрязнения; 5 – исследуемые участки.

до 2010 г. [23] и в дальнейшем стабилизировался на уровне около 3–4 тыс. т/год [24]. Исследование было начато в 2009 г. с объемом выбросов 24.1 тыс. т/год и продолжено в 2019 г. (3.6 тыс. т/год).

Для характеристики погодных условий использовали сумму осадков и скорость ветра, учитывая их влияние на концентрации ТМ в листьях [10, 21]. В мае–июне 2009 г. выпало суммарно 78.1 мм осадков, в июле–августе – 214.9 мм. Начало периода вегетации в 2019 г. было более дождливым (90.1 мм), тогда как с июля по август, напротив, выпало меньше осадков (180.6 мм). Скорость ветра во время учетов была небольшой на всех участках градиента и составляла 1–3 балла, или 3.4–5.2 м/с по шкале Бофорта.

Концентрации ТМ (Cu, Zn, Cd, Pb) в листьях березы оценивали на 10 стационарных участках на удалении 1, 2, 3, 4, 6, 7, 10, 20, 29 и 33 км от завода (рис. 1). Участки в 2–33 км от завода расположены в массивах хвойного леса с преобладанием пихты и ели, на удалении 1 км коренной хвойный биотоп замещен вторичным березовым лесом с примесью сосны.

Образцы листьев собирали дважды за сезон – в начале вегетации через 10–15 дней после завершения распускания (середина июня) и в конце вегетации незадолго до начала листопада (середина августа). На каждом участке выбирали 5 взрослых учетных деревьев *B. pubescens* на расстоянии не менее 100 м друг от друга. Деревья не маркировали, поэтому учеты в пределах каждого года и в разные годы проводили на разных деревьях.

С учетных деревьев срезали по одной ветви на высоте 1.5–2 м и помещали в чистый полиэтиле-

новый пакет. В лаборатории с укороченных побегов каждой ветви отбирали по 10 листьев, удаляли черешки и сушили, не отмывая, при температуре 60°C. Листья с одного дерева составляли одну пробу. Пробы (около 0.1 г воздушно-сухой массы, точность взвешивания 0.0001 г) озоляли в смеси 7 мл концентрированной HNO₃ и 1 мл деионизированной H₂O в тefлоновых стаканах в системе для микроволнового разложения MWS-2 (Berghof, Германия). Концентрации ТМ измеряли на атомно-абсорбционном спектрометре AAS 6 vario (Analytik Jena, Германия). В качестве стандарта использовали аттестованный образец листьев березы ЛБ-1 (ГСО 8923-2007). Степень извлечения для Cu, Zn, Cd и Pb составила соответственно 91.9 ± 13.3, 100.4 ± 4.5, 76.9 ± 47.1 и 90.7 ± 17.0%. Хотя абсолютные концентрации Cd необходимо интерпретировать с осторожностью ввиду высокой аналитической погрешности, тем не менее это не мешает сравнивать участки, расположенные на разном удалении от СУМЗа.

Корреляцию концентраций ТМ (средние значения на участке) с расстоянием от источника выбросов рассчитали с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена. Различия концентраций металлов между участками, годами учета и периодами вегетации, включая их взаимодействия, анализировали с помощью 3-факторного ANOVA. Контроль частоты ложных отклонений (FDR) для проверки множественных гипотез выполняли с помощью поправки Бенджамини-Йекутили. В анализе использовали логарифмированные (по основанию 10) концентрации металлов. Парные сравнения выполнены по Тьюки. Статистический анализ проведен в ПО

Таблица 1. Результаты дисперсионного анализа зависимости концентраций тяжелых металлов в листьях березы от года учета, периода вегетации и участка в градиенте загрязнения СУМЗа

Металл	Источник изменчивости							R_{adj}^2
	участок	год	период	год × период	год × × участок	период × × участок	год × период × × участок	
Cu	$\frac{110.64}{<0.001}$	$\frac{1.43}{0.651}$	$\frac{269.54}{<0.001}$	$\frac{2.17}{0.395}$	$\frac{6.16}{<0.001}$	$\frac{18.00}{<0.001}$	$\frac{4.08}{0.001}$	0.883*
Zn	$\frac{19.98}{<0.001}$	$\frac{0.03}{1}$	$\frac{34.01}{<0.001}$	$\frac{4.15}{0.362}$	$\frac{2.45}{0.025}$	$\frac{2.47}{0.032}$	$\frac{1.09}{0.782}$	0.542*
Cd	$\frac{35.55}{<0.001}$	$\frac{50.27}{<0.001}$	$\frac{5.59}{0.040}$	$\frac{2.88}{0.382}$	$\frac{3.59}{0.001}$	$\frac{2.88}{0.015}$	$\frac{1.35}{0.598}$	0.676*
Pb	$\frac{5.75}{<0.001}$	$\frac{112.51}{<0.001}$	$\frac{42.85}{<0.001}$	$\frac{0.08}{1}$	$\frac{6.63}{<0.0001}$	$\frac{2.01}{0.086}$	$\frac{1.81}{0.190}$	0.571*

Примечание. Приведен F -критерий (над чертой) и достигнутый уровень значимости с поправкой на множественные сравнения (под чертой). Звездочкой обозначены значимые ($p < 0.0001$) коэффициенты детерминации моделей, включающих все факторы и взаимодействия.

Таблица 2. Коэффициент корреляции Спирмена концентраций тяжелых металлов в листьях с расстоянием до СУМЗа

Металл	2009 г.		2019 г.	
	начало вегетации	конец вегетации	начало вегетации	конец вегетации
Cu	-0.915*	-0.939*	-0.855*	-0.964*
Zn	-0.576	-0.903*	-0.345	-0.564
Cd	-0.830*	-0.927*	-0.685*	-0.733*
Pb	-0.685*	-0.927*	-0.382	-0.261

Примечание. Звездочкой обозначены значимые корреляции, $p < 0.05$.

STATISTICA (модули Nonparametrics и Advanced Linear/Nonlinear Models). Данные о погодных условиях на ближайшей метеостанции г. Ревда предоставлены Свердловским центром по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (г. Екатеринбург).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Концентрации ТМ в листьях зависели от участка (табл. 1). Как правило, максимальные значения металлов отмечены на удалении 1–3 км от завода, минимальные – в 20–33 км (рис. 2). Для Cu и Cd отмечена отрицательная корреляция с расстоянием до СУМЗа в каждый год и период вегетации, для Pb корреляция значима только в 2009 г., для Zn – только в конце лета 2009 г. (табл. 2).

Влияние года значимо для Pb и Cd, но не для Cu и Zn (см. табл. 1). Концентрации Pb существенно снижались в 2019 г. по сравнению с 2009 г. на ближайших к заводу участках, Cd – только на участках 20 и 33 км (см. рис. 2а). Различия между годами не одинаковы на разных участках, о чем

свидетельствует значимое взаимодействие “год × участок”.

Влияние периода вегетации значимо для всех металлов (см. табл. 1), но только для Cu отмечено существенное (по критерию Тьюки, $p < 0.05$) увеличение концентрации в листьях в конце периода вегетации на удалении от 1 до 7 км от завода (см. рис. 2б). Отсутствие взаимодействия между периодом вегетации и годом указывает на то, что концентрации всех металлов в течение периода вегетации менялись сходным образом в сравниваемые годы. Взаимодействие “период × участок” для Cu, Zn и Cd показывает, что в разные периоды вегетации динамика концентраций этих металлов в градиенте загрязнения различалась (см. рис. 2б).

ОБСУЖДЕНИЕ

Концентрации ТМ в листьях березы в градиенте загрязнения СУМЗа изменялись в пространстве и во времени. Известно, что содержание загрязняющих веществ в различных средах, в том числе в тканях растений, отрицательно коррели-

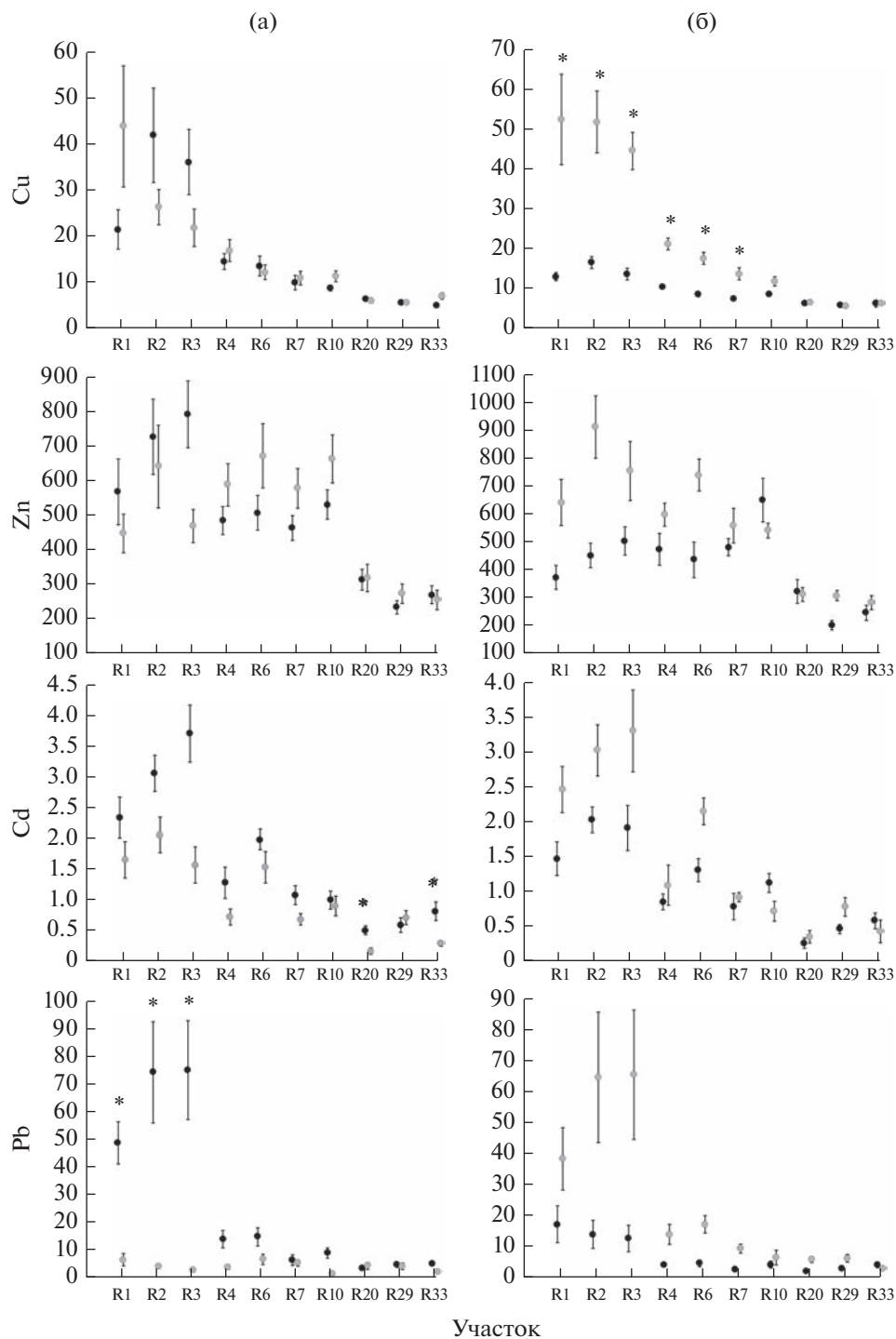


Рис. 2. Изменение концентрации тяжелых металлов (мкг/г) в листьях березы в градиенте загрязнения СУМЗа в разные годы (а) и периоды вегетации (б): черные кружки – 2009 г. и начало вегетации, серые – 2019 г. и конец вегетации, кружок – среднее значение, планки погрешностей – ошибка. Цифра в обозначении участка – удаление от завода, км. Звездочкой обозначены значимые ($p < 0.05$) различия между годами (а) и периодами (б).

рует с логарифмом расстояния до источника выбросов [14, 21]. В нашем исследовании только для Cu и Cd отмечена устойчивая тенденция к снижению концентраций в листьях березы при удале-

нии от завода. Для Pb зависимость от расстояния отмечена только в 2009 г., для Zn – в конце лета 2009 г. Отсутствие зависимости концентрации Pb в листьях от расстояния в 2019 г. объясняется сни-

жением содержания этого металла на ближайших к заводу участках в год с меньшим объемом выбросов.

Межгодовое варьирование ТМ в ассимиляционных органах растений при снижении техногенных выбросов обычно объясняют уменьшением поверхностного загрязнения [26, 27]. Именно поверхностное загрязнение определяет концентрации в листьях малоподвижного Рb [2, 28]. Доля поверхностного поступления в растения Рb довольно высока и в окрестностях предприятий металлургии составляет по разным источникам 73–85% от общего содержания (для сравнения: Cu – до 57%, Zn – 45–56%, Cd – до 28%) [6, 29]. Логично предположить, что снижение объема выбросов в первую очередь повлияет на концентрацию Рb, что мы и наблюдали в 2019 г. при 6–8-кратном по сравнению с 2009 г. сокращении выбросов. Наши предположения подтверждаются результатами других исследований в окрестностях СУМЗа. Так, А.В. Нестерков [30] интерпретировал отсутствие значимых различий в концентрациях ТМ в отмытых и неотмытых образцах луговой растительности после существенного снижения объема выбросов СУМЗа как свидетельство малого вклада поверхностного загрязнения в общее содержание ТМ в растениях.

Концентрации металлов в листьях деревьев частично определяются метеорологическими условиями года, которые влияют как на поступление металлов из почвы, так и на вымывание пылевых частиц с поверхности листа. В окрестностях медно-никелевого завода в г. Мончегорске установлено возрастание концентраций ТМ в листьях березы при увеличении количества осадков в мае и их снижение при увеличении осадков в июне [21]. Однако мы не можем объяснить снижение концентрации Рb на ближайших к СУМЗу участках в 2019 г. как результат смывания дождями пыли с поверхности листьев. Количество осадков в июле и августе 2019 г. не превышало таковое в 2009 г., поэтому данное предположение можно отклонить. Следует отклонить и предположение о возможном положительном влиянии силы ветра на концентрацию ТМ в листьях березы, отмеченное в окрестностях металлургического завода г. Мончегорска [21]. В нашем исследовании сила ветра была небольшой и сравнимой на всех участках изучаемого градиента (1–3 балла по шкале Бофорта, что соответствует 3.4–5.2 м/с). К тому же на наших участках в окрестностях СУМЗ нет оголенной почвы, что исключает загрязнение листьев ее частицами, поднимаемыми ветром. По этим причинам мы считаем, что именно сокращение выбросов привело к снижению концентрации Рb в 2019 г.

Гораздо труднее объяснить отсутствие влияния года для Cu и Zn. По литературным данным

количество этих металлов, оседающих на поверхности листьев из атмосферы, составляет около 50% общего содержания их в листьях. В то же время концентрации Cu и Zn в нашем исследовании не различались в годы с разным объемом выбросов. Аналогичные результаты получены С.Ю. Мухачевой [31], продемонстрировавшей отсутствие значимых различий концентраций Cu и Zn в корме рыжей полевки на сильно загрязненной территории вблизи СУМЗа после существенного сокращения выбросов в 2010 г. Для этих металлов большее значение имеет поступление из почвы [2, 21]. Учитывая сохраняющиеся высокие запасы ТМ в почвах вблизи СУМЗа [32], можно предположить, что поступление через корни этих металлов остается достаточно высоким и после снижения объема выбросов. Среднее содержание Cu в подстилке на наших участках вблизи СУМЗа в 2009 г. более чем в 100 раз превышало аналогичный показатель в контроле [33]. Мы не располагаем опубликованными данными о содержании ТМ в подстилке в 2019 г., однако не следует ожидать существенного снижения содержания ТМ по истечении 10 лет. Исследователи сходятся во мнении, что очищение почв от загрязнения ТМ – длительный процесс, затрагивающий не одно десятилетие и даже столетие [21, 31].

Согласно нашим данным, концентрации ТМ зависели от сроков отбора образцов. Изменение содержания ТМ в листьях деревьев в течение вегетации – хорошо известное явление [34]: установлено как повышение содержания ТМ в листьях к концу вегетации [35–38], так и его снижение [37]. Увеличение в листьях березы концентраций ТМ в течение вегетации мы рассматриваем как накопление загрязнения (поверхностного и поглощенного корнями из почвы). Особенно убедительно данная закономерность продемонстрирована для Cu. Эти данные еще раз подтверждают методическую рекомендацию о синхронизации сроков отбора образцов растений для химического анализа в разные годы или на разных участках.

Таким образом, существенное снижение концентраций тяжелых металлов в листьях березы при удалении от завода в годы исследования как в начале, так и в конце периода вегетации наблюдали для Cu и Cd; для Рb и Zn отрицательная корреляция с расстоянием отмечена лишь в отдельные годы и сроки вегетации. Концентрации всех металлов имели тенденцию к увеличению в конце периода вегетации, но только для Cu установлено существенное увеличение загрязнения листьев в конце лета. Снижение концентрации Рb в листьях в 2019 г. по сравнению с 2009 г., вероятно, связано с сокращением объема выбросов и соответствующим уменьшением поверхностного загрязнения листьев.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН и частично поддержана грантами РФФИ № 13-04-01229 и РФФИ – Академии Финляндии № 08-04-91766.

Авторы благодарят Т.Н. Орехова, выполнившего химический анализ, Е.А. Бельского и А.Н. Созонтова за помощь при проведении полевых работ, анализе материала и обсуждении рукописи.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

Настоящая статья не содержит участия людей или животных в качестве объектов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Everett J.L., Day C.L., Reynolds D.* Comparative survey of lead at selected sites in the British Isles in relation to air pollution // *Food Cosmet. Toxicol.* 1967. V. 5. P. 29–35.
2. *Weiss P., Offenthaler I., Öhlinger R., Wimmer J.* Higher plants as accumulative bioindicators // *Bioindicators and biomonitors, principles, concepts and applications* / Eds. Markert B.A., Breure A.M., Zechmeister H.G. Amsterdam: Elsevier, 2003. P. 465–500. [https://doi.org/10.1016/S0927-5215\(03\)80143-1](https://doi.org/10.1016/S0927-5215(03)80143-1)
3. *Tomašević M., Aničić M., Jovanović Lj.* et al. Deciduous tree leaves in trace elements biomonitoring: A contribution to methodology // *Ecol. Indicators.* 2011. V. 11. P. 1689–1695. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.04.017>
4. *Hoodaji M., Ataabadi M., Najafi P.* Biomonitoring of airborne heavy metal contamination // *Air pollution – monitoring, modelling, health and control* / Ed. Khare M. Rijeka: InTechOpen, 2012. P. 97–122.
5. *Есенжолова А.Ж., Панин Н.С.* Биоиндикационная способность листьев древесных и кустарниковых насаждений для оценки загрязнения среды тяжелыми металлами в зоне действия металлургического комплекса // *Экология и промышленность России.* 2013. № 7. С. 49–53.
6. *Little P.* A study of heavy metal contamination of leaf surfaces // *Environ. Pollut.* 1973. V. 5. № 3. P. 159–172. [https://doi.org/10.1016/0013-9327\(73\)90085-2](https://doi.org/10.1016/0013-9327(73)90085-2)
7. *Лицуков С.Д., Акинчин А.В.* Транслокация тяжелых металлов в системе почва–растение. Белгород: Изд-во БелГСХА, 2013. 201 с.
8. *Коротеева Е.В., Веселкин Д.В., Кудрявцева Н.Б.* и др. Накопление тяжелых металлов в разных органах березы повислой возле Карабашского медеплавильного комбината // *Агрехимия.* 2015. № 3. С. 88–96.
9. *Медведев И.Ф., Деревягин С.С.* Тяжелые металлы в экосистемах. Саратов: Ракурс, 2017. 178 с.
10. *Kozlov M.V., Haukioja E., Bakhtiarov A.V., Stroganov D.N.* Heavy metals in birch leaves around a nickel-copper smelter at Monchegorsk, Northwestern Russia // *Environ Pollut.* 1995. V. 90. №3. P. 291–299. [https://doi.org/10.1016/0269-7491\(95\)00027-0](https://doi.org/10.1016/0269-7491(95)00027-0)
11. *Ветчинникова Л.В., Кузнецова Т.Ю., Титов А.Ф.* Особенности накопления тяжелых металлов в листьях древесных растений на урбанизированных территориях в условиях севера // *Труды КарНЦ РАН.* 2013. № 3. С. 68–73.
12. *Zakrzewska M., Klimek B.* Trace element concentrations in tree leaves and lichen collected along a metal pollution gradient near Olkusz (Southern Poland) // *Bull. Hist. Chem.* 2018. V. 100. P. 245–249. <https://doi.org/10.1007/s00128-017-2219-y>
13. *Heliövaara K., Väisänen R.* Air pollution levels and abundance of forest insects // *Acidification in Finland* / Eds. Kauppi K. et al. Berlin: Springer, 1990. P. 447–467.
14. *Koricheva J., Haukioja E.* Effects of air pollution on host plant quality, individual performance, and population density of Eriocrania miners (Lepidoptera: Eriocraniidae) // *Environ. Entomol.* 1992. V. 21. № 6. P. 1386–1392. <https://doi.org/10.1093/ee/21.6.1386>
15. *Ruohomäki K., Kaitaniemi P., Kozlov M.* et al. Density and performance of *Epirrita autumnata* (Lepidoptera: Geometridae) along three air pollution gradients in northern Europe // *J. Appl. Ecol.* 1996. V. 33. № 4. P. 773–785. <https://doi.org/10.2307/2404947>
16. *Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E.* Impacts of point polluters on terrestrial biota. Berlin etc.: Springer, 2009. 466 p. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-2467-1>
17. *Бельская Е.А., Воробейчик Е.Л.* Реакция филофагов осины на выбросы Среднеуральского медеплавильного завода // *Экология.* 2013. № 2. С. 99–109. [*Belskaya E.A., Vorobeichik E.L.* Responses of leaf-eating insects feeding on aspen to emissions from the Middle Ural copper smelter // *Russ. J. Ecol.* 2013. V. 44. № 2. P. 108–117.] <https://doi.org/10.1134/S1067413613020045>
18. *Бельская Е.А., Воробейчик Е.Л.* Изменение трофической активности филофагов березы в градиенте загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного завода // *Сиб. экол. журн.* 2015. № 3. С. 486–495. [*Belskaya E.A., Vorobeichik E.L.* Changes in the trophic activity of leaf-eating insects in birch along the pollution gradient near the Middle Ural copper smelter // *Contemp. Probl. Ecol.* 2015. V. 8. № 3. P. 397–404.] <https://doi.org/10.7868/S0367059713020042>
19. *Smith P.N., Cobb G.P., Godard-Coddling C.* et al. Contaminant exposure in terrestrial vertebrates // *Environ. Pollut.* 2007. V. 150. P. 41–64. <https://doi.org/doi.org/10.1016/j.envpol.2007.06.009>
20. *Luysaert S., Raitio H., Vervaeke P.* et al. Sampling procedure for the foliar analysis of deciduous trees // *J. Environ. Monit.* 2002. V. 4. № 6. P. 858–864. <https://doi.org/10.1039/B208404J>
21. *Kozlov M.V.* Sources of variation in concentrations of nickel and copper in mountain birch foliage near a nickel-copper smelter at Monchegorsk, north-western Russia: results of long-term monitoring // *Environ. Pollut.* 2005. V. 135. P. 91–99. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2004.10.005>
22. *Бельская Е.А.* Динамика трофической активности филофагов березы в период снижения атмосферных выбросов медеплавильного завода // *Экология.* 2018. № 1. С. 74–80. [*Belskaya E.A.* 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.] <https://doi.org/10.7868/S0367059718010092>
23. 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.] <https://doi.org/10.7868/S0367059714060158>
 24. Государственный доклад о состоянии и об охране окружающей среды Свердловской области (2019) [Электронный ресурс]. – URL: https://ip-ae.uran.ru/library/publications_pdf/gos_doklady (дата обращения 27.12.2022).
 25. Freedman B., Hutchinson T.C. Pollutant inputs from the atmosphere and accumulations in soils and vegetation near a nickel-copper smelter at Sudbury, Ontario, Canada // *Can. J. Bot.* 2011. V. 58. P. 108–132. <https://doi.org/10.1139/b80-014>
 26. Лянгузова И.В. Динамика содержания никеля и меди в растениях сосновых лесов Кольского полуострова в условиях аэротехногенного загрязнения // *Растит. ресурсы.* 2008. Т. 44. Вып. 4. С. 91–98.
 27. Лянгузова И.В. Динамические тренды содержания тяжелых металлов в растениях и почвах при разном режиме аэротехногенной нагрузки // *Экология.* 2017. № 4. С. 250–260. [Lyanguzova I.V. Dynamic trends of heavy metal contents in plants and soil under different industrial air pollution regimes // *Russ. J. of Ecol.* 2017. V. 48. № 4. P. 311–320.] <https://doi.org/10.1134/S1067413617040117>
 28. Kloke A., Sauerbeck D., Vetter H. The contamination of plants and soils with heavy metals and the transport of metals in terrestrial food chains // *Changing metal cycles and human health* / Ed. Nriagu J.O. Berlin: Springer, 1984. P. 113–141. https://doi.org/10.1007/978-3-642-69314-4_7
 29. Radojevic A.A., Serbula S.M., Kalinovic T.S. et al. Metal/metalloid content in plant parts and soils of *Corylus* spp. influenced by mining-metallurgical production of copper // *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2017. V. 24. № 11. P. 10326–10340. <https://doi.org/10.1007/s11356-017-8520-9>
 30. Нестерков А.В. Поверхностное загрязнение луговых растений в период снижения атмосферных выбросов медеплавильного завода // *Экология.* 2019. № 4. С. 316–320. [Nesterkov A.V. Surface pollution of meadow plants during the period of reduction of atmospheric emissions from a copper smelter // *Russ. J. Ecol.* 2019. V. 50. № 4. P. 408–412.] <https://doi.org/10.1134/S0367059719040127>
 31. Мухачева С.В. Многолетняя динамика концентраций тяжелых металлов в корме и организме рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в период снижения выбросов медеплавильного завода // *Экология.* 2017. № 6. С. 461–471. [Mukhacheva S.V. Long-term dynamics of heavy metal concentrations in the food and liver of bank voles (*Myodes glareolus*) in the period of reduction of emissions from a copper smelter // *Russ. J. Ecol.* 2017. V. 48. № 6. P. 559–568.] <https://doi.org/10.7868/S0367059717060087>
 32. Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю. Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период сокращения объемов его выбросов // *Почвоведение.* 2017. № 8. С. 1009–1024. <https://doi.org/10.1134/S1064229317080130>
 33. Сморгалов И.А., Воробейчик Е.Л. Почвенное дыхание лесных экосистем в градиентах загрязнения среды выбросами медеплавильных заводов // *Экология.* 2011. № 6. С. 429–435. [Smorkalov I.A., Vorobeichik E.L. Soil respiration of forest ecosystems in gradients of environmental pollution by emissions from copper smelters // *Russ. J. Ecol.* 2011. V. 42. № 6, P. 464–470.] <https://doi.org/10.1134/S1067413611060166>
 34. Pulford I.D., Watson C. Phytoremediation of heavy metal-contaminated land by trees—a review // *Environ. Int.* 2003. V. 29. P. 529–540. [https://doi.org/10.1016/S0160-4120\(02\)00152-6](https://doi.org/10.1016/S0160-4120(02)00152-6)
 35. Riddell-Black D. Heavy metal uptake by fast growing willow species // *Willow vegetation filters for municipal wastewaters and sludges: A biological purification system* / Eds.: Ansson P., Perttu K. Uppsala: Swedish Univ. of Agricultural Sci., 1994. P. 145–151.
 36. Ross S.M. Toxic metals: fate and distribution in contaminated ecosystems // *Toxic metals in soil – plant systems* / Ed. Ross S.M. Chichester: Wiley, 1994. P. 189–243.
 37. Ehlin P.O. Seasonal variations in metal contents of birch // *Geol. Foren. Stockh. Forh.* 1982. V. 104. P. 63–67. <https://doi.org/10.1080/11035898209454538>
 38. Ветчинникова Л.В., Кузнецова Т.Ю., Титов А.Ф. Особенности накопления тяжелых металлов в листьях древесных растений на урбанизированных территориях в условиях севера // *Труды Карел. НЦ РАН.* 2013. № 3. С. 68–73.

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

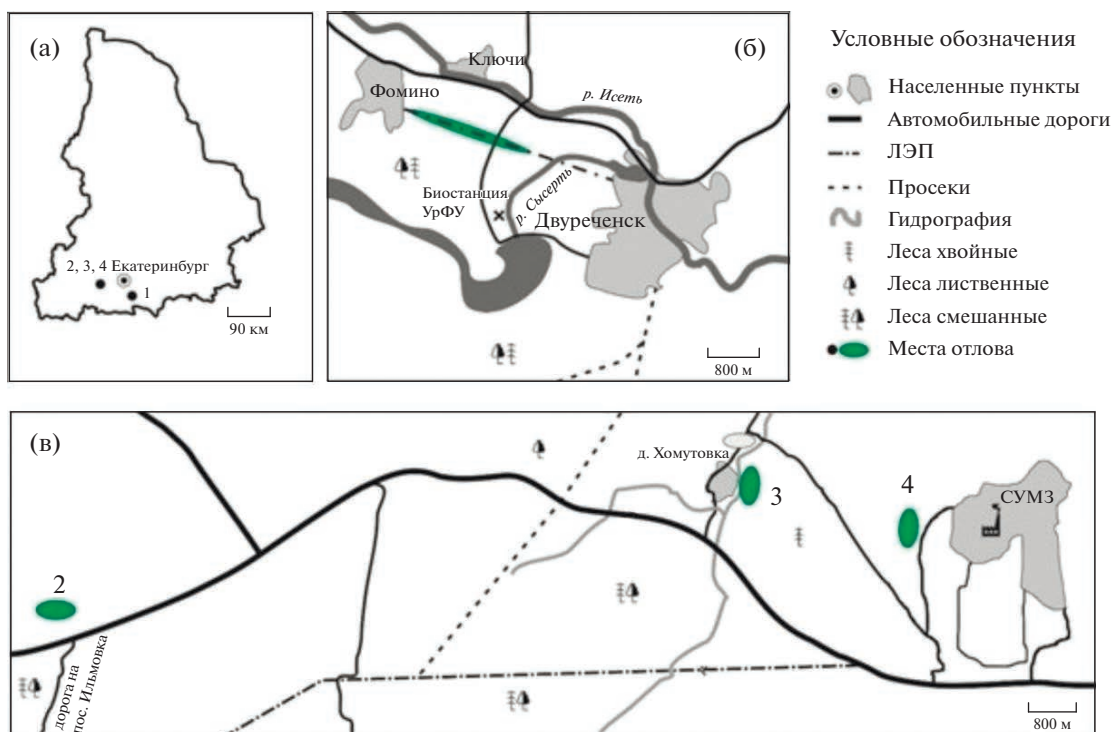


Рис. 1. Карта-схема района исследований: а – точки сбора материала на территории Свердловской области; б – район биостанции Уральского федерального университета (УрФУ); в – район Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ). Участки: 1 – контрольный, 2 – фоновый, 3 – буферный, 4 – импактный.

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 Исеты 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 таксоцены 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	df_1	df_2	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).

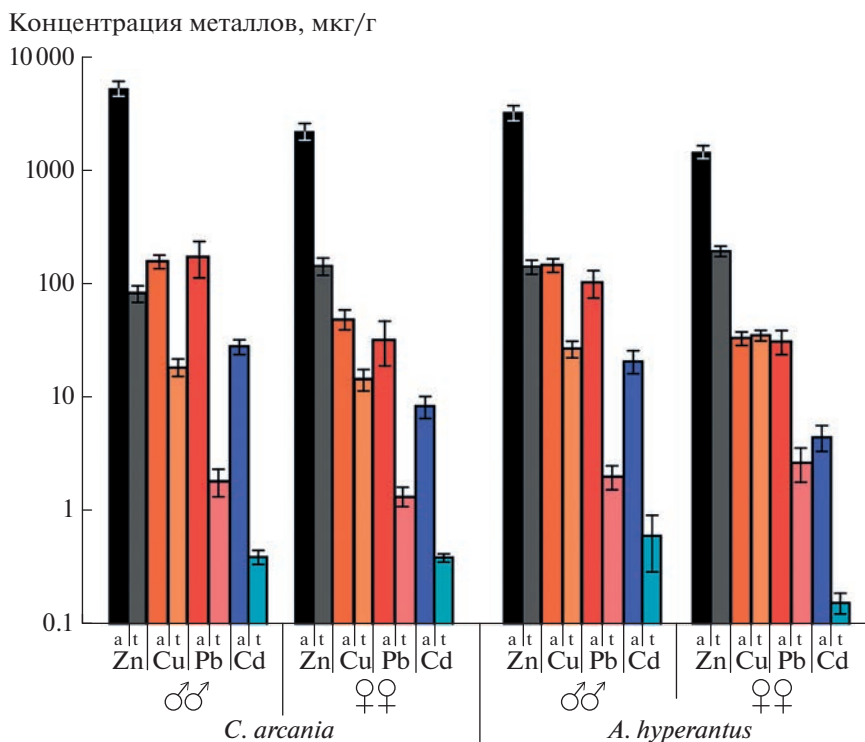


Рис. 2. Концентрация металлов (среднее ± ошибка) в разных отделах тела двух видов (усредненные по всем участкам): а – брюшко (abdomen), т – грудь (thorax).

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 самок *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	df_1	df_2	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

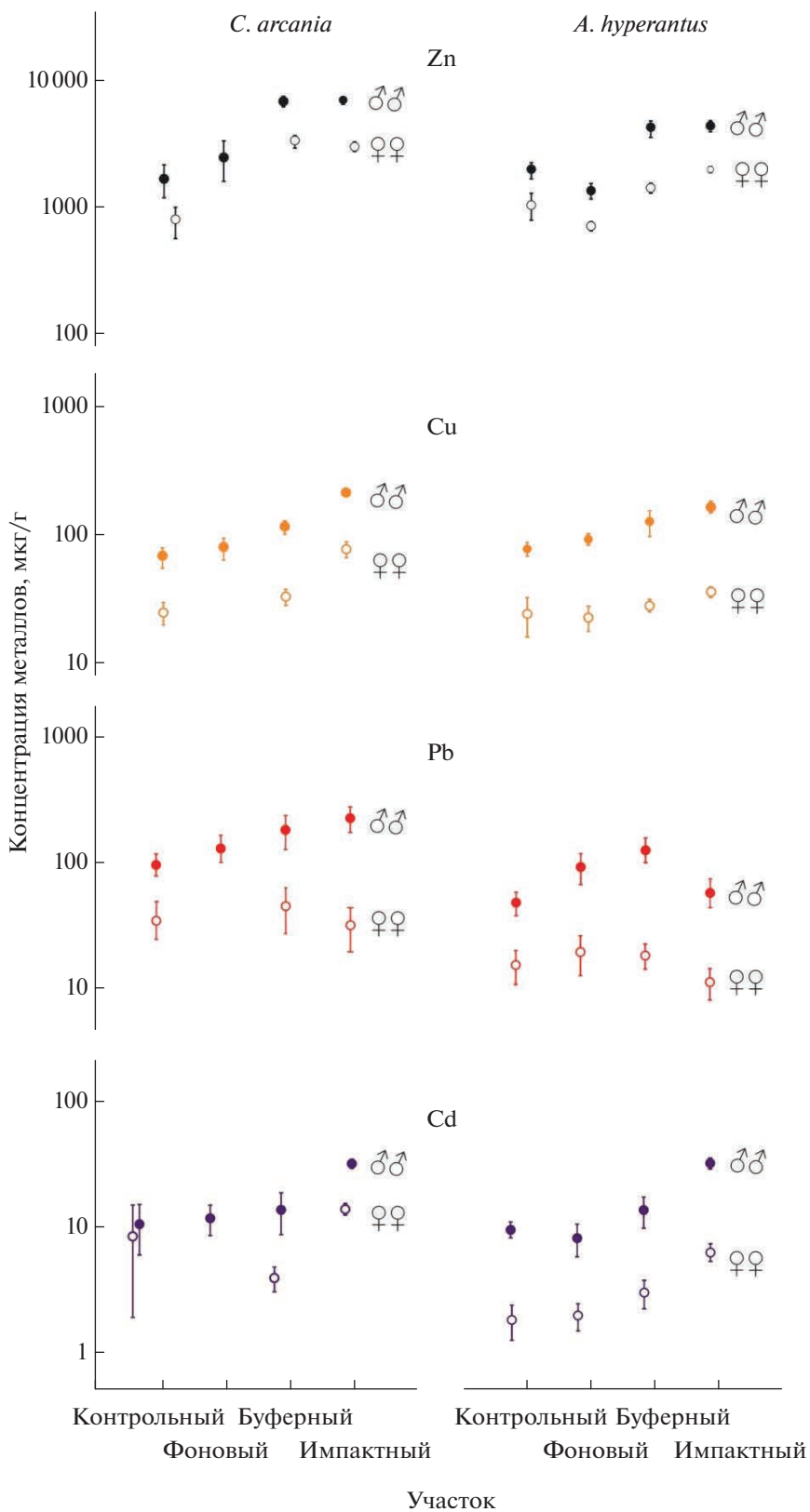


Рис. 3. Концентрация металлов (среднее ± ошибка) в брюшке самцов и самок двух видов на разных участках.

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			

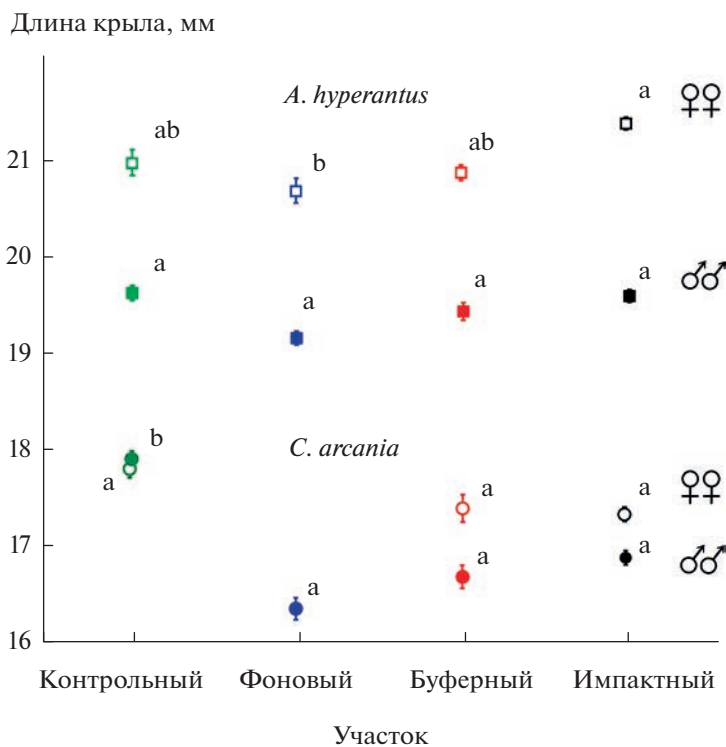


Рис. 4. Длина крыла (среднее \pm ошибка) двух видов на разных участках. Одинаковые буквы обозначают отсутствие значимых различий в пределах вида и пола по критерию Тьюки ($p < 0.05$).

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

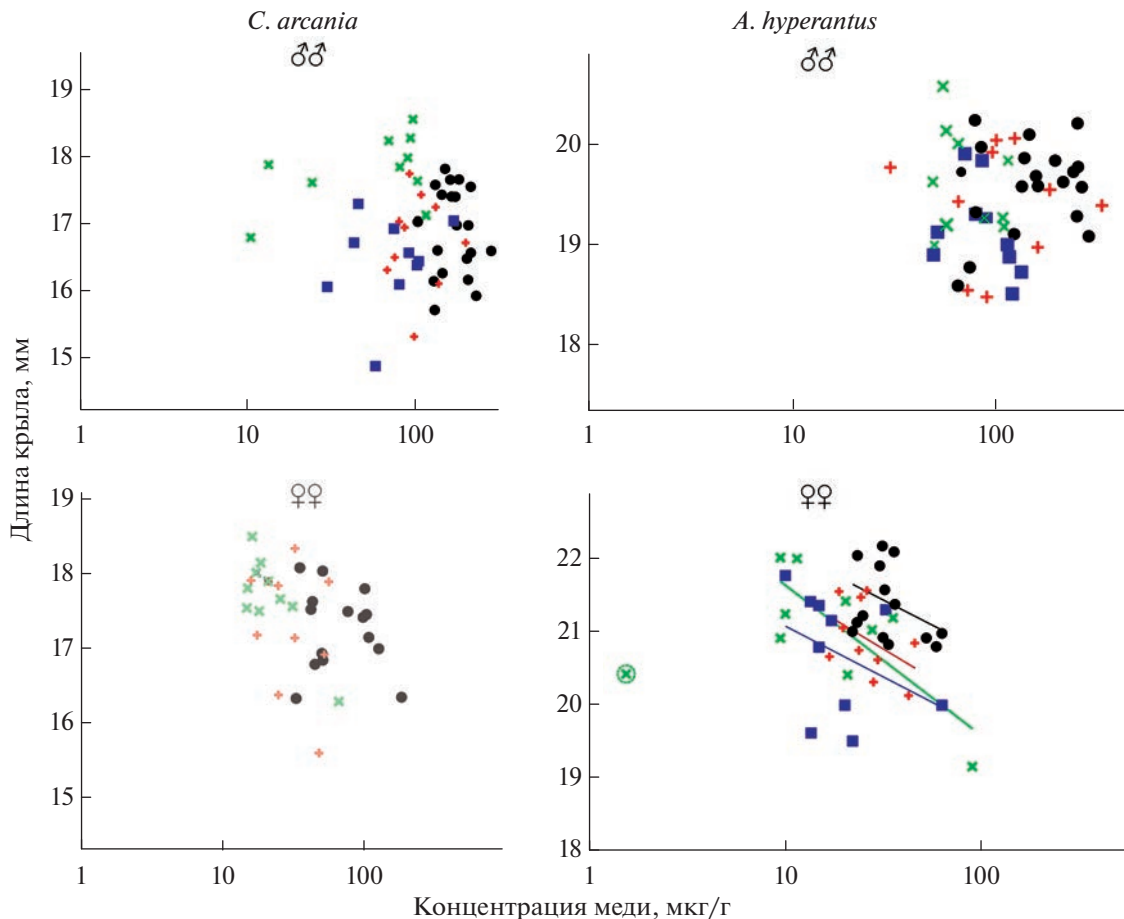


Рис. 5. Зависимость длины крыла от концентрации меди в брюшке: зеленым цветом обозначен контрольный участок, синим – фоновый, красным – буферный, черным – импактный; пунктиром обведено резко уклоняющееся значение концентрации меди (исключено из статистического анализа).

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], водолюбам [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 *S. 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 добывают аргументы в пользу этого тезиса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Тестируемая нами гипотеза о том, что вблизи завода бархатницы *S. 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 таксоцена 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 pollutants // 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 жуужелиц 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 pollutants 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 species // 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.

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

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

^аИнститут 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 — SO₂ 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 × 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

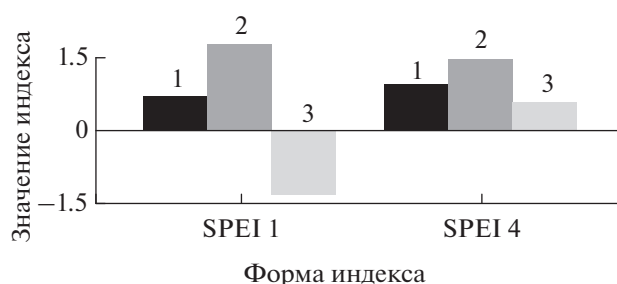


Рис. 1. Индекс SPEI в 2014 г.: SPEI 1 – рассчитан для каждого из летних месяцев: 1 – июнь, 2 – июль, 3 – август; SPEI 4 – суммарно для четырех месяцев (указанного и трех предшествующих). Значения SPEI выше 1.5 соответствуют избыточному увлажнению, ниже –1.5 засухе.

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.

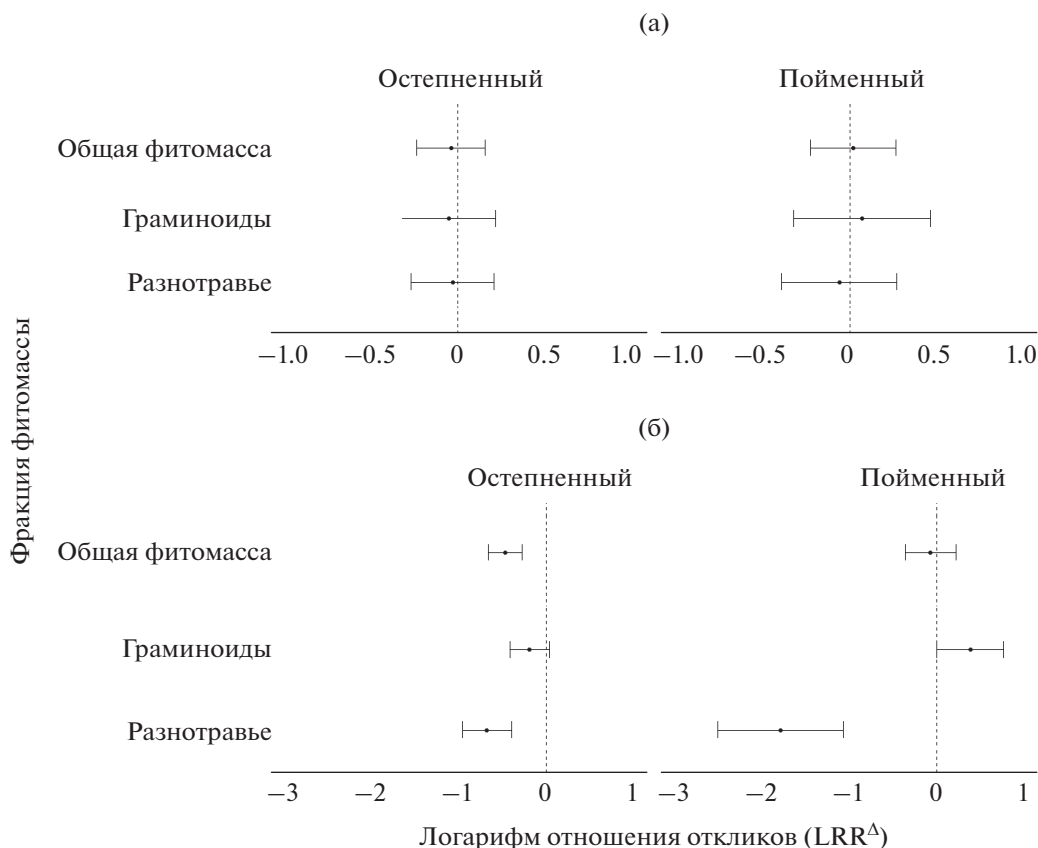


Рис. 2. Размер эффекта техногенного загрязнения для травянистых растений на остепненном и пойменном лугах в буферной (а) и импактной (б) зонах загрязнения. Горизонтальные линии – границы доверительного интервала.

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-

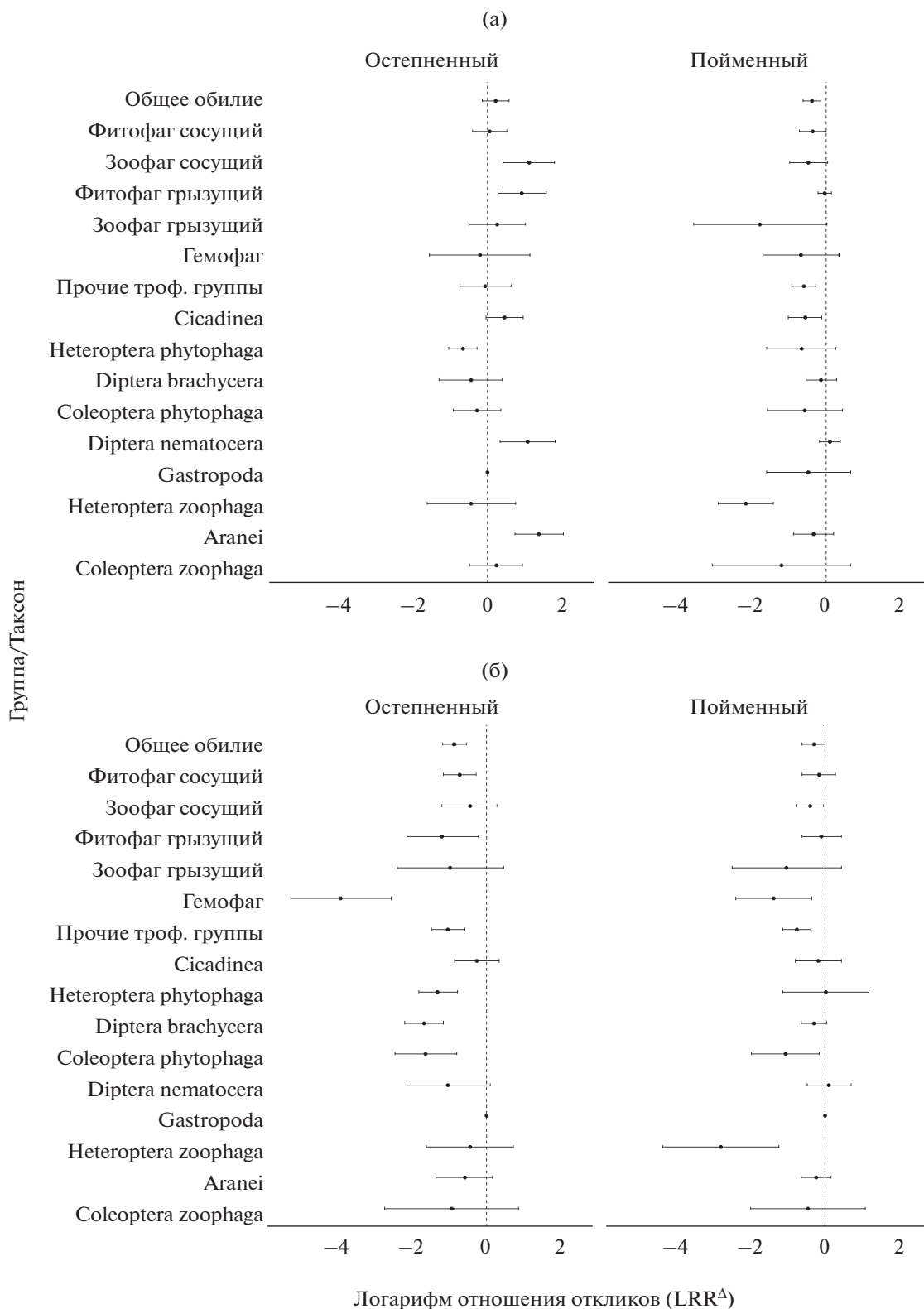


Рис. 3. Размер эффекта техногенного загрязнения для общего обилия, трофических и таксономических групп беспозвоночных травоядных на остепненном и пойменном лугах в буферной (а) и импактной (б) зонах загрязнения. Горизонтальные линии – границы доверительного интервала.

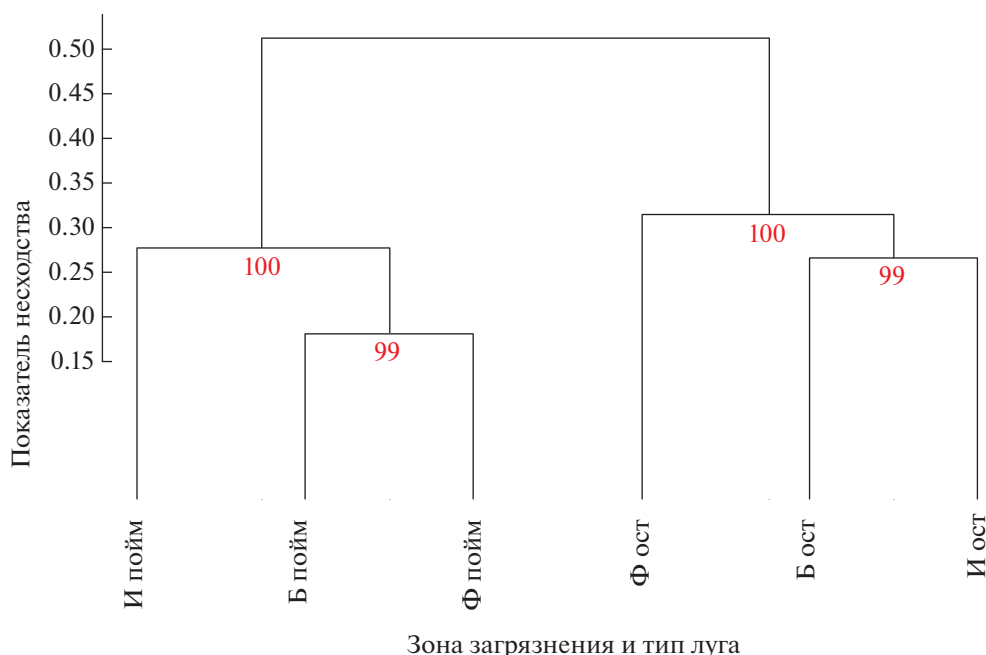


Рис. 4. Несходство (индекс Брея-Кертиса) таксономической структуры беспозвоночных травостоя в фоновой (Ф), буферной (Б) и импактной (И) зонах загрязнения на остепненном (ост) и пойменном (пойм) лугах. Цифры в основаниях ветвей дендрограммы – относительно несмещенные числа поддержки (AU, %). Кластеры 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: жужелиц [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_а, 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 повреждений тела, в которых аккумулируются некоторые металлы [50], однако общее поступление токсиантов 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. Кондратову (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 мелеплавильного 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 мелеплавильного 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 мелеплавильного завода // Экология. 2022. № 6. P. 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. pvclust: Hierarchical clustering with P-values via multiscale bootstrap resampling. R package version 2.2-0. <https://CRAN.R-project.org/package=pvclust>.
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 жуужелиц (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-герпетобиянтов 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 филофагов 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.

УДК 597.556.35(571.6):591.33

О “ТЕМПЕРАТУРНЫХ НОРМАХ” В ЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ КАМБАЛОВЫХ РЫБ (PLEURONECTIDAE) С РАЗНЫМИ СРОКАМИ ВОСПРОИЗВОДСТВА

© 2023 г. Р. Р. Юсупов^а, *, Рус. Р. Юсупов^а

^аФГБУН Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Россия 685000 Магадан, ул. Портовая, 18

*e-mail: ryusupov_mag@mail.ru

Поступила в редакцию 14.06.2023 г.

После доработки 29.06.2023 г.

Принята к публикации 17.07.2023 г.

Ключевые слова: камбалы, размножение, эмбриогенез, предличинки

DOI: 10.31857/S0367059723060100, **EDN:** ADNIQH

Порядок наступления разных фаз развития, как и энергетические затраты на их прохождение, задаются наследственным аппаратом организма и являются результатом действия естественного отбора. Очевидно, что отбор, который должен приводить к различиям в прохождении фаз развития у родственных видов, носит адаптивный характер к условиям обитания [1]. Видимо, экологическая обусловленность адаптации воспроизводства проявляется не только на межвидовом уровне, но и в более крупных группах таксонов.

В качестве одного из показателей продолжительности эмбриогенеза используют понятия “физиологическое время” и “температурная норма”, как сумма температуры воды в целом за период инкубации икры или отдельных этапов и стадий эмбрионального развития, выражаемой в “градусо-днях” или “градусо-часах” [1–4]. В пределах биологического оптимума для развития вида диапазона температур этот показатель является величиной более или менее стабильной.

Экспериментальные наблюдения за эмбриональным развитием 5 видов камбал проведены авторами в 2009–2020 гг., результаты которых опубликованы [5–9]. В этой связи представляет интерес обобщить собственные данные с привлечением литературных сведений по другим видам дальневосточных камбал и в целом оценить температурную норму прохождения эмбриогенеза у видов с разной экологией воспроизводства, что и послужило целью настоящей работы.

Общий анализ эмбрионального развития достаточно полно изученных нами четырех видов камбал, нерестующих в разные сезоны, позволил выявить не только видовую специфичность в длительности эмбриогенеза и количестве необходимого тепла для прохождения отдельных этапов и стадий, но и некоторые особенности этого про-

цесса надвидового уровня. Выяснено, что “холодолюбивые” северная палтусовидная *Hippoglossoides robustus* Gill and Townsend, 1897 и полярная *Liopsetta glacialis* (Pallas, 1776) камбалы, нерест и развитие которых происходят зимой и ранней весной, большей частью в период ледостава, требуют для полного прохождения эмбриогенеза существенно большего количества тепла, чем “теплолюбивые” желтоперая *Limanda aspera* Pallas, 1814 и звездчатая *Platichthys stellatus* (Pallas, 1787) камбалы, воспроизводство которых происходит в весенне-летний сезон. Для первой пары видов сумма тепла составляет соответственно 2147 и 2297 град-час, тогда как для второй эта величина не превышает 1195 и 1330 град-час.

Для большей объективности оценки выявленных различий были дополнительно привлечены литературные данные по камбалам других видов, нерестующих в разные сезоны года и для которых возможно было рассчитать “физиологическое время” [10–13]. Результаты попарного сравнения 14 видов камбаловых рыб методом многомерного анализа независимых выборок (UPGA) представлены на рис. 1а.

По интересующему нас признаку все исследуемые виды четко дифференцируются в два крупных кластера. Первую группу образуют *Limanda aspera*, *Platichthys stellatus*, *Cleisthenes herzezeini* (в северной части Охотского моря отсутствует), *Mizopsetta proboscidea*, *Pseudopleuronectes herzezeini* и *Gliptocephalus stelleri*, воспроизводство которых происходит в весенне-летний период при положительной температуре. У таких камбал для полного прохождения эмбрионального развития суммарная величина требуемого тепла составляет в среднем по всем видам 1190 град-час. Во второй кластер вошли камбалы с осенне-зимним размножением, воспроизводство которых в есте-

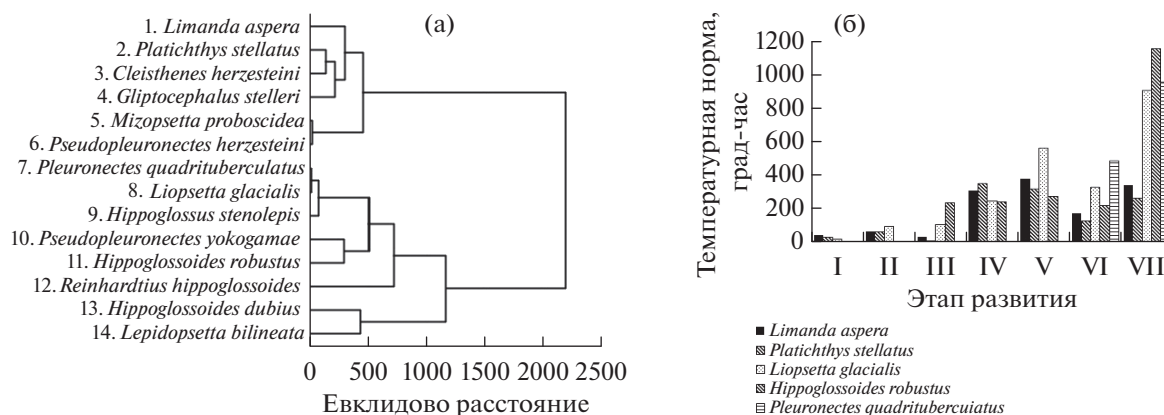


Рис. 1. Дендрограмма сходства по общей сумме принятого тепла (а) и гистограмма его распределения по этапам развития (б) у камбаловых рыб в эмбриональный период: 1, 2, 8, 11 – собственные данные; 3, 4, 6, 7, 10, 13, 14 – [10]; 5 – [11]; 9 – [12]; 12 – [13, 15].

ственных условиях происходит при близкой к нулю или отрицательной температуре воды, в основном подо льдом: *Pleuronectes quadrituberculatus*, *Pseudopleuronectes yokogamae*, *Hippoglossoides dubius*, *Lepidopsetta bilineata*, *Liopsetta glacialis*, *Hippoglossoides robustus*, *Hippoglossus stenolepis* и *Reinhardtius hippoglossoides matsurae*. У этих камбал для полного завершения эмбриогенеза требуется в среднем 2190 град-час.

Подробный анализ эмбриогенеза *L. aspera*, *P. stellatus*, *H. robustus* и *L. glacialis* (рис. 1б) показал, что основное различие в количестве принятого тепла у камбал с разной экологией нереста приходится на VII этап (периодизация по А.П. Макеевой [14]), завершающий эмбриональное развитие и в течение которого происходят закладка и развитие ряда важных дефинитивных органов. Если для *L. aspera*, *P. stellatus* на этом этапе требуется соответственно 269 и 337 град-час, то для *L. glacialis* – 910, а *H. robustus* – 1158 град-час. Для желтобрюхой камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus* Pallas, 1814, у которой удалось исследовать два последовательно завершающих этапа развития, сумма принятого тепла на VII этапе составила 960 град-час.

Результаты исследований позволяют выдвинуть гипотезу о том, что у видов камбал, нерест и развитие которых происходят во время гидрологической зимы, значительное количество требуемого тепла на завершающем этапе эмбриогенеза можно принять как адаптацию к условиям среды на момент их выхода из оболочки яиц. Она направлена на максимальное морфофункциональное развитие эмбрионов и повышение выживаемости вылупившихся предличинки в условиях слабого развития фито- и зоопланктона во время гидрологической весны и соответственно низкой пищевой обеспеченности.

Такие виды, как *P. quadrituberculatus*, *L. glacialis* и *H. robustus*, выходят из оболочки яиц сравнительно крупными, имея общую длину тела (TL) 6.48, 5.90 и 5.44 мм соответственно (рис. 2а–в). Они характеризуются высокой двигательной активностью и маневренностью благодаря подвижным грудным плавникам. У них хорошо выражены отделы головного мозга, сформирована подвижная нижняя челюсть, дифференциация желудочно-кишечного тракта на отделы близка к своему дефинитивному состоянию. Подвижное состояние глаз, обнаруживаемое еще у эмбрионов, позволяет предположить у вылупившихся предличинки наличие в органах зрения развитой функции аккомодации – необходимой в процессе охоты за пищевыми объектами. В целом только что вылупившиеся предличинки этих видов камбал морфофункционально готовы к переходу на внешнее питание уже через 2–3 сут.

Предличинки *P. stellatus* и *L. aspera* выходят из оболочки яиц на более ранних стадиях развития и имеют сравнительно небольшие размеры – TL 2.58 и 2.74 мм соответственно (рис. 2г, д). Концентрация головного мозга и его дифференциация от общего нервального тяжа у предличинки еще не произошли, и головной отдел остается тесно прижатым к желточному мешку. Такие дефинитивные органы, как отделы головного мозга, жаберно-челюстной аппарат, желудочно-кишечный тракт, находятся на начальных стадиях развития, грудные плавники еще в зачаточном состоянии. Сходные стадии развития только что вылупившихся предличинки приводятся в литературе и по другим видам летне-нерестующих камбал [10]. Вследствие слабого развития вылупившиеся предличинки первые дни малоподвижны, и переход их на этап смешанного питания происходит не раньше, чем через 4 сут. Репродуктивная стратегия популяций

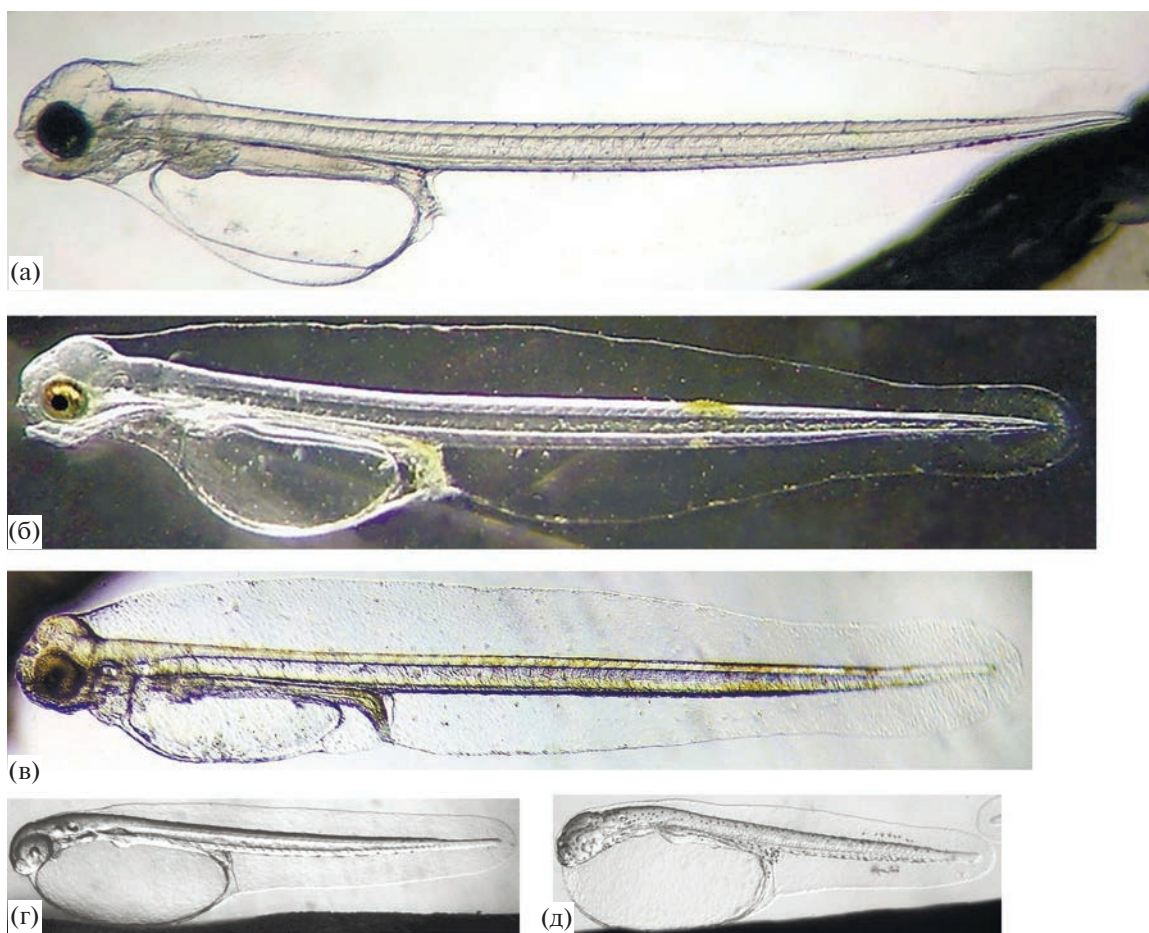


Рис. 2. Вылупившиеся предличинки камбал северной части Охотского моря: а – *Pleuronectes quadrituberculatus* (TL = 6.48 мм), б – *Liopsetta glacialis* (TL = 5.50 мм), в – *Hippoglossoides robustus* (TL = 5.44 мм), г – *Limanda aspera* (TL = 2.74 мм), д – *Platichthys stellatus* (TL = 2.58 мм).

этой экологической группы видов камбал реализуется через высокую плодовитость.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов и подтверждают, что в работе с животными соблюдались применяемые этические нормы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ушаков М.В., Недосекина Т. Метод оценки температурных норм развития по данным фенологических наблюдений в природе // Экология. 2017. № 5. С. 331–338. <https://doi.org/10.1134/S0044459619020076>
2. Зеленников О.В., Кузнецова И.В. Некоторые данные о состоянии половых желез у производителей горбуши в период нерестовой миграции // III научная сессия морской биологической станции Санкт-Петербургского гос. ун-та. СПб., 2002. С. 39–40.
3. Кипятков В.Е., Лопатина Е.Б. Внутривидовая изменчивость температурных норм развития у насекомых: новые подходы и перспективы // Энтомологическое обозрение. 2010. Т. 89. Вып. 1. С. 33–61.
4. Ушаков М.В. Температурные нормы развития и сезонные явления: применима ли формула Блунка к фенологии земноводных? // Известия выс. уч. зав. Поволжский регион. Естественные науки. 2019. № 2. С. 179–188. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-2-17>
5. Юсупов Р.Р. Эмбрионально-личиночное развитие полярной камбалы *Liopsetta glacialis* (Pleuronectidae) Тайфунской губы (северная часть Охотского моря) // Известия ТИНРО. 2010. Т. 162. С. 179–193.
6. Юсупов Р.Р. Размножение и развитие звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* (Pleuronectidae) Тайфунской губы (северная часть Охотского моря) // Известия ТИНРО. 2011. Т. 166. С. 38–58.
7. Юсупов Р.Р. Эмбрионально-личиночное развитие желтоперой камбалы *Limanda aspera* (Pleuronectidae) северной части Охотского моря // Известия ТИНРО. 2013. Т. 175. С. 145–158.
8. Юсупов Р.Р. Эмбриональное и личиночное развитие северной палтусовидной камбалы *Hippoglossoides robustus* (Pleuronectidae) северной части Охотского моря // Известия ТИНРО. 2018. Т. 194. С. 42–53. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-194-42-53>

9. Юсупов Р.Р., Юсупов Рус. Р. Некоторые данные об эмбриональном развитии желтобрюхой камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus* (Pleuronectidae) северной части Охотского моря // Зоол. журнал. 2022. Т. 101. Вып. 10. С. 1120–1126. <https://doi.org/10.31857/S0044513422080128>
10. Перцева-Остроумова Т.А. Размножение и развитие дальневосточных камбал. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 486 с.
11. Николотова Л.А. Материалы по эмбриональному развитию некоторых видов камбал // Известия ТИНРО. 1970. Т. 74. С. 22–41.
12. Forrester C.R., Alderdice D.F. Laboratory observations on early development of the Pacific halibut // Int. Pac. Halibut Comm. Tech. Report. 1973. № 9. 13 p.
13. Dominguez-Petit R., Ouelet P., Lambert Y. Reproductive strategy, egg characteristics and embryonic development of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) // ICES Journal of Marine Science. 2013. V. 70. №2. P. 342–351. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss180>
14. Макеева А.П. Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ, 1992. 216 с.
15. Stene A., Gundersen A.C., Albert O.T. et al. Early development of Northeast Arctic Greenland Halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) // J. Northw. Atl. Fish. Sci. 1999. V. 25. P. 171–177.