

ОТВЕТНЫЕ РЕАКЦИИ НАСЕКОМЫХ-ДЕНДРОФАГОВ НА ПРОМЫШЛЕННОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ ВОЗДУХА

А. В. Селиховкин

Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет, Санкт-Петербург, Россия

Эл. почта: a.selikhovkin@mail.ru

Статья поступила в редакцию 27.09.2012; принята к печати 19.02.2013

Ответные реакции насекомых на промышленное загрязнение воздуха рассмотрены на организменном и популяционном уровнях. Основные полевые исследования проводились в зонах промышленного загрязнения в Иркутской, Новосибирской и Ленинградской областях. Объектами лабораторных экспериментов были, в первую очередь, различные виды микрожесткокрылых, а также непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.) и некоторые другие насекомые. Двуокись серы наиболее сильно действует непосредственно через воздушную среду, а фтор – через пищу. Выявлено наличие адаптаций к фтористому загрязнению в популяциях моли *Anacamptis populella* Cl. (*Gelechiidae*), обитающих в зонах сильного промышленного загрязнения. Одинаковые типы и уровни загрязнения приводят к формированию сходных комплексов микрожесткокрылых даже в сильно отличающихся по климатическим условиям районах со специфическим видовым составом доминирующей по плотности группы. Рассмотрены критические уровни загрязнения, при которых проявляется влияние основных специфических факторов, включая: отравляющее действие загрязняющих веществ; биохимические и морфологические изменения растений, не считая накопления поллютантов; изменение численности паразитов и вирулентности бактерий и вирусов; аккомодации, аптации и адаптации популяций к непосредственному воздействию загрязняющих веществ.

Ключевые слова: микрожесткокрылые, фтор, двуокись серы.

RESPONSES OF DENDROPHAGOUS INSECTS TO INDUSTRIAL AIR POLLUTION

A.V. Selikhovkin

S.M. Kirov University of Forestry, Saint-Petersburg, Russia

E-mail: a.selikhovkin@mail.ru

The responses of dendrophagous insects to industrial air pollution are analyzed at the levels of populations and single organisms. Field studies were carried out in polluted areas of Irkutsk, Novosibirsk, and Leningrad regions. Laboratory experiments were performed mainly with different microlepidoptera species and, also, with gipsy moth (*Lymantria dispar* L.) and some other species. Air pollutants sulfur dioxide and fluorides were found to act on insects via different routs, the first one mainly trough air, and the second one through food. The populations of the moth *Anacamptis populella* Cl. (*Gelechiidae*) in heavily polluted areas were found to have adaptations to pollution with fluorides. Similar types and levels of pollutions were found result in similar shifts in the complexes of microlepidoptera species even in areas featuring different climatic conditions and predominant species compositions. The main factors, which mediate the effects of air pollution on insects include direct poisoning by pollutants, biochemical and morphological changes in plants apart of pollutant accumulation therein, changes in the composition of parasitic species and in the virulence of bacteria and viruses and accomodations, adaptatons and aptations of insect populations to the immediate effects of pollutants.

Keywords: microlepidoptera, fluorides, sulfur dioxide.

ВВЕДЕНИЕ	48
1. Изменения в структуре энтомокомплексов дендрофагов под воздействием загрязнения	49
1.1. Объекты и методика исследований	49
1.2. Динамика популяционных показателей насекомых-дендрофагов в условиях воздействия загрязняющих веществ	49
2. Отравляющее воздействие загрязняющих веществ на организменном уровне	52
2.1. Двуокись серы: различные группы насекомых	52
2.2. Двуокись серы: микрожесткокрылые	54
2.3. Фтористый водород: различные группы насекомых	55
2.4. Фтористый водород: микрожесткокрылые	57
3. Изменение состояния растений	58
4. Динамика морфометрических характеристик отдельных видов	61
5. Воздействие загрязняющих веществ на популяционно-видовом уровне	63
5.1. Отравляющее воздействие загрязненного корма	63
5.2. Адаптации к воздействию загрязняющих веществ	64
5.3. Паразиты, хищники, болезни	65
ОБСУЖДЕНИЕ И ВЫВОДЫ	67
Изменения в структуре энтомокомплексов дендрофагов под воздействием загрязнения	67
Причинно-следственные связи, обуславливающие ответные реакции насекомых-дендрофагов на воздействие загрязнения	69
Заключение	70
Литература	71

ВВЕДЕНИЕ

Развитие промышленности во второй половине XX в. привело к резкому увеличению уровня загрязнения разных компонентов природной среды, в том числе воздуха [1]. Наиболее крупные предприятия располагались вне крупных городов, зачастую в лесных зонах. В частности, в Советском Союзе сернистые, фтористые, азотистые соединения, соединения хлора, тяжелые металлы стали основными загрязнителями лесных экосистем в районе выбросов крупнейших промышленных предприятий. Широко известной стала проблема гибели древостоев вокруг Норильска («Норильский никель»), Мончегорска («Североникель»), Братска (Братский алюминиевый завод, лесопромышленный комплекс) и др. С другой стороны, и небольшие предприятия стали объектом внимания как источники загрязнения и гибели древостоев. Например, цементные заводы в г. Искитим (Иркутская область), г. Сланцы (Ленинградская область), алюминиевый завод в г. Канда-лакша столкнулись с проблемой того, что все случаи усыхания древостоев списывались на воздействие выбросов этих предприятий. В этот период, особенно в 1970-х – 1980-х годах в научной литературе появилось большое количество публикаций разного уровня на эту тему, часть из которых будет приведена ниже.

Кафедра защиты леса Санкт-Петербургского государственного лесотехнического университета проводила системные исследования действия промышленного загрязнения воздуха на лесные экосистемы в районе городов Братск, Усть-Илимск, Искитим, Сланцы, Мончегорск и некоторых других с 1977 г. по 1992 г. В ходе этих работ, с одной стороны, выполнялось целевое исследование по заданию заказчика (например, оценка долевого участия предприятий и организаций в ослаблении и гибели древостоев) [67, 72], а с другой – исследовались ответные реакции насекомых-дендрофагов на ценоотическом, популяционно-видовом и организменном уровнях. Проводились полевые наблюдения за динамикой плотности популяций насекомых-дендрофагов, лабораторные и полевые эксперименты. Некоторые результаты исследований обобщены в ряде публикаций [13, 29, 30, 60]. Наиболее детально исследовались листовые микрожучки, минирующие, сворачивающие и сцепляющие листья древесных растений. Это связано с тем, что такие насекомые присутствуют во всех лесных экосистемах, при этом даже в очень удаленных географических зонах встречаются одни и те же виды. Это позволяет сравнивать ответные реакции насекомых-дендрофагов в разных климатических условиях. В частности, в районе городов Братск (Восточная Сибирь), Искитим (Западная Сибирь), Сланцы (Ленинградская обл.) и Санкт-Петербург (западная граница Европейской части России) в энтомокомплексах микрожучки довольно много видов, встречающихся во всех или по крайней мере в двух из перечисленных районов. При этом достаточно высокий уровень плотности популяций позволял не только проводить постоянные наблюдения в течение ряда лет, но и набирать материал для лабораторных экспериментов, которые позволили проанализировать причинно-следственные связи, определяющие динамику плотности популяций насекомых в условиях промышленного загрязнения воздуха.

В основе данной работы лежат исследования ответных реакций насекомых-дендрофагов на воздействие промышленного загрязнения воздуха, с одной стороны, на популяционно-видовом уровне, а с другой – на организменном. Анализ причинно-следственных связей строился на основании экспериментов.

Работы по изучению воздействия двуокиси серы, фтористого водорода и их производных на микрожучки на организменном уровне немногочисленны. В значительно большей степени изучены реакции на воздействие загрязняющих веществ у макрожучки. Ответные реакции, не связанные с особенностями биологии этой группы бабочек, вполне сопоставимы с реакциями на воздействие соединений фтора или серы у микрожучки. В связи с этим в каждом из нижеследующих разделов о воздействии загрязняющих веществ на организменном уровне в первую очередь рассматриваются данные, касающиеся макрожучки и других групп насекомых, а затем – результаты исследований на микрожучки.

К работам по изучению влияния загрязняющих веществ на организменном уровне можно отнести ряд экспериментальных исследований, связанных с фумигацией или выкармливанием [6, 14, 27, 51, 52, 53, 54, 60, 62, 63, 64, 65, 67, 158, 169, 170 и др.] и работы по изучению накопления фтора насекомыми [67, 68, 88, 138, 139, 91, 113].

Нами была поставлена серия лабораторных экспериментов по исследованию действия двуокиси серы и фтористого водорода на развитие открыто живущих листовых жучки. Основным объектом исследований был непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.). Несколько экспериментов было поставлено на ржаво-бурой кисточнице (*Pygaera anastomosis* L.) и сосновом коконопряде (*Dendrolimus pini* L.). Исследовались ответные реакции жучки на воздействие аэрополлютанов только через воздух (фумигация гусениц, развивающихся на искусственной питательной среде), только через пищу (введение загрязненных веществ в питательную среду или выкармливание загрязненными листьями), а также через воздух и пищу одновременно (фумигация гусениц на растущих березах). Полученные данные подробно изложены и обсуждены ранее [51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 60, 68], поэтому в данной работе можно ограничиться изложением основных результатов, полученных в ходе этих исследований, и сопоставлением их с данными других авторов.

Основными объектами экспериментов и исследований по накоплению фтора в Братском и Искитимском районе являлись осиновая проворная моль *Anacamptis populella* Cl. (*Gelechiidae*) и тополевая листовертка (*Gypsonoma minutana* Hubner). Кроме того, были поставлены опыты по фумигации первичной беззубой моли *Eriocrania semipurpurella* Sph. двуокисью серы.

Обобщение полученных данных и анализ причинно-следственных связей, определяющих динамику плотности популяций насекомых в зонах промышленного загрязнения, является задачей данной работы.

1. Изменения в структуре энтомокомплексов дендрофагов под действием загрязнения

Видовое разнообразие энтомокомплексов, если рассматривать его как число видов той или иной группы, по мере изменения уровня загрязнения не

меняется. Это убедительно показано М.В. Козловым [124]. Более того, обобщив многочисленные данные, группа авторов обширной монографии по исследованиям действия загрязнений на энтомокомплексы пришла к выводу, что в целом общая плотность минирующих насекомых и интенсивность повреждения листьев не зависит от уровня загрязнения [130].

Интерпретация любых результатов такого рода справедлива при одном очевидном условии, а именно при сохранении пищевого ресурса, то есть кормовой породы и той ее части, которой питаются насекомые соответствующей группы. Как ни странно, некоторые авторы, анализируя динамику видового разнообразия, об этом условии иногда забывают.

Вторая ошибка, допускаемая некоторыми авторами, связана с тем, что плотность популяций некоторых видов в тех или иных условиях может быть чрезвычайно низкой. При исследовании насекомых-дендрофагов той или иной группы в течение одного или нескольких лет в конечном итоге учитываются только виды, которые встречаются часто или попали к автору при отловах случайно. Наличие видов в каком-либо районе (зоне) с повышенным уровнем загрязнения предполагает их наличие и в контрольной, незагрязненной зоне, однако имеется большое число случаев, когда вид в этой зоне не обнаружен. Кроме того, зачастую вид фиксируется только в одной или в двух зонах. Соответственно, дальнейшее сравнение видового разнообразия различных групп насекомых по зонам с разным уровнем загрязнения не имеет никакого смысла. Это же относится как к прямому сопоставлению числа видов, так и к расчету индексов видового разнообразия или видового сходства по зонам загрязнения. Сравнение же интегральных значений обилия видов, встречающихся во всех зонах загрязнения, является не сопоставлением индексов биоразнообразия, а сравнением интегральных оценок для группы некоторых видов. Как ни удивительно, в российских печатных изданиях, в том числе и из «списка ВАК», а также в защищаемых диссертациях регулярно появляются статьи, в которых сравниваются видовые комплексы в соседних районах, отличающихся какими-либо условиями. Затем делаются далеко идущие выводы вплоть до возможности биоиндикации состояния среды по наличию или отсутствию тех или иных видов. При этом продолжительность наблюдений автора иногда не превышает одного года или двух лет. Следует отметить, что если при таком анализе используются хотя бы ориентировочные количественные данные о плотности популяций, позволяющие оценить ее динамику, то полученные данные могут представлять определенный научный интерес.

Несколько обобщений по реакции комплексов насекомых-дендрофагов на воздействие промышленного загрязнения позволили сделать многолетние исследования в зонах промышленного загрязнения в Иркутской, Новосибирской и Ленинградской области, описанные ниже.

1.1. Объекты и методика исследований

Исследования проводились в Братском (Иркутская обл.), Искитимском (Новосибирская обл.) и Сланцевском (Ленинградская обл.) районах. Расстояние между городами Сланцы и Искитим составляет 4 тыс. км, что в два раза больше, чем между Искитимом и Братском. При этом климатические ус-

ловия Братска весьма сильно отличаются от условий других двух регионов.

В Братском районе расположено мощнейшее предприятие по производству алюминия, являющееся источником фтористого загрязнения, а также лесопромышленный комплекс и тепловые электростанции (ТЭЦ), выбрасывающие ряд соединений, в том числе сернистый ангидрид. Предприятия Искитимского и Сланцевского районов очень близки по составу выбросов, а сами районы – по уровню загрязнения, но отличаются по климатическим условиям. Здесь преобладает сернистое и пылевое загрязнение, источником которого являются предприятия по производству цемента, извести, переработки сланцев, предприятия химической промышленности и ТЭЦ.

Во всех районах были выделены зоны загрязнения, характеризующиеся определенными уровнями и градиентами загрязнения. Концентрации и распределение загрязняющих веществ представлены в ряде публикаций [18, 62, 63, 64, 74]. Концентрация загрязняющих веществ увеличивается от зоны V (контроль) к зоне I. В зоне I уровень загрязнения являлся максимально возможным, при котором еще сохраняются некоторые виды древесных растений, но в сильно угнетенном состоянии. Этот уровень загрязнения наблюдался только в Братском районе; в других районах исследований зона загрязнения I отсутствовала. В зоне II действие загрязнения является фактором, определяющим отмирание древостоев. В зонах III и IV древостои ослаблены по причине действия загрязняющих веществ. В зоне V внешние признаки ослабления древесных растений не выражены и уровень загрязнения близок к фоновому или является таковым для данного района. Концентрации загрязняющих веществ в различных зонах приведены в табл. 1 и 2.

Сбор микрочешуекрылых проводили ежегодно с 1988 г. по 1991 г. включительно. На пробных площадях проводили регулярные отловы бабочек и сбор гусениц, находившихся в свернутых, сплетенных и минированных листьях на пробных площадях, из которых в лаборатории в дальнейшем выводили бабочек. На основании этих сборов для каждого вида была проведена оценка встречаемости. Если тот или иной вид за все время наблюдения в данной зоне загрязнения был обнаружен не более чем трехкратно, то встречаемость данного вида оценивали как единичную. Если экземпляры данного вида встречались чаще трех раз, но реже, чем на каждом втором обследуемом дереве, то встречаемость оценивали как среднюю. Для всех видов, у которых встречаемость была максимальной, то есть вид встречался хотя бы в течение одного сезона не менее чем на 50% обследованных деревьев, в дальнейшем проводилась оценка динамики плотности популяций и некоторых других популяционных параметров.

1.2. Динамика популяционных показателей насекомых-дендрофагов в условиях действия загрязняющих веществ

Анализ видового состава комплексов микрочешуекрылых, динамики плотности популяций, морфометрических характеристик и смертности на разных стадиях развития при разном уровне загрязнения и в различных районах позволили сделать ряд выводов, которые нашли отражение в нескольких публикациях [59, 60, 69, 70, 73, 74].

Табл. 1

Уровни загрязнения участков Братского района (среднее ± 95%-й доверительный интервал)

Зона загрязнения	Содержание в листьях берёзы, по сухому весу*		Содержание в снеговом покрове**		Концентрация в воздухе, среднее по периоду вегетации, мг/м ³ ***	
	SO ₄ ²⁻ , г/кг	F ⁻ , миллионные доли (м.д.)	SO ₄ ²⁻ , мг/л	F ⁻ , миллионные доли (м.д.)	SO ₂	HF
I	0,131 ± 0,26	434 ± 282	18,0 ± 2,0	667 ± 154	0,19	0,1
II	0,350 ± 0,121	283 ± 200	127,0 ± 92,0	53 ± 49	0,26	0,03
III	0,350 ± 0,084	174 ± 104	24,0 ± 18,0	50 ± 60	0,17	0,02
IV	0,269 ± 0,07	113 ± 59	7,0 ± 4,0	6,0 ± 7,0	0,09	0,01
V	0,172 ± 0,023	46 ± 22	2,0 ± 1,0	1,0 ± 1,0	> 0,05	0,01

* собственные материалы;

** по неопубликованным данным Дончевой и Волковой (1988) и Братского территориального комитета по экологии и рациональному природопользованию 1992 г.;

*** оценка на основе биоиндикационных характеристик и литературных материалов.

Табл. 2

Уровни загрязнения участков Искитимского и Сланцевского районов (среднее ± 95%-й доверительный интервал)

Зона загрязнения	Содержание в снеговом покрове				Концентрация в воздухе, среднее по периоду вегетации, мг/м ³ *	
	г. Искитим		г. Сланцы		SO ₂	HF
	SO ₄ ²⁻ , мг/л	Пыль, г/м ²	SO ₄ ²⁻ , мг/л	Пыль, г/м ²		
II	61 ± 10	326 ± 101	60 ± 12	374 ± 74	0,17	0,16
III	34 ± 6	115 ± 84	42 ± 5	122 ± 48	0,05	0,08
IV	27 ± 6	47 ± 24	32 ± 24	49 ± 12	0,04	0,05
V	8 ± 8	11 ± 9	19 ± 4	18 ± 5	>0,04	>0,05

* оценка на основе биоиндикационных характеристик и литературных материалов.

Во-первых, было установлено, что действие промышленного загрязнения воздуха приводит к специфическим изменениям состава видов доминирующей группы энтомокомплексов. Чем выше уровень загрязнения, тем в большей степени такие комплексы микрочешуекрылых отличаются от аналогичных в незагрязненных экосистемах по видовому составу группы, доминирующей по плотности популяций. Это обусловлено различной реакцией насекомых на воздействие загрязнения. Было выделено четыре типа таких реакций – индифферентная, адаптивная, квазиадаптивная и неадаптивная [59]. При этом чаще всего фиксировались виды, имеющие квазиадаптивную реакцию, то есть реакцию, при которой максимальная плотность наблюдалась при некоем среднем уровне загрязнения. Следует отметить, что это не говорит о том, что таких видов в энтомокомплексе больше, чем, например, имеющих неадаптивную реакцию. Различия могут быть обусловлены, например, тем, что выборка видов и оценок плотности популяций из контрольных или условно контрольных зон не репрезентативна из-за объективно низкой плотности большинства популяций видов исследуемой группы. Поэтому следует согласиться с выводами М.В. Козлова о стабильности видового состава

и обилии представителей насекомых-филлофагов при разном уровне загрязнения [124, 125, 130]. Однако состав видов, доминирующих по плотности популяции, меняется [59, 60, 69, 70, 74]. В частности, у некоторых видов, например у осиновой проворной моли *Anacampsis populella* Cl. (Gelechiidae) и тополевой листовертки *Gypsonota minutana* Hb. (Tortricidae), характер изменения встречаемости по отношению к уровню загрязнения сохраняется во всех трех районах, Братском (Иркутская обл.), Искитимском (Новосибирская обл.) и Сланцевском (Ленинградская обл.). При этом максимум плотности популяций наблюдался при высоких уровнях загрязнения (адаптивный тип) [70, 71]. В зоне загрязнения Камско-Ачинского топливно-энергетического комплекса (Красноярский край, сернистые выбросы) отмечено такое же изменение встречаемости осиновой проворной моли, как в Искитимском и Сланцевском районах, а яблонной белой крохотки-моли *Lyonetia clerkella* L. (Lyonetiidae) – как в Искитимском районе [87]. В сходных по характеру загрязнения, но отличающихся по климатическим условиям Сланцевском и Искитимском районах общие тенденции изменения встречаемости наблюдаются не менее чем у 10 видов. Несколько видов имеют несходные изменения

встречаемости по зонам загрязнения. Особенно интересна в этом отношении моль-малютка трехпятнистая *Stigmella trimaculella* Haworth. (Nepticulidae), у которой в Искитимском районе встречаемость по мере увеличения уровня загрязнения увеличивается, а в Сланцевском – уменьшается. Но это единственный случай такого типа. Общих тенденций изменения встречаемости у одних и тех же видов в разных районах все же больше.

В целом следует отметить, что встречаемость большинства видов максимальна при некотором среднем уровне загрязнения [68, 69, 70, 71, 125]. В этих условиях деревья ослаблены, пища становится более доступной, но при этом и уровень загрязнения не так высок, чтобы проявились отравляющие воздействия загрязняющих веществ. Но следует еще раз отметить, что оценить динамику плотности популяций в зонах с минимальным уровнем загрязнения гораздо сложнее, так как плотность популяций большинства видов здесь в принципе низка, что затрудняет получение репрезентативной выборки.

Для некоторых видов, сходных во всех отношениях, было установлено, что такие виды могут реагировать на воздействие загрязнения противоположным образом. Они замещают друг друга в энтомокомплексах по мере изменения уровня загрязнения, расходясь, таким образом, по разным экологическим нишам. Приведем несколько примеров.

У широко известной тополевой нижнесторонней моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* Tr. (Gracillariidae) требования к условиям развития такие же, как у близких видов этого же рода. Хорошо известно, что в минах типа птихоном, которые на тополе многими авторами обычно идентифицируются как мины, принадлежащие тополевой моли-пестрянке *Ph. populifoliella* [5, 8, 17], далеко не всегда развивается именно этот вид. Например, в минах молей-пестрянок на тополе в Искитимском районе развивается в основном два вида – тополевая нижнесторонняя моль-пестрянка и моль-пестрянка ивоминирующая *Ph. pastorella* L. (табл. 3), а также, существенно реже, моль-пестрянка близко-родственная *Ph. apparella* H.S. (приблизительно 1 экземпляр на 1000 особей других видов при плотности популяции более одной гусеницы на один лист).

В табл. 3 приведено соотношение количества особей, относящихся к основным видам – ниже-

сторонней моли-пестрянки и ивоминирующей моли-пестрянки, и показатель K' (количество мин, приходящееся на один лист; учитывались только поврежденные листья). Показатель K' соответствует количеству гусениц, приходящихся на один лист. Так как при определении этого показателя учитывались только поврежденные листья, то $K' > 1$ при всех $K \geq 100\%$. Если K существенно меньше 100%, $K' = 1$. Отметим, что это соотношение справедливо только в данном случае. Например, для *Phyllonorycter issikii* (Kumata) при $K < 100\%$ значения K' могут превышать 3 мины на лист [76].

В Искитиме, как показано в табл. 3, при высокой плотности, то есть $K' > 1$ и $K = 100\%$, абсолютно доминирует тополевая нижнесторонняя моль-пестрянка. Особей других видов при такой плотности удалось обнаружить только в зоне V (1990 г.).

При низкой плотности популяции тополевой моли в 1988 г. доля особей ивоминирующей моли-пестрянки с уменьшением уровня загрязнения увеличивается (в зоне III наблюдалась высокая плотность) (табл. 3). Однако при минимальном уровне загрязнения (в зоне V) доля особей ивоминирующей моли-пестрянки оставалась значимой (0,5%) даже при относительно высокой плотности популяции. Таким образом, вопрос о том, какой же из факторов – плотность популяции или уровень загрязнения – определяет соотношение видов, в данном случае остается открытым.

С.Д. Писарева исследовала встречаемость ивоминирующей моли-пестрянки (*Ph. pastorella* L.) и ивовой моли-пестрянки (вероятно, *Caloptilia stigmatella* F.: у С.Д. Писаревой видовая принадлежность не вполне ясна) на иве в условиях промышленного загрязнения на Урале. Эти виды также развиваются в минах одного типа. С.Д. Писарева установила, что ивоминирующая моль так же, как и в районах наших исследований, при увеличении уровня загрязнения встречается реже, а ивовая – чаще [41, 44]. Подобная картина показана и на других видах микрочешуекрылых. В частности, С.Д. Писаревой [41] показано изменение соотношения двух биологически близких видов листоверток – побеговьюна смолевщика (*Petrova resinella* L.) и хвоевертки срединной почки (*Blastesthia turionella* L.). Численность второго вида уменьшается, а первого вида – увеличивается при увеличении уровня загрязнения.

Табл. 3

Соотношение видов молей-пестрянок, выведенных из мин одного типа на тополе в Искитимском районе

Зоны загрязнения	K' , мин/лист	Год	Число учтенных особей	<i>Ph. populifoliella</i> число/доля от общего числа, %	<i>Ph. pastorella</i> число/доля от общего числа, %
II	0,48	1988	225	220/97,8	5/2,2
	7,85	1990	500	500/100	0/0,0
III	9,85	1988	500	500/100	0/0,0
	29,56	1990	500	500/100	0/0,0
IV	0,03	1988	110	102/92,7	8/7,3
	11,96	1990	500	500/100	0/0,0
V	0,06	1988	132	106/80,3	16/17,0
	4,30	1990	400	398/99,5	2/0,5

Одинаковые типы и уровни загрязнения приводят к формированию сходных по составу доминирующих видов комплексов микрочешуекрылых даже в сильно отличающихся по климатическим условиям районах.

Таким образом, под действием промышленного загрязнения воздуха формируются специфические энтомокомплексы. Действие промышленного загрязнения воздуха приводит к изменению плотности популяции видов. Это выражается в характерном изменении амплитуды колебаний плотности популяций времени и смещении фаз этих колебаний. Если амплитуда колебаний плотности популяций возрастает или уменьшается, то соответственно можно говорить об увеличении плотности популяций. Реакции различных видов можно сгруппировать в следующие несколько типов [31, 32, 57, 58]:

- плотность популяций возрастает с увеличением уровня загрязнения (адаптивный);
- плотность уменьшается при увеличении уровня загрязнения (неадаптивный);
- максимум плотности наблюдается при некоем среднем уровне загрязнения (субадаптивный).

Среди 11 видов, для которых тип динамики плотности популяций по отношению к загрязнению можно считать установленным, пять имели адаптивный, четыре – субадаптивный, два – неадаптивный (виды с адаптивным или субадаптивным типом динамики плотности популяций исследовались в первую очередь). Сохранения плотности популяции на одном уровне при изменении уровня загрязнения не отмечалось. В других систематических группах, например у черного березового трубковерта (*Deporaus betulae* L.), индифферентный тип динамики плотности (отсутствие реакции на воздействие загрязнения) выражен весьма четко [58]. Микрочешуекрылые являются группой, более чувствительной к воздействию загрязнения, чем другие насекомые, и представляют более высокую потенциальную опасность для древостоев, формирующихся в зонах загрязнения, чем другие насекомые. Сдвиг фаз динамики плотности популяций в связи с воздействием загрязнения на 1–2 года наблюдался у тех видов, амплитуда колебаний плотности которых возрастала с увеличением уровня загрязнения, в частности у тополевой листовертки, калиновой листовертки, *Aphelia viburnana* Den. & Schiff. (*Tortricidae*), тополевой моли-лягушки *Batrachedra praeangusta* Hw. (*Batrachetridae*) и молей-пестрянок (*Gracillariidae*). Этот факт позволяет заметить, что наблюдения за численностью того или иного вида в течение 1–2 лет не позволяют сделать сколько-нибудь надежных выводов о типе реакции на загрязнения. Например, если бы зависимость плотности популяции тополевой листовертки и тополевой моли-лягушки наблюдалась только в 1991 и 1992 гг., а калиновой листовертки и плодовой моли-пестрянки – только в 1989–1990 гг., то она бы соответствовала субадаптивному типу. Возможно, именно такие факты являются одной из причин противоречивости некоторых результатов о влиянии загрязнения, известных из литературы.

Реакции различных популяций одного вида на воздействие загрязнения оказались весьма близкими. В частности, популяции тополевой листовертки, тополевой нижнесторонней моли-пестрянки, тополевой

моли-лягушки имели сходные тенденции в изменениях динамики плотности в связи с загрязнением даже в различных по климатическим условиям районах. Однако с химическим составом загрязнения может быть связана принципиально разная реакция. Например, при преобладании фтористого загрязнения (Братский район) у популяции моли *Parornix betulae* Stt. (*Gracillariidae*) наблюдался адаптивный тип ответной реакции, а при преобладании сернистого (Искитимский и Сланцевский районы) – субадаптивный. Но не исключено, хотя и менее вероятно, что в данном случае могли иметь существенное значение особенности популяций разных районов, различия погодных или иных условий районов.

Появление того или иного типа ответных реакций не связано с систематическим положением вида. Например, первичные беззубые моли (*Eriocraniidae*) и тополевая моль-пестрянка (*Gracillariidae*) имеют субадаптивный тип динамики численности популяций; калиновая листовертка (*Tortricidae*), осиновая проворная моль (*Gelechiidae*) и плодовая моль-пестрянка (*Ph. coryfoliella* (Hbn.) *Gracillariidae*), – адаптивный; близкородственная моль-пестрянка (*Gracillariidae*) – неадаптивный. Уровень загрязнения, соответствующий зоне III, является пограничным. При таком или несколько более низком уровне загрязнения специфические изменения в энтомокомплексах не проявляются или проявляются слабо, а состояние популяций существенно не изменяется. В зонах I, II наблюдаются характерные изменения видового состава комплексов, связанные с изменением плотности популяций отдельных видов под воздействием загрязнения. В этих зонах наблюдалось четко выраженное изменение амплитуды и фазы колебаний плотности популяций во времени, морфометрических характеристик и смертности на отдельных стадиях развития.

В целом можно утверждать, что действие промышленного загрязнения воздуха приводит к специфическим изменениям видового состава доминирующей по плотности группы в энтомокомплексах микрочешуекрылых. Чем выше уровень загрязнения, тем в большей степени такие комплексы отличаются от аналогичных в незагрязненных экосистемах по составу доминирующих видов.

Даже очень близкие во всех отношениях виды могут реагировать на действие загрязнения противоположным образом, замещая друг друга в энтомокомплексах по мере изменения уровня загрязнения, и расходясь, таким образом, по разным экологическим нишам.

Одинаковые типы и уровни загрязнения приводят к формированию сходных комплексов микрочешуекрылых даже в сильно отличающихся по климатическим условиям районах.

2. Отравляющее воздействие загрязняющих веществ на организмном уровне

2.1. Двуокись серы: различные группы насекомых

Поставленные эксперименты позволяют утверждать, что двуокись серы и ее производные отрицательно действуют на развитие чешуекрылых как через воздушную среду непосредственно, так и через пищу. Под действием сернистого ангидрида растет смертность гусениц и куколок, замедляется рост гусениц, снижается масса куколок и плодовитость

бабочек. Более интенсивно двуокись серы действует при непосредственном контакте через воздушную среду. Наиболее чувствительны гусеницы в период линьки [14, 51, 53, 60], что, наиболее вероятно, обусловлено деструктивным действием производных двуокиси серы (таких, например, как серная кислота) на кожные покровы гусениц. Действие сернистых соединений через пищу приводит к ухудшению характеристик развития.

Действие сернистых соединений обладает видовой специфичностью, то есть пороговые уровни их действия на различные виды листовых насекомых неодинаковы. Так, например, непарный шелкопряд оказался довольно чувствительным к действию сернистого ангидрида. Концентрации порядка 1,5–2,0 мг/м³ в воздухе для этого вида являются критическими. В Братском районе таким концентрациям соответствует накопление серы в листе берез и осин до 1 г на 1 кг сухой массы листьев, то есть зона II загрязнения. Ржаво-бурая кисточница *Clostera anastomosis* L. (*Notodontidae*, *Lepidoptera*) слабее реагирует на сернистое загрязнение, и при высоких концентрациях, несмотря на увеличение смертности, снижение плодовитости, ухудшение морфометрических характеристик, окукливаются около 10% гусениц, и 20% куколок успешно заканчивают развитие [60].

На чешуекрылых, относящихся к этой же трофической группе, было выполнено несколько интересных исследований. В частности, В.С. Биргу [6] в экспериментах с сосновой пяденицей (*Bupalis piniarius* L.) удалось показать уменьшение размеров гусениц (длина тела и ширина головной капсулы), массы гусениц и куколок и снижение жизнеспособности яиц при питании гусениц хвоей, загрязненной соединениями серы. Кроме того, были установлены такие интересные факты, как нарушение аллометрических соотношений (отношение массы тела к длине в контроле увеличивается быстрее [37]) и увеличение частоты сокращений спинного сосуда при увеличении концентрации двуокиси серы [6]. У ивовой волнянки (*Leucoma salicis* L.) показано изменение активности α-глицерофосфатдегидрогеназы под воздействием различных концентраций двуокиси серы. При этом при концентрациях 0,35 мг/м³ активность фермента возрастала, а при дальнейшем увеличении концентрации – снижалась [143]. Отрицательное воздействие питания кормом, загрязненным серой, показано и на тутовом шелкопряде (*Bombyx mori* L.). Уменьшение скорости роста, снижение веса гусениц, ухудшение качества завивки коконов этого вида наблюдалось при содержании серы в листьях порядка 0,4–0,5%, из которых 0,2–0,3% накапливаются за счет повышения содержания двуокиси серы в воздухе, составляющего 1–2 части на миллион [132]. Более низкое содержание серы в корме слабо влияет на скорость развития тутового шелкопряда, но имеет отношение к появлению уродств у гусениц второго поколения [117].

В остальных известных мне работах, посвященных изучению ответных реакций насекомых-дендрофагов на воздействие промышленного загрязнения воздуха на организменном уровне, рассматриваются результаты различных экспериментов, в которых не разделяется прямое отравляющее воздействие поллютантов и изменение состояния растений под

воздействием загрязняющих веществ. В частности, почти все экспериментальные работы по тлям (а их больше, чем по другим группам насекомых), в том числе и поставленные мной эксперименты по фумигации тлей [61], рассматривают ответные реакции этих насекомых на изменение состояния растений и концентрации двуокиси серы в комплексе. Только в одной из известных мне работ проводилась фумигация тлей на искусственной питательной среде и была установлена высокая чувствительность к двуокиси серы для видов *Aphis fabae* (Scopoli) и *Sitobion avenae* (F.) [142, цит. по 155]. В связи с этим снижение темпов развития, ухудшение морфометрических характеристик, снижение плодовитости и увеличение смертности тлей в экспериментах, где их фумигация осуществлялась на растениях [154, 131, 74], также можно объяснить непосредственным воздействием двуокиси серы. С непосредственным воздействием двуокиси серы, вероятно, связаны и некоторые поведенческие реакции тлей [50, 74].

Некоторый интерес представляют экспериментальные исследования действия двуокиси серы на мексиканского бобового жука *Epilachna corrupta* (Muls), сем. Coccinellidae. Личинки этого вида оказались очень устойчивыми к действию сернистого ангидрида. Ответные реакции (снижение массы, скорости развития) при кратковременной фумигации наблюдались начиная с концентраций 0,65–1,31 мг/м³. При концентрации 7,86 мг/м³ (в 15 раз выше, чем максимально допустимая концентрация для человека, принятая в России) оставались живыми только отдельные особи [113]. Серия удачных экспериментов, проведенная группой ученых на этом же виде (фумигация личинок и выкармливание чистыми листьями, фумигация чистыми листьями, фумигация листьев и личинок одновременно), показала, что действие сернистого ангидрида в концентрациях 0,8 мг/м³ не приводит к уменьшению массы личинок [133]. Более того, в некоторых случаях в вариантах с большим уровнем загрязнения масса личинок возрастает.

Жесткокрылые менее чувствительны к сернистому загрязнению. Так, например, при концентрациях двуокиси серы в воздухе 1,5 мг/м³ увеличения смертности личинок жуков *Lema cyanella* (L.) и *Plagioderia versicolor* (Caption) не происходит [155]. Наш эксперимент по фумигации личинок листоеда *Melasma lapponica* L. (Coleoptera: Chrysomelidae), питающихся на иве *Salix borealis* (Fries) Nasar., показал значимое ухудшение характеристик развития при концентрациях, существенно превышающих уровень загрязнения в промышленных зонах [129].

Низкие концентрации двуокиси серы не оказывают существенного влияния на большинство групп насекомых. Но при высоких концентрациях в большинстве случаев смертность возрастает, ухудшаются характеристики развития. Такие данные есть о мухах. При концентрациях 0,1–0,6 мг/м³ и выше возрастает смертность *Calliphora vicina* [121], снижается активность полета *Drosophila melanogaster* (Meig.) [103, цит. по 155] и пчел *Lasioglossum zephyrum* (Smith) [104].

Итак, можно отметить, что реакции разных видов и групп насекомых на действие сернистого загрязнения очень различны. Но в целом концентрации порядка 0,5 мг/м³ оказывают отрицательное воздействие на развитие большинства видов.

2.2. Двуокиси серы: микрочешуекрылые

Сопоставить реакцию на загрязнение микрочешуекрылых на организменном уровне с реакцией других групп насекомых без дополнительных опытов затруднительно. В связи с этим были поставлены эксперименты по выкармливанию гусениц тополевой листовертки и осиновой проворной моли листьями, загрязненными сернистыми соединениями, и по фумигации гусениц первичной беззубой моли *Eriocrania semipurpurella* (Stph.), развивающихся в минах на березе.

В Искитимском и в Братском районах с пробных участков из зоны загрязнения IV были отобраны гусеницы младших возрастов тополевой листовертки и осиновой проворной моли и выращивались на листьях из разных зон загрязнения [63]. Гусеницы содержались в чашках Петри по 10 особей, не менее 100 особей в одном варианте. В каждом варианте гусеницы выкармливались листьями, отобранными с пробных участков из разных зон загрязнения от I до IV. Смена корма проводилась каждые трое суток.

Значимое снижение массы куколок и увеличение смертности гусениц в Искитимском районе было зафиксировано только в некоторых случаях при использовании корма из точки с максимальным уровнем

сернистого загрязнения (табл. 4). В Братском районе доминирует фтористое загрязнение, но воздействие сернистого загрязнения также оказалось существенным и тоже только при максимальном уровне этого загрязнения, то есть только при использовании корма с участков из зоны II (табл. 5). Конечно, необходимо учитывать, что в этих опытах отравляющее действие загрязняющих веществ было не единственным негативным фактором. Определенную роль играло изменение резистентности растений под действием сернистого загрязнения и изменение пищевой ценности корма за счет изменения химического состава листьев.

Но все же, с учетом результатов экспериментов с введением соединений серы в пищевые среды, на которых выращивались другие виды чешуекрылых [60], можно утверждать, что в данном случае имеет место и отравляющее воздействие соединений серы.

В июне 1993 г. был поставлен эксперимент по фумигации гусениц беззубой моли (*E. semipurpurella*), развивающихся в листьях березы в условиях Мурманской области (Кировский район) [128]. На площадке с естественным возобновлением березы было подобрано 28 деревьев с минами, в которых находились гусеницы первого возраста. Исходное количе-

Табл. 4

Изменение некоторых характеристик развития тополевой листовертки и осиновой проворной моли при выкармливании гусениц листьями тополя из разных зон загрязнения в Искитимском районе

Зона загрязнения	Смертность, %		Масса куколок, мг	
	Гусеницы	Куколки	Самцы	Самки
Топлево́вая листовертка				
II	8	8	7,1**	10,1
III	6	11	7,8	10,5
IV	10	8	7,7	10,5
Оси́новая проворная моль				
II	21**	4	6,5*	10,0
III	14	1	6,9	10,8
IV	13	2	7,2	10,9

* корреляция с уровнями загрязнения значима по критерию Фишера при P > 0,85;

** отличается от результатов в других зонах при P > 0,90 по t-критерию Стьюдента для малых выборок.

Табл. 5

Изменение некоторых характеристик развития осино́вой проворной моли при выкармливании гусениц листьями из разных зон загрязнения в Братском районе

Зона загрязнения	Смертность, %		Бабочки с выраженными уродствами (%)	Масса куколок, мг	
	Гусеницы	Куколки		самцы	самки
1990, осина (числитель)/ ива (знаменатель)					
I	23/14*	31*/7*	*2/7*	13,1/13,7	14,7/14,0
II	21/6	2/10	0/0	13,5**/14,0	14,8/14,4**
III	13/3	4/10	0/0	12,4/12,8	14,1**/14,1
1991 г., осина					
I	32*	39*	4*	13,1*	14,8*
II	39	7	1	13,0	15,3
III	13	2	0	12,2	14,4
IV	4	4	0	12,3	14,7

* корреляция с уровнями загрязнения значима по критерию Фишера при P > 0,85;

** отличается от результатов в других зонах при P > 0,90 по t-критерию Стьюдента для малых выборок.

ство мин – 178. Деревья были размещены в 20 фумигационных камерах. В 16 из них вводилась двуокись серы, а 4 были контрольными. Необходимые концентрации задавались с помощью дозаторов, разработанных и изготовленных специалистами Санкт-Петербургского технологического университета растительных полимеров.

Концентрация на выходе дозатора зависела от температуры воздуха и варьировала от 0,1 мг/м³ (при температуре ниже 10°C) до 2,5 (при 25°C). Средние концентрации составляли 0,2, 0,8 и 1,5 мг/м³ в различных вариантах соответственно. Трижды в течение суток воздух внутри камеры перемешивался вентиляторами (скорость потока воздуха от вентилятора составляла 1,6–2,1 м/сек при диаметре потока 85 мм) и измерялись температура и влажность. Это дало возможность рассчитать концентрации и сопоставить условия внутри камер между собой и с условиями внешней среды. Такое сопоставление показало, что дисперсия температур внутри камер во всех вариантах с различными концентрациями газа была практически одинаковой. Температура и влажность наружной среды были существенно ниже, но в течение всего периода фумигации эти показатели в камерах не выходили за пределы возможных в естественных условиях (максимальная температура составляла 28°C, влажность колебалась в пределах от 70% до 100%). Фумигация проводилась в течение семи суток. За это время большинство гусениц развились от конца первого – начала второго возраста до момента выхода из мин.

Значимое увеличение смертности (в 3,5 раза) наблюдалось только при максимальной концентрации двуокиси серы 1,5 мг/м³ (табл. 6).

Пять из семи гусениц погибло во втором возрасте. При этом все гусеницы погибли в период линьки из первого возраста во второй или из второго в третий, а именно младшие возраста при переходе из одного возраста в другой особенно чувствительны к непосредственному воздействию двуокиси серы [53, 60].

Эти данные дают основание считать, что увеличение смертности при концентрации 1,5 мг/м³ обусловлено прямым отравляющим воздействием газа. Двуокись серы поступает в мину как непосредственно через погибшие или живые устья, так и в виде производных, диссоциированных растворов сульфитов и сульфатов [16, 1]. Возможно, при максимальной концентрации газа поврежденный сернистыми соединениями эпидермис листа становится более проницаемым и не обеспечивает достаточной защиты гусениц от сернистых соединений. Существенного увеличения смертности в естественных условиях

можно ожидать уже при концентрациях 0,9–1,1 мг/м³ газа в воздухе.

Итак, сернистое загрязнение в целом оказывает отрицательное воздействие на развитие гусениц микрочешуекрылых, минирующих, сцепляющих или сворачивающих листья. Однако эта группа оказалась более устойчивой к такому воздействию двуокиси серы, чем большинство других групп насекомых-дендрофагов, за исключением жуков. Такое повышение устойчивости обеспечивается скрытым образом жизни гусениц, дающим относительную защиту от прямого действия сернистого ангидрида.

2.3. Фтористый водород: различные группы насекомых

Серия экспериментов [52, 54, 55, 57, 67] показала неблагоприятное воздействие фтористого водорода на открыто живущих листовых чешуекрылых. Однако при действии исключительно через воздушную среду в концентрациях, реально существующих в загрязненных экосистемах, фтористый водород не оказывает отрицательного воздействия на развитие непарного шелкопряда, соснового коконопряда и, вероятно, других видов чешуекрылых-филлофагов [52, 60].

В работе Т.А. Михайловой и О.А. Анисимовой [39] показано, что на личинок усачей фтористый водород при прямом контакте начинает действовать только в концентрациях, превосходящих реально существующие в 180 раз. Больше ни одной работы, в которой исследовалось бы непосредственное воздействие фтористого водорода через воздушную среду на развитие насекомых, мне обнаружить не удалось.

Действие фтористого водорода и его производных через пищу проявляется сильно и тормозит развитие чешуекрылых. В экспериментах на непарном шелкопряде, сосновом коконопряде и ржаво-бурой кисточнице было показано, что под действием соединений фтора происходит ухудшение практически всех зафиксированных показателей развития. Увеличивается смертность, снижается скорость развития, ухудшаются морфометрические характеристики всех стадий онтогенеза, снижается плодовитость [60]. Воздействие фтористого водорода через пищу видоспецифично, то есть у разных видов ответные реакции проявляются в изменении разных характеристик развития в различной степени.

Фтор обладает кумулятивным эффектом действия на развитие филлофагов. Он накапливается не только в листьях, но и в самих гусеницах до критических концентраций. По мере накопления фтора с ростом гусениц возрастает и интенсивность его действия, поэтому наиболее сильно на гусениц фтор действует в конце развития питающихся стадий [60, 67].

Табл. 6

Смертность гусениц первичной беззубой моли *Eriocrania semipurpurella* при различных концентрациях двуокиси серы в эксперименте

Концентрация, мг/м ³	Исходное число мин (живых гусениц)	Число гусениц, погибших к концу фумигации	% гусениц, погибших к концу фумигации
1,5	44	7*	15,9*
0,8	46	2	4,3
0,2	46	2	4,3
0,0	42	2	4,8

* отличается от результатов в других зонах при P > 0,90 по t-критерию Стьюдента для малых выборок

Накопление фтора в гусеницах в первую очередь обусловлено поступлением с пищей. В связи с этим значимого увеличения смертности при фумигации гусениц, развивающихся на искусственных питательных средах, не происходит [54, 57, 60]. Поступление фтора непосредственно из воздуха может иметь существенное значение, по-видимому, у активно летающих насекомых. Некоторые авторы связывают накопление фтора пчелами и соответствующее снижение массы рабочих особей, интенсивности питания и двигательной активности с поступлением фтора при дыхании [91]. Накопление фтора характерно для многих опылителей. В частности, на расстоянии 1 км от алюминиевого завода, источника фтористого загрязнения, содержание фтора в различных видах опылителей увеличилось в 8–30 раз по сравнению с контролем [100]. Показано увеличение содержания фтора в пчелах и соответствующее снижение массы особей по мере приближения к источнику фтористого загрязнения [141]. По-видимому, и в этих случаях существенную роль играет поступление фтора с нектаром или пылью, а не только непосредственно из воздуха.

К сожалению, о том, в какие соединения входит техногенный фтор в загрязненных лесных экосистемах и в составе каких веществ он поступает в насекомых, известно немного. Это связано с тем, что экспериментальные работы с соединениями фтора трудоемки из-за высокой активности этих соединений, сложности получения нужных концентраций и определения содержания фтора.

По накоплению фтора в насекомых имеется некоторая информация. Так, например, содержание фтора в гусеницах зимней пяденицы *Operophtera brumata* (L.) и подкорového клопа *Aradus cinnamomeus* (Panz.) в зоне промышленного загрязнения увеличилось более чем в 200 раз [139]. У жуелиц содержание фтора может возрастать до 50 мкг/г [92], а у хищных насекомых в целом – варьировать от 6,1 до 170 мкг/г, у листоедов – от 21,3 до 255,0 мкг/г; у организмов, питающихся в камбиальном слое – от 8,5 до 52,5 мкг/г. У насекомых в целом на расстоянии 1 км от алюминиевого завода содержание фтора может увеличиваться до 58,0–585,0 мкг/г по сравнению с 3,5–16,5 мкг/г в контроле [100]. Накопление фтора в саранчовых в зоне фтористого загрязнения составляло 20 мкг/г [92], а в муравьях – 39–130 мкг/г [49].

Р.О. Бутовский [9] в обзоре данных по влиянию фтора рассчитал значения коэффициентов накопления фтора как отношения накопления в опытном варианте к контролю. Наибольшее количество фтора накапливали перепончатокрылые насекомые (опылители и энтомофаги: рассчитанное отношение варьировало от 17 до 58,5) и листогрызущие фитофаги (соотношение изменялось от 16,8 до 25,5).

Однако эксперименты, в которых исследовались бы связи между накоплением фтора в листьях и в питающихся ими гусеницах и изменением характеристик развития чешуекрылых, ранее не ставились. В связи с этим в 1991 г. мной был поставлен опыт, в котором гусеницы непарного шелкопряда обрабатывались фтористым водородом в фумигационных камерах непосредственно на растущих березах. При этом было проанализировано содержание фтора в листьях, гусеницах, экскрементах и личиночных шкурках гусениц [67]. Этот эксперимент позволил четко про-

иллюстрировать зависимость между накоплением фтора и ухудшением всех характеристик развития. При накоплении фтора в листьях до 60–70 миллионных долей (м.д.) по сухой массе листьев или поступлении фтора с кормом в течение всего периода развития гусениц в количестве 0,03–0,04 мг и более на одну особь происходит накопление его в гусеницах до 40–50 м.д. по сухой массе и соответственно наблюдается существенное ухудшение их характеристик развития. Полная гибель гусениц наступает при концентрациях, составляющих 300 и более м.д. по сухой массе листьев, общем поступлении с пищей 0,07–0,08 мг фтора на одну гусеницу и накоплении в них 90–140 м.д. по сухой массе. Эти величины вполне соответствуют уровню загрязнения пробных участков, относящихся к зонам загрязнения I (гибель гусениц), II и III (ухудшение характеристик развития).

Кроме перечисленных выше ответных реакций чешуекрылых известно, что у тутового шелкопряда фтор нарушает завивку кокона [116] и трофическое поведение [162].

В вышеупомянутом эксперименте с непарником исследовались также адаптивные возможности этого вида по выведению техногенного фтора [67]. Удалось установить, что у гусениц непарного шелкопряда существуют физиологические механизмы и морфологические структуры, обеспечивающие выведение техногенного избыточного фтора из организма. При низких концентрациях основную роль играет выведение с экскрементами, а при высоких, близких к критическим, концентрациях в этом процессе возрастает роль экзувия. Содержание фтора в экзувии может увеличиваться почти в 10 раз, тогда как при средних концентрациях (до 0,2 мг/м³) оно не меняется.

Метаболизм техногенного фтора в растениях исследован слабо, но некоторые факты действия фторсодержащих метаболитов на животных известны. Так, например, у некоторых растений в присутствии избыточных концентраций техногенного фтора происходит образование фторуксусной кислоты FCH₂COOH, которая под действием ферментов животных-фитофагов превращается во фторцитрат, а он, в свою очередь, ингибирует реакции окисления лимонной кислоты в цикле Кребса [153]. Известна также высокая по отношению к насекомым-фитофагам токсичность довольно распространенных в условиях интенсивного фтористого загрязнения солей фтора NaSiF и NaF [11, 19, 20]. Токсичность этих веществ зависит от кислотности кишечника насекомых. Так, например, кремнефтористый натрий полностью разлагается при pH ≥ 8,5 с образованием особенно ядовитого NaFSi(OH). В связи с этим перепончатокрылые и чешуекрылые, имеющие, как правило, сильно щелочную среду кишечника, более чувствительны к этой соли. Под действием кремнефтористого натрия резко снижается плодовитость, замедляется развитие, увеличивается смертность среди отложенных яиц [11]. Анализ сравнительной чувствительности разных видов бабочек показал, что минимальные летальные дозы кремнефтористого фтористого натрия для разных видов могут различаться 1,5–1,6 раза. Самой чувствительной оказалась озимая совка *Agrotis segetum* (Schiff.), самой устойчивой – брюквенная белянка *Pieris napi* (L.). Непарник занял среднее положение [19].

2.4. Фтористый водород: микрочешуекрылые

Работы по исследованию влияния фтора на микрочешуекрылых на организменном уровне практически отсутствуют. Мне известна только одна статья по анализу содержания фтора в микрочешуекрылых [138]. В этой работе приводятся данные по накоплению фтора в погибших особях рыжего побеговьюна *Rhyacionia buoliana* (Tortricidae) в непосредственной близости от источника фтористого загрязнения, из которых следует, что гусеницы могут содержать 4,65 мг/г сухого вещества. имаго – 1,36, куколки – 1,53–1,92 (куколочная шкурка – 0,91–0,99), а эндопаразиты гусениц – 0,68–0,98 мг фтора на грамм сухого вещества. Накопление происходит в основном у гусениц, за счет поступления с пищей.

В 1990 и 1991 гг. в Братском районе были поставлены эксперименты по выкармливанию гусениц осиновой проворной моли листьями, загрязненными фтором [62, 63, 68], с последующим анализом его содержания в листьях, гусеницах и экскрементах. Гусеницы осиновой моли были отобраны с участка из зоны загрязнения III в конце первого (1991 г.) или в начале второго (1990 г.) возраста и содержались в чашках Петри по 10 особей, не менее 100 особей в одном варианте. В каждом варианте гусеницы выкармливались листьями, отобранными с пробных участков из разных зон загрязнения от I до IV. Смена корма проводилась каждые трое суток.

Доля погибших особей осиновой проворной моли увеличивается по мере возрастания уровня загрязнения (табл. 6). Характерно и увеличение доли бабочек, имеющих выраженные уродства.

Следует отметить, что листья, которыми выкармливались гусеницы, содержали не только техногенный фтор, но и техногенную серу (табл. 1). Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что фактором, определяющим изменение характеристик, является изменение концентрации фтора. Воздействие техногенной серы отражается только на увеличении смертности гусениц. При этом в большей степени этот показатель зависит от изменения концентраций фтора.

Интересным моментом является некоторое увеличение массы куколок в вариантах с большим уровнем загрязнения. Одновременно с этим наблюдалось и удлинение периода развития. Дисперсия этого показателя была очень большой, и достоверное увеличение периода развития гусениц (на 1,6 суток) наблюдалось только в варианте, где использовался корм из

зоны I, относительно варианта, где корм происходил из зон загрязнения III и IV.

Удлинение сроков развития при действии фтора через пищу наблюдалось и в других экспериментах на непарнике и сосновом коконопряде, но утяжеления куколок при этом не отмечалось [54]. Возможно, такое явление связано с тем, что под действием загрязнения в растениях образуются соединения, ингибирующие образование гормонов линьки. Во всяком случае, некоторые факты воздействия соединений фтора как ингибиторов обменных процессов у насекомых известны (см. предыдущий раздел).

В экспериментах по выкармливанию осиновой проворной моли листьями, загрязненными фтором, мы также имеем дело с действием метаболитов фтористого водорода. Сам фтористый водород не обладает тератогенной или мутагенной активностью, но в эксперименте наблюдалось существенное увеличение доли бабочек с выраженными уродствами, причиной появления которых вполне могут быть соли фтористого водорода.

Анализ содержания фтора в гусеницах осиновой проворной моли, листьях, которыми они питались, и в экскрементах гусениц был проведен как в ходе вышеописанного эксперимента, так и в материале, отобранном на участках с различным уровнем загрязнения (табл. 5). Концентрация фтора определялась ионоселективной потенциометрией [40, 67].

Возрастание концентрации фтора в гусеницах повышает смертность гусениц и куколок, продолжительность развития, а также увеличивает процент бабочек, имеющих выраженные уродства (табл. 5 и 7).

Содержание фтора в экскрементах увеличивается нелинейно. При выкармливании гусениц из зоны III (средний уровень загрязнения) листьями с различным уровнем загрязнения, в вариантах, где корм отбирался на участках из зон II, III и IV, концентрация фтора в гусеницах и экскрементах возрастала гораздо медленнее, чем в листьях. Для зоны I эти различия особенно значительны. Кроме того, в этом варианте концентрация фтора в экскрементах увеличилась гораздо меньше, чем в гусеницах, и, соответственно, смертность осиновой проворной моли резко возросла (табл. 5 и 7).

Данные в табл. 5 и 7 позволяют предполагать, что существующие у этого вида механизмы выведения фтора обеспечивают сколько-нибудь эффективную защиту гусениц от отравляющего воздействия фтор-

Табл. 7

Содержание фтора в листьях осины, гусеницах и экскрементах осиновой проворной моли в Братском районе, миллионные доли (м.д.) по массе сухого вещества

Зона загрязнения, из которой получены листья	Содержание фтора в листьях, которыми питались гусеницы в начале и в конце развития		Содержание фтора в гусеницах и экскрементах			
			Место отбора гусениц			
	в начале	в конце	Зона III из исследования, представленного в табл. 5 гусеницы	экскременты	С тех же зон, что и листья гусеницы	экскременты
I	80	825	550	535	420	840
II	150	464	390	460	343	460
III	121	387	326	434	326	434
IV	66	250	260	400	260	400
V	41	48	–	–	74	96

* корреляция с уровнями загрязнения значима по критерию Фишера при $P > 0,85$.

содержащих веществ при уровнях, не превышающих 300–400 м.д. фтора в сухом веществе. При более высоком содержании фтора в листьях существующие механизмы экскреции недостаточны, чтобы вывести его избыток. В организм гусениц начинают поступать такие метаболиты фтора, которые либо сами, либо в еще более преобразованном в гусеницах виде переходят в следующую онтогенетическую стадию и приводят к резкому увеличению смертности куколок.

Соотношение содержания фтора в гусеницах и экскрементах, отобранных на участках с разным уровнем загрязнения, имеет иной характер. Гусеницы из зоны с высоким уровнем загрязнения выводят с экскрементами гораздо больше фтора, чем гусеницы из зоны III. Но эти данные связаны с особенностями ответных реакций микрочешуекрылых на популяционном уровне, которые будут рассмотрены ниже.

Концентрации фтора, приводящие к резкому ухудшению показателей развития у осинового проворной моли, примерно в пять раз больше, чем у непарного шелкопряда [62, 63, 68], и в три раза меньше, чем у рыжего побеговьюна в погибших гусеницах [138]. Это говорит о наличии видоспецифической реакции на воздействие фтористого загрязнения у микрочешуекрылых, а также о том, что по крайней мере некоторые виды очень устойчивы к воздействию фторидов. В целом их реакция принципиально не отличается от реакции видов чешуекрылых, на которых экспериментальные исследования были проведены ранее [52, 60, 67].

3. Изменение состояния растений

Анализу взаимодействия растений и насекомых-фитофагов посвящено множество исследований [47, 12, 3, 8, 172, 159, 109 и др.] Не меньшее количество публикаций касается тех изменений, которые происходят в растениях под влиянием различных аэрополлютантов [5, 16, 80]. Однако ни те, ни другие исследования не позволяют составить полное представление о том, какие изменения в состоянии растений под воздействием промышленного загрязнения воздуха влияют на насекомых-дендрофагов. Этому мешают две основных причины. Во-первых, регистрируемые изменения химического состава растений сопровождаются множеством других, нерегистрируемых изменений, которые могут иметь большее значение для развития насекомых. Во-вторых, видовая специфичность растений и насекомых-фитофагов определяет очень большие вариации реакций на одни и те же воздействия или вещества. Особенно это касается вторичных метаболитов растений, реакции на которые у разных видов насекомых могут быть просто противоположными.

Многие авторы все изменения состояния растений по отношению к насекомым-дендрофагам рассматривают как изменения их устойчивости, не вдаваясь в обсуждение того, что же имеется в виду под термином «устойчивость» или «резистентность» [47, 8, 10, 36, 161, 168, 165]. Подробно эта проблема проанализирована в работе И.Д. Шапиро [85]. К сожалению, предложенная им классификация понятий слишком детализирована и сложна для использования в данной работе. Более адекватной целям и задачам данной работы является простая схема, которую предложили С. Нювонен и Э. Хаукиоя (Neuvonen, Haukioja) [147], в которой под изменением резистентности ра-

стений к листовым насекомым понимаются физиологические и химические изменения листьев, а именно: изменения питательных (в смысле химического состава) и аллопатических свойств, содержания воды, жесткости и опушенности листьев.

Наиболее удачное из известных мне обобщений конкретных работ, посвященных анализу изменения состояния растений под воздействием загрязняющих веществ и его воздействию на насекомых-фитофагов, выполнено Дж.Б. Раймером и Дж. Уиттакером (Riemer, Whittaker) [155]. Авторы справедливо отмечают, что одним из основных путей исследования взаимосвязей растения и насекомого является экспериментальный анализ, включающий в себя как использование искусственных питательных сред, так и самих растений (фумигация и регистрация изменений химизма).

Остановимся на тех изменениях в растениях, которые в наибольшей степени могут повлиять на листовых насекомых и являются специфическими (то есть характерными именно для воздействия фтористого или сернистого загрязнения). Прежде всего, к ним можно отнести изменение пищевой ценности листьев. Это понятие не включает вариации содержания аллопатических веществ [147]. Роль изменения пищевой ценности листьев (или качества пищи в целом) показана в серии работ на пяденице *Epirrita autumnata* (Bkh.), питающейся листьями березы. Ответные реакции у этого вида зафиксированы на всех стадиях онтогенеза, на популяционно-видовом и организменном уровне [107, 146, 147]. Качество пищи влияет на продолжительность развития в целом и способствует всплескам массового размножения у этой пяденицы [108]. В литературе имеются и совершенно конкретные данные, полученные экспериментальным путем, показывающие, какие именно изменения происходят в растениях под воздействием загрязнения и как они могут повлиять на насекомых-дендрофагов.

Углеводы растений, бесспорно, играют важнейшую роль в энергетике питания насекомых [81, 90, цит. по 155, 151, 166]. Углеводы являются одним из основных источников энергии, обеспечивающей окислительно-восстановительные процессы, но у специализированных фитофагов, к которым относятся в большинстве случаев и микрочешуекрылые, способность к синтезу углеводов выражена очень слабо [81]. Отсутствие сахаров в пище приводит к полной гибели личинок некоторых слоников и саранчовых [97, 167]. Различные сахара играют разную роль в энергетике питания. Пентоза, как правило, не утилизируется насекомыми и ингибирует их развитие. Гексоза и сахароза усваиваются полностью, и в энергетике питания пилильщика *Gilpinia hercynia* (Htg.) играют решающую роль [99 цит. по 155].

Для рыжего соснового пилильщика увеличение содержания восстанавливаемых сахаров в хвое делает сосны более привлекательными [82]. В.А. Радкевич показал, что увеличение содержания растворимых сахаров в листьях оказывает благоприятное воздействие на развитие дубового, кольчатого и непарного шелкопряда. Причем увеличением углеводно-белкового соотношения (отношения количества растворимых сахаров к количеству сырого протеина на единицу массы листьев) он объяснял выбор этими видами того или иного растения [46].

Под действием двуокиси серы происходит увеличение содержания восстанавливающихся сахаров за счет распада полисахаридов и уменьшение содержания невосстанавливающихся [136, 123]. Соответственно, эти изменения могут стимулировать и развитие листоядных насекомых. Особенно благоприятным оказывается увеличение содержания сахарозы, в несколько меньшей степени – фруктозы, рафинозы, глюкозы [118]. К сходным последствиям приводило и воздействие фтористого водорода [122, 155].

Азотному обмену и его влиянию на развитие насекомых посвящено значительно больше работ. Дж.М. Скрайбер (Screiber) [159] обобщил более двухсот публикаций такого плана. В 160 из них показано положительное воздействие увеличения содержания азота на развитие насекомых, а в 44 – отрицательное.

Наибольшее положительное значение для развития насекомых имеет содержание в пище протеинов и аминокислот. Отсутствие в корме десяти аминокислот, не синтезируемых самими насекомыми, приводит их к гибели. Добавки в питательные среды восьми других заменимых аминокислот ускоряют развитие гусениц огневки *Chilo suppressalis* (Walker), сем. *Crambidae*. Сходные результаты получены и для многих других видов [81, 119, 155].

Под действием двуокиси серы в растениях происходит снижение содержания азота, разрушение белков, изменение состава аминокислот и, соответственно, уменьшение содержания белков и увеличение содержания аминокислот [16, 136, 155].

Действие фтористого водорода на растения приводит к интенсивному разрушению белковых структур, подавлению белкового синтеза и увеличению содержания всех аминокислот за исключением аланина [38].

Содержание азота в растениях имеет положительную корреляционную связь с развитием насекомых. Изменение аминокислотного и, соответственно, белкового состава в целом рассматривается как фактор, стимулирующий размножение насекомых-фитофагов [155]. Так, например, в работе С.М. Лоуда и С.К. Коллинджа (Louda, Collinge) [134] показано, что именно изменение содержания аминокислот и других азотсодержащих соединений под воздействием факторов экологического стресса является одной из основных причин увеличения плотности популяций листогрызущих насекомых в целом и минирующих листьев в частности. В данном случае решающую роль играет не столько изменение общего содержания азотсодержащих соединений, сколько изменение состава белков и, соответственно, ферментов. Так, например, фумигация двуокисью серы стимулирует синтез пролина, который, в свою очередь, является стимулятором активности питания и ускоряет развитие многих видов насекомых [106, 155].

В экспериментах с фумигацией мексиканского бобового жука *Epilachna corrupta* двуокисью серы показано увеличение содержания глутатиона (трипептид, состоящий из глутамина, цистидина и глицина, стимулирующий рост и питание насекомых) и соответствующее ускорение развития этого вида. С другой стороны, тот же глутатин подавлял рост и развитие совки *Trichoplusia ni* (Hübner) [113, 155].

Китайские ученые считают, что воздействие загрязнения воздуха приводит к изменению содержания аминокислот, сахаров и увеличению синтеза

глутатиона, повышающего устойчивость растений к загрязнению. Возрастание содержания глутатиона стимулирует размножение листоядных насекомых, а повреждения, которые они наносят, являются, в свою очередь, фактором, стимулирующим синтез глутатиона [114].

Многие липиды синтезируются насекомыми из белков и углеводов, и поэтому их присутствие в пищевом рационе не обязательно [81]. Но определенные жирные кислоты некоторыми видами насекомых не синтезируются. Например, личинки комаров *Aedes aegypti* (L.) и жуков *Tenebrio molitor* (L.) и *Anthonomus grandis* (Boheman) могут синтезировать линолеовую и линоленовую кислоты [101, 89, 167], а гусеницы листовёртки *Argyrotaenia velutinana* (Walker) – не могут. При снижении содержания линоленовой кислоты в пище гусениц появляются бабочки без чешуек на крыльях [156]. В искусственные среды для совки *Trichoplusia ni* вносился метиллиноленат, заменитель линоленовой кислоты. При его отсутствии увеличивалась смертность гусениц и куколок, наблюдалось появление бабочек с деформированными крыльями [145, 94]. Показано, что у саранчовых отсутствие линоленовой кислоты в пище приводит к задержке имажинальной линьки [91].

Сернистый ангидрид, действуя на растения, не вызывает стимуляции липолитической активности, а ингибирует процессы синтеза и ацетилирования. Соответственно, не происходит и увеличения содержания свободных жирных кислот [38]. Но соотношение содержания различных жирных кислот может изменяться. В частности, содержание линоленовой кислоты уменьшается, а пальмитиновой – увеличивается [120]. При действии фтористого водорода содержание пальмитиновой кислоты также увеличивается, количество линолевой кислоты снижается во всех фракциях липидов, а линоленовой – в нейтральных гликолипидах [38]. Кроме того, под действием фтористого водорода происходит повышение активности неспецифической эстеразы, а двуокись серы ингибирует биосинтез липидов [38]. Все эти изменения, и в особенности снижение содержания линолевой и линоленовой кислот, могут отрицательно сказываться на развитии листоядных чешуекрылых.

Потребность насекомых в большинстве микроэлементов ограничена, но некоторое увеличение по сравнению с нормой содержания кальция, калия, натрия, магния и фосфатов благоприятно сказывается на развитии насекомых [99, цит. по 155]. Концентрация именно этих элементов обычно снижается под действием загрязнения воздуха вообще и сернистого в частности. Концентрация серы, фтора, тяжелых металлов в техногенных экосистемах, как правило, увеличивается, а это отрицательно сказывается на развитии насекомых. Причем в данном случае речь не идет об увеличении концентрации этих элементов за счет накопления техногенных веществ [155].

В работах эстонских ученых показано воздействие сернистого загрязнения на баланс кальция, натрия и калия [137] и возникновение дефицита кальция и магния под воздействием фтористого загрязнения [115]. Конечно, изменение содержания всех этих микроэлементов сказывается на развитии насекомых, но вряд ли вариации их концентраций под действием промышленного загрязнения воздуха можно считать значимым фактором.

Концентрация витамина С в растениях под действием двуокиси серы уменьшается [155], что неблагоприятно сказывается на развитии листоядных насекомых. Этот витамин стимулирует развитие многих листоядных насекомых. Его положительное значение экспериментально показано для ряда видов чешуекрылых [99, цит. по 155], в том числе для плодовой *Cydia pomonella* (L.) [155]. Он входит как обязательный элемент в питательные среды для листоядных насекомых вообще и гусениц в частности [23, 97].

В монографии И.Д. Шапиро подробно рассмотрены различные аспекты пищевой специализации насекомых [85]. По его мнению, пищевая специализация в наибольшей степени определяется вторичными метаболитами. К ним относятся множество разнообразных эфирных масел, алкалоидов, гликозидов, сапонинов, флавоноидов, фенолов, стероидов и т.п. Вещества вторичного обмена играют решающую роль в установлении видоспецифических связей растение-фитофаг [81, 85, 159]. Литература по этому вопросу обширна, но лишь небольшое число исследований посвящено изучению изменения содержания вторичных метаболитов в растениях под воздействием промышленного загрязнения.

Хорошо известно сильное влияние терпенов на стволовых вредителей. Довольно сильно они действуют и на грызущих насекомых. Так, например, увеличение концентрации терпенов в хвое приводит к увеличению смертности гусениц младших возрастов у соснового коконопряда. Гусеницы старших возрастов в гораздо большей степени способны к детоксикации терпенов [151]. На листовертке *Choristoneura occidentalis* в лабораторных экспериментах показано влияние на развитие гусениц соотношения содержания различных терпенов в хвое [152]. Увеличение содержания в хвое сосен некоторых пиненов, камфена, 3-карена, по мнению коллектива авторов из Воронежа, стимулирует развитие рыжего соснового пилильщика, делает такую хвою более привлекательной для самок, откладывающих яйца [82].

Основными пищевыми репеллентами являются вещества фенольной группы [81, 159]. Увеличение их содержания в растениях приводит к замедлению развития насекомых [47, 81]. Это продемонстрировано в прямых экспериментах на непарнике и сосновом коконопряде [155]. Но воздействие фенолов обладает ярко выраженной видовой специфичностью. Для каждого вида имеет значение определенный набор фенолов. Это же можно отнести и к танинам – веществам, также входящим в эту группу. Танины влияют на протеолитические ферменты и имеют наибольшее значение для листоядных насекомых, в том числе минирующих чешуекрылых [159].

Под воздействием загрязнения воздуха, в частности под влиянием относительно небольших концентраций сернистого газа, общее содержание терпенов и фенолов в хвое или в листьях увеличивается, а при существенной нагрузке аэрополлютантов – снижается [155]. Но мало данных о том, в каких ситуациях и каких именно фенолов или терпенов становится больше, а каких меньше. Известно, например, что при увеличении уровня загрязнения двуокисью серы возрастает содержание орто-дифенола и фенол-пара-гидроксиацетофенона. Этих сведений явно недостаточно для того, чтобы сделать общие выводы о характере связи изменения концентраций фенолов

под влиянием загрязняющих веществ с развитием насекомых [155].

По другим группам веществ и водному обмену не удалось обнаружить информативных, с точки зрения данного исследования, сведений. Но и ранее приведенные данные позволяют сделать некоторые выводы.

Реакции растений на фтористое и сернистое загрязнение воздуха и реакции насекомых на соответствующие изменения растений видоспецифичны. Для каждого вида складывается комбинация благоприятных и неблагоприятных изменений химического состава растений. Для листоядных чешуекрылых в целом к благоприятным изменениям можно отнести увеличение содержания растворимых сахаров, свободных аминокислот и азотсодержащих соединений, изменение состава ферментов и уменьшение концентраций терпенов (при больших концентрациях загрязняющих веществ), а к неблагоприятным – увеличение концентраций терпенов и фенолов при низком уровне загрязнения и снижение содержания линолевой и линоленовой кислот. В конкретных ситуациях суммарные эффекты могут быть совершенно различными.

Все рассмотренные изменения биохимического состава растений могут возникать и при воздействии других стрессовых или экологических факторов: пожаров, изменения режима увлажнения, погодных условий, воздействия других загрязняющих веществ и, наконец, повреждений насекомыми [38, 85, 31, 36, 155]. Следовательно, эти изменения являются неспецифичными, если рассматривать их как фактор, влияющий на развитие насекомых в условиях загрязнения воздуха.

Морфологические изменения растений, происходящие под воздействием загрязняющих веществ, также могут иметь существенное значение для листоядных насекомых. При сильном повреждении листы загрязняющими веществами происходит разрушение клеток вдоль жилок, палисадной паренхимы, а затем губчатой паренхимы [79, 84]. При хроническом повреждении, кроме перечисленных патологических явлений, происходит ксерофитизация тканей, что включает в себя гипертрофию эпителиальных тканей, снижение обводненности, уменьшение размеров мезофильных клеток [79, 84, 2, 26]. Отчетливо выражено уменьшение площади листовых пластинок и утолщение эпидермиса наблюдается у основных лесообразующих листовых видов древесных растений в Братском районе. Эти изменения морфологии листьев не являются ответной реакцией деревьев только на промышленное загрязнение воздуха. К аналогичным последствием может приводить изменение влажности и воздействие низких температур [25, 84, 163, и др.]. Тем не менее, ксерофитизация листьев – довольно специфическое явление для экосистем таежной зоны.

Понятно, что такие изменения могут влиять на листоядных насекомых, и особенно на минирующих. По-видимому, они являются неблагоприятными для большинства насекомых, так как ксерофитизация тканей делает пищу менее доступной [85, 155], а недостаток влаги отрицательно влияет на развитие гусениц чешуекрылых [46]. Минеры в большей степени, чем другие листоядные чешуекрылые, защищены от воздействия неблагоприятных микроклиматических условий и/или паразитических и хищных насекомых. Возможно, что ксерофитизация листьев под

воздействием загрязнения – благоприятный для микрочешуекрылых фактор. С другой стороны, в городской среде, где уровень загрязнения воздуха весьма высок, липовая моль пестрянки предпочитает листья в затененной части кроны [21, 24, 76].

В серии интересных работ М.В. Козлова и соавторов показано, как распределение листоядных насекомых (в большинстве случаев, минирующих чешуекрылых) по отношению к частям листа и листьям годичного побега или в пределах кроны влияет на структуру энтомокомплексов и встречаемость отдельных видов [34, 35, 127]. Однако по данным М.В. Козлова и Э. Хаукиоя (Kozlov and Haukioja), исследовавшего зависимость откладки яиц первичными беззубыми молями от форм некоторых видов берез, самки «практически не принимают во внимание изученные признаки берез» [126]. Но, с другой стороны, известно, что весьма четкая приуроченность мин к определенным частям листа у представителей рода *Phyllonorycter* связана с выбором мест откладки яиц самками.

Таким образом, видоспецифичность распределения листоядных насекомых в кроне, а также зависимость от индивидуальных особенностей дерева-хозяина и воздействия разнообразных абиотических факторов, показанная в ряде публикаций по топическому распределению листоядных насекомых [77, 78, 31, 21 и др.] не позволяет сделать определенных выводов об опосредованном через изменение структуры листьев влиянии промышленного загрязнения воздуха на насекомых.

Изменение структуры крон деревьев под воздействием загрязнения – еще менее специфический фактор, чем изменение морфологии листьев. Более или менее определенные данные о влиянии изреживания крон и изменения расположения листьев на насекомых на организменном уровне практически отсутствуют.

В целом влияние морфологических особенностей листьев на развитие минирующих или сворачивающих и сцепляющих листья чешуекрылых остается слабо изученным.

4. Динамика морфометрических характеристик отдельных видов насекомых

Показателями состояния популяции могут являться характеристики ее плотности, скорости ее изменения, плодовитость, а также морфометрические характеристики. Наиболее интересны такие характеристики, которые в наибольшей степени могут отражать отравляющее воздействие загрязнения или, по крайней мере, изменение качества корма в результате воздействия загрязняющих веществ. Морфометрические характеристики давно и достаточно часто используются для оценки состояния популяций или отдельных особей [88, 46, 37, 52, 18, 74 и др.], в частности при анализе влияния промышленного загрязнения на насекомых [60, 6, 18, 74].

Для анализа изменения состояния популяции тополевой листовертки, осиновой проворной моли, тополевой нижнесторонней моли-пестрянки и близкородственной моли-пестрянки в зависимости от уровня загрязнения воздуха использовались в основном три показателя: масса куколок, длина крыльев, длина голени задних ног.

При морфометрическом анализе популяций тополевой нижнесторонней моли-пестрянки первоначально проводилось измерение трех показателей у каждой особи: длина крыла от вершины до основания, длина голени задней ноги и длина усика [18, 73]. В результате анализа удалось установить, что все три характеристики имеют между собой корреляционные связи [73]. Наиболее тесная корреляция отмечена между длинами крыла и голени. Оценка коэффициента корреляции между длиной усика и величиной крыла находится на пределе значимости при $P = 0,90$. Сопоставление различных характеристик популяции тополевой моли-пестрянки с динамикой морфометрических характеристик позволило сделать вывод о том, что последние в значительной степени отражают состояние популяции: в более жизнеспособных популяциях особи имеют более крупные крылья и голени ног [18, 73]. Отметим, что этот вывод был сделан для популяции при низкой или не очень высокой плотности.

Размер голени – менее «чувствительная» характеристика, чем размер крыла, но у этого вида голень измеряется значительно проще, что позволяет увеличить объем выборки [73]. В связи с этим в дальнейшем, для характеристики размеров бабочек использовался только один показатель – длина голени.

В условиях сильного загрязнения сернистыми соединениями в течение всего периода наблюдений размер голени самцов (а значит, и величина бабочек) либо меньше, чем в контрольном варианте (зона V), либо значимо не отличается от него. В зонах III и IV есть любые варианты (табл. 8). Размеры самок изменяются сходным образом. Возникновение такой неоднозначной ситуации, по-видимому, связано с тем, что в данном случае на состояние популяции оказывает воздействие не только загрязнение, но и конкуренция гусениц за пищу. В отдельные годы плотность популяций была очень высокой. Особенно это относится к зоне загрязнения III. Но, во всяком случае, можно сказать, что в целом в зонах III и IV размеры бабочек не меньше, чем при минимальном уровне загрязнения.

Итак, при максимальном уровне загрязнения, судя по размерам бабочек, состояние популяции тополевой нижнесторонней моли-пестрянки ухудшается в сравнении с таковым при минимальном уровне загрязнения. В промежуточных вариантах состояние популяции, во всяком случае, не хуже, чем во всех прочих.

Динамика размеров крыльев и голени задних ног тополевой нижнесторонней моли-пестрянки в Сланцевском районе по данным за 1990 г. была следующей (числитель – крыло, знаменатель – голень, мм): зона III – 126,6/1,00; зона IV – 127,6/1,04; зона V – 127,01/1,01. В зоне II измерения сделаны не были. Различия между всеми вариантами значимы при $P > 0,80$. В этом случае, так же, как и в предыдущем, максимальные размеры бабочек наблюдались в зоне загрязнения IV, то есть при том же уровне загрязнения, что и в Искитимском районе в 1987 г. В зоне III плотность популяции была максимальной, а уровень загрязнения выше и, соответственно, размеры несколько меньше. Этот факт является дополнительным аргументом в пользу предположения о том, что при отсутствии конкуренции за пищу размеры тополевой нижнесторонней моли пестрянки максимальны при некоем среднем уровне загрязнения.

Табл. 8

Изменение средней длины голени (мм) задней ноги бабочек тополевой нижнесторонней моли-пестрянки в различных зонах загрязнения Искитимского района,

Год	самцы				самки			
	Зоны загрязнения							
	II	III	IV	V	II	III	IV	V
1987	1,09	1,06	1,14*	1,07	1,11*	1,07	1,13*	1,07
1988	1,09*	1,10	1,10	1,11	1,11*	1,12	1,12,	1,13
1989	1,05*	1,08	1,08	–	1,06*	1,10	1,10	–
1990	1,02	1,00	1,00*	1,03	1,03	1,02	1,03	1,04
1991	0,97*	0,99*	1,00*	1,02	0,99*	1,00*	1,01*	1,05

* отличается от величины в зоне V (в 1989 г. – в зоне IV) при P > 0,95 по критерию Стьюдента.

Табл. 9

Изменение размеров бабочек и массы куколок тополевой листовертки Искитимского района в различных зонах загрязнения в 1990 г.

Зона загрязнения	Крыло, мм		Голень, мм		Куколка, мг	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
II	126,8*	131,3*	28,3*	39,4*	8,1*	10,0*
III	127,1	135,0*	33,6	40,3*	8,5	10,5
IV	128,0*	144,6*	42,9*	37,3*	8,6	10,4
V	127,3	140,4	33,6	41,1	8,6	10,5

* отличается от результата для зоны V при P > 0,95.

Табл. 10

Изменение размеров бабочек и массы куколок осиновой проворной моли в Братском районе в разных зонах загрязнения в 1990 г.

Зона загрязнения	Крыло, мм		Голень, мм		Куколка, мг	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
I	163,4*	171,0	59,0*	61,8*	12,1*	14,0*
II	167,1*	173,8*	63,6*	63,4*	13,2*	14,2*
III	165,3*	172,5*	62,9*	63,5*	12,7*	13,8*
IV	155,4	170,7	58,0*	61,0	11,5	13,0
V	157,8	169,0	57,4	61,0	11,6	13,0

* отличается от результата для зоны V при P > 0,95 по критерию Стьюдента.

Данные по размерам близкородственной моли-пестрянки имеются только за один 1987 г. Самцы этого вида оказались существенно крупнее самок, однако в Искитимском районе загрязнение на них не отразилось.

Размеры бабочек и масса куколок тополевой листовертки в Искитимском районе оказались минимальными при наибольшем уровне загрязнения, а максимальными – при среднем уровне загрязнения, соответствующем зоне IV (табл. 9). Конкуренция за пищу в этой зоне отсутствовала, так как плотность популяции была невысока и кормовая база осваивалась не полностью. В зоне загрязнения III плотность популяции была довольно высокой, что могло отрицательно сказаться на размерах бабочек. Следовательно, так же, как и у тополевой моли-пестрянки, у этого вида состояние популяции при максимальном уровне загрязнения, по сравнению с контролем, ухудшилось, а при среднем, в зонах III и IV, оно было наилучшим.

В Братском районе аналогичные измерения были сделаны только одного вида – осиновой проворной моли (табл. 10). Здесь результаты были несколько иными. Оптимум (наибольшие размеры) соответствовал зоне II, а минимум – зонам загрязнения IV или V. Рассмотрим скорость изменения морфометрических характеристик при переходе из одной зоны загрязнения в другую, то есть производную среднего значения морфометрической характеристики. Ее можно рассчитать по следующей формуле: $100\% \times (x_i - x_1) : x_1$, где x_i – среднее значение данной характеристики для данного варианта, x_1 – среднее значение для зоны V.

У всех трех рассмотренных видов в зонах загрязнения различных районов есть сходные тенденции изменения размеров. Наибольших размеров бабочки достигают при среднем уровне загрязнения: в Искитимском районе – в зоне IV, а в Братском – в зоне II. Следовательно, оптимальной для существования популяций этих видов в условиях загрязнения является

зона со средним уровнем концентрации загрязняющих воздушную среду веществ. Положение, которое еще в 1981 г сформулировал К. Вильма [168], а затем и другие авторы [56, 57, 31], о том, что плотность популяции насекомых-дендрофагов определяется в основном двумя разнонаправленными факторами: непосредственным воздействием загрязняющих веществ на насекомых и снижением резистентности растений под действием загрязнения – подтверждается приведенными результатами.

5. Воздействие загрязняющих веществ на насекомых на популяционно-видовом уровне

5.1. Отравляющее действие загрязненного корма

Дифференциация ответных реакций на изменение химизма растений и отравляющее воздействие загрязняющих веществ на популяционно-видовом уровне весьма затруднительна. В большинстве работ в качестве ответной реакции на действие загрязнения рассматривается динамика плотности популяций, зависящая от множества разнообразных факторов. Изменение генетической, пространственной, возрастной и половой структуры популяций также зависит не только от состояния растений и прямого действия загрязняющих веществ, но и от изменения таких факторов, как микроклиматические условия, динамика плотности паразитических и хищных насекомых, активность бактериальных и других инфекций в связи с действием загрязняющих веществ. Подробный обзор этих данных, выполненный М.В. Козловым [31, 32], избавляет от необходимости более детально рассматривать этот вопрос. Однако динамику некоторых характеристик состояния популяции, по видимому, можно связать с определенными воздействиями загрязняющих веществ.

В предыдущих разделах показано, что загрязняющие вещества в концентрациях, соответствующих их содержанию в воздухе и пище в зонах промышленного загрязнения, оказывают негативное воздействие на развитие листовых чешуекрылых вообще и микрочешуекрылых в частности. Однако динамика

плотности популяций различных видов микрочешуекрылых относительно градиента концентраций загрязняющих веществ может быть совершенно разной. Последнее положение подтверждают и публикации других авторов [31, 155]. Наличие корреляционных связей между уровнем загрязнения и плотностью популяций не приближает нас к пониманию того, какую роль в этом процессе играет отравляющее воздействие загрязняющих веществ и изменение состояния растений. В связи с этим был поставлен ряд экспериментов, позволяющих прояснить эту проблему.

В 1990 и 1991 гг. была поставлена серия опытов по исследованию состояния популяций осиновой проворной моли и тополевой листовертки в Братском и Искитимском районах [62, 63].

Гусеницы этих видов в конце первого – начале второго возраста отбирались на пробных участках в разных зонах загрязнения и выкармливались листьями, взятыми на участке с максимальным уровнем загрязнения. В остальном методика эксперимента была такой же, как и в экспериментах с этими видами, методика и результаты которых были приведены в разделе 2.1.4.

В табл. 11 приведены некоторые характеристики состояния популяций тополевой листовертки и осиновой проворной моли в Искитимском районе.

В популяциях обоих видов наблюдается увеличение смертности гусениц по мере увеличения уровня загрязнения. У тополевой листовертки масса куколок в зоне с минимальным уровнем загрязнения существенно больше, чем во всех прочих, а у осиновой моли в варианте с максимальным уровнем загрязнения – существенно меньше, чем в других вариантах.

Приведенные результаты позволяют заключить, что по мере увеличения уровня загрязнения популяции обоих видов оказываются все менее устойчивыми к стрессовому воздействию, в качестве которого в данном случае выступает загрязненный корм. Все характеристики точек, где производились отборы корма и гусениц, за исключением уровня загрязнения и, соответственно, состояние деревьев при закладке пробных площадей были стандартизированы.

Табл. 11

Изменение характеристик развития тополевой листовертки и осиновой проворной моли при питании кормом из участка с максимальным уровнем загрязнения в Искитимском районе

Зона загрязнения, в которой отбирались гусеницы	Смертность, %		Масса куколок, мг	
	гусеницы	куколки	самцы	самки
Тополевая листовертка, 1990 г. (числитель) / 1991 г. (знаменатель)				
II	13*/28*	5/3	7,5/7,6	10,8/10,1
III	11/27	5/6	7,4/7,2	10,4/10,1
IV	4/10	8/1	7,8/7,1	10,6/10,8
V	0/8	4**/3	8,9/8,7**	11,5/11,0
Осиновая проворная моль, 1991 г.				
II	15*	1**	10,5	13,2
III	10	2	11,3	13,6
IV	12	4	11,8	14,0
V	8	3	11,5	13,9

* корреляция с уровнем загрязнения значимая при $P > 0,95$ по критерию Фишера.

** величина отличается от других в том же столбце при $P > 0,90$ по t-критерию Стьюдента.

Уровень загрязнения в точке, где отбирались листья, был достаточно высоким (содержание SO_4^{2-} – 66 мг/л в снеговых пробах, осаждение пыли – 346 г/м² в год, см. табл. 2), чтобы привести к отрицательным для развития насекомых последствиям в результате как прямого воздействия загрязняющих веществ, так и ухудшения питательных свойств листьев (см. предыдущие разделы). По-видимому, отрицательное воздействие на состояние популяций тополевой листовертки и осиновой проворной моли в Искитимском районе оказывают оба этих фактора. Существенную роль они играют только в условиях, соответствующих уровню загрязнения зоны II (для обоих видов) и III (для тополевой листовертки). В зоне IV значимых различий в смертности особей нет, но масса куколок тополевой листовертки существенно меньше, чем в условиях с наименьшим уровнем загрязнения. В экспериментах по фумигации гусениц, развивающихся на различных питательных средах (разделы 2.1.1 и 2.2.2), при таком уровне загрязнения ответные реакции на воздействие двуокиси серы отсутствовали.

Следовательно, можно утверждать, что в зоне IV непосредственное воздействие загрязняющих веществ, вероятно, вообще не играет никакой роли, но изменения в биохимическом составе листьев вполне могут приводить к таким последствиям. Эти результаты подтверждают данные по динамике морфометрических характеристик (см. предыдущие разделы). Уменьшение размеров бабочек оказалось значимым только в варианте с наибольшим уровнем загрязнения в Искитимском районе. Существенное увеличение, по сравнению с контролем, наблюдалось только в зоне загрязнения IV. Таким образом, отрицательное воздействие загрязняющих веществ или неблагоприятные биохимические изменения корма при низком уровне загрязнения минимальны, а изменения биохимического состава пищи, способствующие развитию микрочесуекрылых, оказываются существенными.

5.2. Адаптации к воздействию загрязняющих веществ

В Братском районе был поставлен сходный с предыдущим эксперимент, в котором гусеницы осино-

вой проворной моли первого (эксперимент 1991 г.) и второго (эксперимент 1990 г.) возрастов [63], отобранные из районов с разным уровнем загрязнения, выкармливались листьями, в наибольшей степени загрязненными фтором. Листья отбирались из зоны с максимальным уровнем загрязнения, с участка, имеющего концентрацию ионов фтора 320 м.д. по сухой массе. Концентрация сульфатных ионов соответствовала зоне IV Искитимского района.

В табл. 12 показаны некоторые характеристики развития осиновой моли в этом опыте.

Дисперсионный анализ показал улучшение характеристик развития осиновой проворной моли с увеличением уровня загрязнения на участках, откуда отбирались особи для проведения эксперимента. Уровень загрязнения фтором в зонах I, II и III очень высок (табл. 1). При таком содержании фтора в листьях он оказывает сильное отрицательное воздействие на развитие гусениц (см. предыдущие разделы). Однако в данном опыте продемонстрировано наличие устойчивости в микропопуляциях из зон с большим уровнем загрязнения. Парно сравнивая с контролем показатели в вариантах с загрязненным кормом (зона V), удалось установить, что незначимыми оказываются отличия только характеристик зоны IV.

Методика эксперимента, принятая в 1991 г., позволила учесть возможные различия в индивидуальных особенностях деревьев и гусениц [62]. Поэтому наблюдавшееся улучшение характеристик развития осиновой проворной моли при увеличении уровня загрязнения позволяет утверждать, что в данной популяции сформировалась адаптация к отравляющему воздействию фтора и/или неблагоприятным изменениям питательных свойств корма.

Опыты по исследованию реакции чешуекрылых на воздействие фтора (см. предыдущие разделы) показали, что отравляющее воздействие соединений фтора является мощным фактором отбора. Вероятно, именно с выживанием более устойчивых к соединениям фтора связано и увеличение устойчивости к загрязненному корму в субпопуляциях осиновой проворной моли в зонах I, II и III Братского района.

Табл. 12

Изменение характеристик развития осиновой проворной моли при питании кормом из участка с максимальным уровнем загрязнения в Братском районе

Зона загрязнения, в которой отбирались гусеницы	Смертность, %			Масса куколок, мг		Длительность развития гусениц, сутки.
	гусеницы	куколки	бабочки	самцы	самки	
1990 г. осина/ива						
I	3*/11**	3*/3*	3/3*	12,6/12,7	14,3/13,7	14,5*/14,5*
II	18/3	31/7	3/7	12,4/12,7	14,3/14,0	17,0/16,5
IV	23/6	46/30	6/10	12,2/11,9	13,5/13,8	19,5/19,0
1991 г., осина						
I	16*	2*	1*	12,4*	14,7*	17,5*
II	20	24	3	12,1	14,5	18,5
III	31	41	4	12,1	14,5	19,5
IV	38	59	6	10,6	13,7	19,5
V	40	58	5	10,8	13,4	22,0

* корреляция с уровнем загрязнения значимая при $P > 0,90$ по критерию Фишера.

** отличается от других величин в том же столбце при $P = 0,90$ по критерию Стьюдента.

Значимые различия в продолжительности развития гусениц и куколок зон IV и V, вероятно, обусловлены изменениями биохимического состава листьев. Анализ содержания фтора в экскрементах показал, что наиболее эффективно фтор выводится из организма гусениц, отобранных из зоны I (980 и 870 м.д.⁵ фтора на единицу сухого вещества на осине и иве, соответственно, в эксперименте 1990 г.), несколько хуже у гусениц из зоны II (740 и 890 м.д., соответственно) и наименее эффективно у гусениц из зоны IV (600 и 420). Следовательно, физиологический механизм их адаптации к воздействию фтора связан с усилением роли экскреции в защите организма.

Анализ морфометрических характеристик бабочек, собранных непосредственно в зонах загрязнения Братского района, показал, что крупные особи чаще встречаются при большем уровне загрязнения (табл. 9). Наибольшие средние размеры бабочек соответствуют части популяции зоны загрязнения II. В отдельных случаях фтористое загрязнение приводит к задержкам развития и избыточному накоплению веса [54, 60], но у осинового проворной моли в естественных условиях не было выявлено значимых различий продолжительности развития гусениц и куколок при различном уровне загрязнения. Это подтверждает наличие адаптаций в субпопуляциях, развивающихся при уровне загрязнения, соответствующем зонам I, II и III. Даже наиболее приспособленные к питанию загрязненным кормом особи из субпопуляции при максимальном уровне загрязнения недостаточно защищены от фтористых соединений или не получают достаточного количества питательных веществ по сравнению с особями из субпопуляций зон II и III. В любом случае, условия зон IV и V оказались менее благоприятными для развития популяции осинового проворной моли, и это можно связать только с уменьшением резистентности растений (т.е. с уменьшением синтеза аллопатических соединений и/или улучшением питательных свойств листьев) при увеличении уровня загрязнения. Субпопуляции, адаптированные к воздействию соединений фтора, могут в полной мере использовать эти изменения.

Итак, на популяционном уровне воздействие фтористых загрязняющих веществ может приводить к появлению физиологических адаптаций и улучшению популяционных характеристик при высоком и очень высоком уровне загрязнения. Фтор и особенно его производные являются более сильными мутагенами и обладают большим элиминирующим воздействием на природные популяции, чем соединения серы.

Следует также отметить, что в Братском районе популяция березовой пяденицы (*Biston betularius* L.) имеет устойчиво высокую плотность в зоне с максимальным уровнем загрязнения [55, 56, 60]. При этом все без исключения бабочки, выведенные или отловленные в этой зоне, имели меланистическую окраску – были черного или темно-серого цвета.

Результаты аналогичных экспериментов в Искитимском районе не подтвердили гипотезу о возможном возникновении адаптаций к воздействию сернистого загрязнения. У тополевой листовертки и осинового проворной моли адаптации к воздействию сернистого загрязнения выявлены не были, но это не исключает их появление в популяциях других видов. Во всяком случае, на дрозофиле в лабораторных экспериментах

даже при небольших концентрациях двуокиси серы показано увеличение доли рецессивных летальных аллелей. Такие аллели появляются за счет мутаций, и их появление сопровождается снижением выживаемости особей и увеличением доли стерильных особей. Наблюдалось также нарушение расхождения хромосом, снижение митотического индекса и нарушение эмбриогенеза [174]. Однако в природных популяциях насекомых-дендрофагов наличие адаптаций к сернистым соединениям установлено не было.

5.3. Паразиты, хищники, болезни

Уменьшение численности тех групп членистоногих, среди которых особенно много хищных паразитических видов, под действием загрязнения показано в ряде работ [28, 93, 140]. Особенно характерно снижение численности групп, к которым относится ряд хищных видов – жужелиц, стафилинид и муравьев рода *Formica* [83, 140, 95]. М.В. Козлов считает, что у отдельных видов жужелиц плотность популяции настолько зависит от уровня загрязнения, что они могут быть использованы в целях биоиндикации [32]. Четко выраженное снижение плотности популяций демонстрируют и коротконадкрылые жуки [83], причем зависимость их численности от концентраций двуокиси серы продемонстрирована экспериментально [48]. С другой стороны, колонии муравьев довольно устойчивы к воздействию загрязнения [32], хотя в целом их численность обычно снижается в таких условиях [95]. Сведений о динамике плотности популяций хищных клопов в зонах загрязнения мне не удалось обнаружить в литературе, хотя, по моим наблюдениям, именно эта группа хищных членистоногих может играть существенную роль в динамике плотности популяций микрожучков.

Снижение активности паразитических насекомых при увеличении уровня промышленного загрязнения показано в ряде работ. Так, например, З. Сьерпински [160] связывал увеличение численности сосновой почково-побеговой моли *Exoteleia dodecella* (L.) в загрязненных районах с уменьшением численности паразитических и хищных насекомых, которые, как он полагал, особенно чувствительны к воздействию загрязнения. Несколько позднее им было показано уменьшение доли пораженных паразитами гусениц у этого вида [155]. Снижение активности паразитов при приближении к источникам загрязнения отмечено у пилильщика *Pristiphora abietina* (Christ.) [171], а также у чешуекрылых *Rhyacionia buoliana* (Den. et Schiff.) [164] и *Papilio scamander* (Boisduval) [157].

Такие же данные имеются для клещей и тлей [155]. У соснового подкорového клопа *Aradus cinnamomeus* с увеличением уровня загрязнения было зафиксировано снижение доли яиц, пораженных паразитом *Telenomus aradi* (Kozlov) [110]. С другой стороны, приводятся данные и о том, что доля тлей, пораженных паразитами, не связана с уровнем фтористого загрязнения [168]. Отсутствие определенных зависимостей было показано и для паразитов побеговьюна *Petrova resinella* [111]. С.К. Вецковски (Wiackowski) [173] в течение ряда лет вел наблюдения за динамикой плотности популяции уже упоминавшейся почково-побеговой сосновой моли и установил, что доля гусениц, зараженных наиболее эффективными паразитическими перепончатокрылыми, в зоне интенсивного загрязнения не ниже, а в некоторых случаях выше,

чем в контроле. При этом *Pristomenus orbitalis* Holmgr. (*Ichnumonidae*) заражает до 58% гусениц сосновой моли, *Apanteles lamerie* Nix. и *Macrocentrus buolianae* Eady. et Clark. (*Braconidae*) – до 10% и хальциды – до 32%. В работе М.В. Козлова и Э. Хаукиоя (Kozlov and Haukioja) [126] показано, что доля пораженных паразитами гусениц первичных беззубых молей не зависит от уровня загрязнения двуокисью серы и металлами. Вывод Р. Хельоваары и Р. Вайсанена (Heliovaara and Vainsanen) [111] о том, что паразитические насекомые не обязательно более чувствительны к загрязняющим веществам, чем их хозяева, безусловно верен, но, тем не менее, существуют экспериментальные работы, показывающие, что даже небольшие концентрации двуокиси серы приводят к снижению смертности у тлей от паразитических насекомых [142 цит. по 155].

Как уже отмечалось, в Братском районе популяция березовой пяденицы (*Biston betularius* L.) имеет устойчиво высокую плотность в зоне с максимальным уровнем загрязнения [55, 60]. В 1983 г. был проведен анализ факторов смертности гусениц, который показал, что при наибольшем уровне загрязнения, соответствующем зоне I, доля пораженных паразитами гусениц в 5–9 раз меньше, чем в других условиях. Наиболее эффективными паразитами березовой пяденицы являлись два вида рода *Apanteles*. В зонах загрязнения II–V этими видами было заражено от 77% до 95% общего количества погибших гусениц, но доля пораженных паразитами гусениц в этих зонах не зависела от уровня загрязнения. Эти данные были детально рассмотрены в нескольких публикациях [55, 56, 57, 60].

У осиновой проворной моли в том же Братском районе не наблюдалось никакой зависимости доли пораженных паразитами гусениц и куколок от уровня загрязнения или устойчивого снижения активности паразитов в зоне с максимальным уровнем загрязнения. Надо отметить, однако, что активность паразитов этого вида была невелика, и процент заражения варьировал от 0,8 до 8,7 за период наблюдений с 1989 по 1991 гг. включительно.

У тополевой листовертки, анализ факторов смертности которой проводился в Искитимском районе также с 1989 г. по 1991 г., процент зараженных гусениц и куколок изменялся от 5,4% до 65,0% и от 2,0% до 24%, соответственно. Количество энтомофагов здесь была значительно выше, но и в этом случае вариации зараженности гусениц не были связаны с уровнем загрязнения.

Несколько интересней представляется ситуация с минирующими микрочешуекрылыми. Результаты наблюдений за тополевой нижнесторонней молью-пестрянкой в Искитимском районе показали, что в зоне загрязнения II доля пораженных паразитами гусениц не превышает 9,2%, а в остальных случаях она достигает уровня в 15–19% (табл. 13).

В Сланцевском районе при том же уровне загрязнения (зона II) доля зараженных гусениц выше, чем в остальных вариантах, и достигает очень больших значений – 54,1%. В публикациях других авторов для этого вида доля зараженных паразитическими насекомыми гусениц не превышает 7,4% [4] или 18,9% [43].

У другого вида, близкородственной моли-пестрянки, в Искитимском районе не удалось выявить определенных зависимостей доли пораженных паразитами гусениц от уровня загрязнения, а в Сланцевском районе, по данным одного года, в зоне II она оказалась существенно выше, чем при более низком уровне загрязнения (табл. 14).

Из данных других авторов также известно, что паразитические насекомые могут заражать значительную часть гусениц минирующих чешуекрылых. Так, например, доля гусениц *Phyllonorycter* sp., погибших от паразитических энтомофагов, может достигать 41,5%, у *Tischeria dodonaea* Stainton, *Tischeriidae* – 38% [96], а у *Phyllonorycter salicifoliella* Cham. на осине только перепончатокрылыми поражается до 36% гусениц [135]. Таким образом, можно сказать, что паразитические энтомофаги могут выступать как существенный фактор смертности у минирующих и сворачивающих листья микрочешуекрылых, но вряд ли можно говорить о том, что паразитические перепончатокрылые более чувствительны к воздействию

Табл. 13

Смертность гусениц тополевой нижнесторонней моли-пестрянки в различных зонах загрязнения

Год	Зона загрязнения											
	II			III			IV			V		
	Всего, экз.	Погибло, %	Заражено, %	Всего, экз.	Погибло, %	Заражено, %	Всего, экз.	Погибло, %	Заражено, %	Всего, экз.	Погибло, %	Заражено, %
Искитимский район												
1987	44	34,1	4,5	233	42,1	12,4	184	34,2	9,2	136	50,0	12,5
1988	119	61,3	9,2	325	43,4	19,4	111	58,6	15,3	68	55,9	10,3
1989	216	74,1	1,4	295	57,3	14,0	57	61,4	3,5	109	49,5	19,3
1990	267	65,5	5,2	473	77,2	13,1	622	76,7	5,5	624	79,5	1,3
1991	116	70,7	16,0	145	79,3	6,2	120	70,0	5,8	44	75,0	1,1
1992	102	76,5	3,0	222	79,7	1,8	119	84,9	–	26	76,9	–
Сланцевский район												
1991	45	42,2	13,3	297	49,2	1,3	148	64,2	6,8	115	62,6	19,1
1992	74	70,3	54,1	270	59,3	15,6	95	62,1	50,5	55	70,9	–

Смертность гусениц близкородственной моли-пестрянки при различных уровнях загрязнения

Год	Зона загрязнения											
	II			III			IV			V		
	Всего, экз.	Погибло, %	Заражено, %	Всего, экз.	Погибло, %	Заражено, %	Всего, экз.	Погибло, %	Заражено, %	Всего, экз.	Погибло, %	Заражено, %
Искитимский район												
1987	–	–	–	72	88	20,8	–	–	–	165	59	15,2
1989	–	–	–	70	94	14,3	67	87	29,9	24	83	29,2
1990	–	–	–	78	77	28,2	–	–	–	32	84	28,1
Сланцевский район												
1991	35	77	51,4	49	82	36,7	21	71	33,3	15	60	20,0

загрязняющих веществ, чем их хозяева. Скорее всего, в случаях, когда фиксируется резкое снижение доли гусениц или куколок, зараженных энтомофагами, мы имеем дело с воздействием загрязняющих веществ, проявляющимся в изменении видового состава растительности, структуры фитоценозов в целом, что, в свою очередь, коренным образом влияет на условия существования паразитических насекомых. Такие неблагоприятные для энтомофагов изменения могут быть связаны и с воздействием других стрессовых факторов (рекреационные нагрузки, выпас скота, пожары, рубки и т.п.) и, следовательно, являются малоспецифическими.

В пользу этого предположения свидетельствует тот факт, что во всех точках, где наблюдалось обилие паразитов, был более разнообразный состав растительности. Так, например, в Сланцевском районе все пробные участки располагались на границе зоны леса. В Искитимском районе один участок, на котором велось наблюдение за тополевой нижнесторонней молью-пестрянкой, также находился в лесном массиве (данные по ней не рассматривались в вышеприведенных рассуждениях). Доля пораженных паразитами гусениц здесь достигала 41%.

Многие соли фтора весьма токсичны и широко используются в качестве антисептиков [22]. Есть основания считать, что соединения фтора могут обладать антисептическим действием и по отношению к гусеницам. Например, при анализе факторов смертности гусениц в популяции березовой пяденицы из Братского района было установлено, что с увеличением уровня загрязнения существенно снижается количество гусениц, погибших от бактериальных и вирусных заболеваний [55, 60].

В эксперименте с непарным шелкопрядом было показано уменьшение смертности гусениц от полиэдрических заболеваний при увеличении концентрации фтористого водорода в воздухе [54, 60].

Антисептические эффекты сернистых загрязняющих веществ по отношению к листовым насекомым показаны в двух известных мне работах.

В работе Бирга показано снижение восприимчивости гусениц сосновой пяденицы к бактериальной инфекции [6]. В интересной экспериментальной работе финских ученых показано снижение смертности личинок рыжего соснового пилильщика от ядерного полиэдроза при обработке смесями в виде суспензий,

имитирующих кислые дожди и содержащих вирусы [148, 149]. Количество сульфатных ионов, поступающих в течение развития личинок пилильщика в этом эксперименте, соответствует количеству сернокислых или сернистокислых ионных остатков, осаждавшихся на единицу поверхности в экспериментах с непарным шелкопрядом за весь период его обработки двуокисью серы в концентрации 1,4 мг/м³ [55, 60].

Хотя такие данные по микрочешуекрылым отсутствуют, можно предполагать, что с увеличением уровня загрязнения будет происходить снижение смертности гусениц от бактериальных и вирусных инфекций. Но при этом остается неясным, за счет чего – собственно антисептического воздействия загрязняющих веществ на возбудителей инфекции или повышения устойчивости гусениц к болезням. Последняя причина может быть обусловлена, например, благоприятными биохимическими изменениями в корме. Ответ на этот вопрос могут дать специальные эксперименты, связанные с обработкой насекомых, развивающихся на искусственных питательных средах, различными загрязняющими веществами. Прямое воздействие на возбудителей инфекции более вероятным кажется в отношении фтористого водорода. В пользу этого свидетельствует то, что соединения фтора являются классическими антисептиками, и в вышеупомянутом эксперименте было показано антисептическое воздействие фтористого водорода на гусениц непарника.

ОБСУЖДЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Изменения в структуре энтомокомплексов дендрофагов под воздействием загрязнения

Рассмотренные изменения видового состава энтомокомплексов, плотности популяций, морфометрических характеристик и смертности отдельных видов микрочешуекрылых на разных стадиях развития при различном уровне загрязнения выявили целый ряд особенностей динамики этих показателей в зонах повышенного загрязнения.

Уровень загрязнения, соответствующий зонам I, II, III, приводит к полной деградации хвойных пород и замещению их лиственными, полной перестройке лесных экосистем. При большем, чем в зоне I, уровне загрязнения (преобладают соединения фтора), происходит полная гибель древесной растительности, а больший, чем в зоне II, уровень сернистого загрязне-

ния не встречается в промзонах, где имеется древесная растительность. В связи с этим уровень загрязнения, соответствующий максимальным значениям зоны I, можно считать максимально возможным при рассмотрении связей между элементами энтомокомплексов и уровнем загрязнения.

В результате проведенных полевых исследований и экспериментов установлено, что в условиях высокого уровня загрязнения воздуха происходит формирование специфических комплексов листоядных микрочешуекрылых, т.е. энтомокомплексов, имеющих ряд особенностей, характерных именно для определенного уровня и состава загрязнения. При этом чем выше уровень загрязнения, тем больше таких особенностей и ярче они выражены, то есть выше уровень специфичности энтомокомплекса. Определенная специфика комплексов микрочешуекрылых, характерные изменения видового состава и плотности популяций (изменение видового разнообразия и, соответственно, энтропии, амплитуды и фазы колебаний плотности и т.п.) при одном и том же типе и уровне загрязнения сохраняются в весьма различных по природе районах. Это позволяет говорить о высокой стабильности специфических изменений и делать общие выводы.

Е. Фюхрером в 1985 г. [102] и (независимо) мной в докладе, сделанном на чтениях памяти Н.А. Холодковского в 1986 г. [60] была предложена уже упоминавшаяся выше классификация типов динамики плотности популяций насекомых-дендрофагов по отношению к уровню загрязнения. М.В. Козлов и Е.Л. Зверева совершенно справедливо отмечали, что, в принципе, все четыре типа динамики плотности популяций (адаптивный, субадаптивный, неадаптивный и индифферентный) можно интерпретировать колоколообразной кривой [33]. Еще раньше то же отмечала и И.А. Богачева, объясняя наличие разных вариантов динамики плотности популяций некорректностью исследователей [7]. Но существующие естественные ограничения изменения условий (полное исчезновение кормовой базы насекомых-дендрофагов из-за гибели древесных растений) делают существенным рассмотрение именно частных случаев общей модели, предложенной М.В. Козловым и Е.Л. Зверевой. Однако рассматривать абсолютные значения плотности популяции нельзя, так как изменение этой характеристики в течение одного года совсем не обязательно соответствует реальной зависимости плотности популяции от уровня загрязне-

ния. Как уже отмечалось, динамика плотности популяции в зонах с разными уровнями загрязнения может быть разной. В этом случае можно говорить о субпопуляциях. Соответственно, понимание того, как действительно связаны уровень загрязнения и плотность популяции конкретного вида в конкретном районе, требует рассмотрения процесса во времени. В качестве ответной реакции на воздействие загрязнения правильнее рассматривать динамику плотности популяций не в абсолютном, а в относительном выражении, а именно отношение значений какой-либо характеристики плотности популяции при различных уровнях загрязнения к значению в контрольном варианте или варианте с наименьшим уровнем загрязнения: d_i/d_{\min} (здесь d_i – плотность популяции при данном уровне загрязнения; d_{\min} – плотность популяции при минимальном уровне загрязнения). В этом случае необходимо учитывать сдвиг фаз изменения плотности популяции, используя значения плотности для одинаковых фаз ее изменения в разных зонах загрязнения. Так, например, при расчете относительных значений плотности для популяции тополевой листовертки в Искитимском районе (табл. 15) для зоны II в числителе необходимо использовать значения плотности популяции, зафиксированные в зоне II на год раньше, чем в контрольной зоне (зона V), а для остальных зон – полученные в один и тот же год. Использование рассчитанного таким образом показателя относительного изменения плотности популяций вполне корректно и приводит к зависимостям, принципиально аналогичным тем, которые были показаны ранее [31, 60, 102].

Предложенный метод анализа зависимости плотностей популяций от уровня загрязнения позволяет выявить реальный вид этих зависимостей для каждого конкретного вида, а также прогнозировать дальнейшие изменения динамики плотности популяций листоядных насекомых.

В целом, обсуждая изменения в структуре энтомокомплексов дендрофагов под действием загрязнения, можно утверждать, что действие промышленного загрязнения воздуха приводит к специфическим изменениям видового состава доминирующей по плотности группы в энтомокомплексах микрочешуекрылых. Чем выше уровень загрязнения, тем в большей степени такие комплексы отличаются от аналогичных в незагрязненных экосистемах по составу доминирующих видов.

Табл. 15

Динамика условной экологической плотности тополевой листовертки в Искитимском районе, % поврежденных листьев

Год	Зона загрязнения			
	II	III	IV	V
1986	1,05	0,50	1	0,3
1987	5,14	0,80	0,3	0,3
1988	21,00	6,00	1	0,1
1989	85,20	9,5	2,5	0,6
1990	52,00	10	4	1
1991	20,00	32	33	11
1992	8,00	26	28,5	13

Даже очень близкие во всех отношениях виды могут реагировать на действие загрязнения противоположным образом, замещая друг друга в энтомокомплексах по мере изменения уровня загрязнения, и расходясь таким образом по разным экологическим нишам.

Одинаковые типы и уровни загрязнения приводят к формированию сходных комплексов микрочешуекрылых даже в сильно отличающихся по климатическим условиям районах.

Причинно-следственные связи, обуславливающие ответные реакции насекомых-дендрофагов на воздействие загрязнения

Возможны различные пути анализа причинно-следственных связей, объясняющих эти зависимости.

Во-первых, можно исходить из того, что воздействие аэрополлютантов, в особенности сернистых и фтористых соединений, приводит к существенным изменениям в структуре фитоценоза [16, 27, 28]. Под действием загрязняющих веществ увеличивается изреженность и уменьшается сомкнутость крон, изменяется плотность покрытия почвы травянистыми и другими растениями, меняется видовой состав растительности и т.п., что соответственно приводит и к изменению микроклиматических и почвенно-грунтовых условий, влияющих на насекомых.

Во-вторых, загрязняющие вещества и их производные действуют на насекомых через воздух, пищу, воду (отравляющие эффекты), изменяют химический состав пищи и резистентность растений. Кроме того, все прочие биогенные элементы подвержены влиянию упомянутых изменений и в свою очередь влияют (или могут влиять) на насекомых несколько иначе, чем в экосистемах с фоновым уровнем загрязнения.

Существует ряд моделей и схем, тем или иным способом интерпретирующих эти взаимосвязи в экосистеме, находящейся под воздействием промышленного загрязнения воздуха. К сожалению, эти модели не учитывают уровня специфичности воздействия факторов, связанных с загрязнением [144, 168, 150, 102, 112].

Для поставленной в данной работе задачи наиболее важны именно те факторы, действие которых специфично и обязательно меняется в связи с изменением уровня загрязнения. К таким факторам относится отравляющее действие аэрополлютантов, проявляющееся на организменном и популяционно-видовом уровнях, изменение химического состава листьев (без учета накопления загрязняющих веществ), соответственно и их пищевой ценности и (или) резистентности растений. Изменения в энтомокомплексах паразитов, хищников и энтомопатогенных организмов также могут оказаться весьма специфичными. Изменения микроклиматических условий вряд ли могут иметь особенности, не встречающиеся при действии других стрессовых факторов, таких как, например, пожары или изменение режима увлажнения после рубок с использованием различных технологий [13, 44, 45, 75]. Влияние же остальных факторов выражено значительно слабее [88], поэтому, в соответствии с поставленной задачей, рассматривались ответные реакции насекомых, в особенности листовых микрочешуекрылых, прежде всего на отравляющее действие загрязняющих веществ, а затем на действие аэрополлютантов, опосредованное растениями, паразитами и хищниками.

Отравляющему действию фтористых и сернистых загрязняющих веществ в природе практически нет аналогий (соответствующие инсектициды применяются крайне редко, а в лесных экосистемах – никогда; вулканическая деятельность – крайне редкое явление). В связи с этим прямое действие загрязняющих веществ можно рассматривать как сугубо специфический фактор. Его отчетливо выраженное негативное действие на микрочешуекрылых подтверждено экспериментально для весьма высоких уровней загрязнения, соответствующих зонам I, II и III. В зоне IV оно выражено слабо. Зона III оказывается пограничной, особенно для сернистого загрязнения. При таком или меньшем уровне загрязнения двуокись серы и ее производные не оказывают существенного воздействия на микрочешуекрылых.

Наибольшей специфичностью обладает действие фтористого загрязнения в зонах сильного и среднего фтористого и сильного сернистого загрязнения.

Микрочешуекрылые, гусеницы которых сворачивают, сцепляют или минируют листья, имеют относительную защиту от сернистых загрязняющих веществ. Скрытый образ жизни, выраженный в той или иной степени у всех рассмотренных в этой работе видов, и способность выведения значительного количества фтора, в данной работе показанная для осинового проворной моли экспериментально, могут выступать в качестве преадаптации к воздействию промышленного загрязнения или, точнее, аптаций [105].

Ответными реакциями на отравляющее воздействие загрязняющих веществ листовых микрочешуекрылых может являться возникновение адаптаций на организменном и популяционном уровне. Возникновение таких адаптаций также показано экспериментально. В опытах с осинового проворной молью показано увеличение устойчивости гусениц к соединениям фтора, действующим через пищу, на популяционном уровне. Возникновение адаптаций такого рода связано с тем, что фтористое загрязнение является достаточно эффективным элиминирующим фактором, так как фтор обладает способностью накапливаться в биогенных средах, а его соединения весьма токсичны. Приуроченность микрочешуекрылых к локальным местообитаниям делает возникновение адаптаций к отравляющему воздействию фтористого водорода весьма возможным и облегчает их выявление. У микрочешуекрылых формирование таких адаптаций менее вероятно и выявить их сложнее. Этого не удалось сделать, например, в эксперименте с березовой пяденицей, хотя плотность популяции этого вида при наибольшем уровне фтористого загрязнения максимальна и постоянно сохраняется на высоком уровне [55].

К онтогенетическим адаптациям или, если употребить более корректный термин, к аккомодациям [86] можно отнести снижение чувствительности гусениц к сернистому ангидриду в старших возрастах и усиление экскреции фтора в процессе развития гусениц, также показанные экспериментально в данной работе.

Аптации, аккомодации и адаптации к отравляющему воздействию загрязняющих веществ сдвигают баланс негативных и позитивных воздействий на популяции листовых микрочешуекрылых в благоприятную для них сторону. Такие насекомые лучше переносят непосредственное действие загрязняющих веществ, и в связи с этим эта группа насекомых-ден-

дрофагов имеет наибольшие перспективы в плане увеличения численности отдельных видов в условиях интенсивного загрязнения воздуха.

Биохимические изменения, происходящие в растениях под действием фтористого и сернистого загрязнения (без учета накопления аэрополлютантов), в общем балансе в большинстве случаев благоприятны для насекомых-филлофагов и способствуют увеличению плотности популяций листоядных микрочешуекрылых. Исключение, по-видимому, составляет зона загрязнения I (максимальный уровень загрязнения) и, в некоторых случаях, зона загрязнения II. Обеднение белкового состава листьев и их ксерофитизация оказываются настолько неблагоприятными для микрочешуекрылых факторами, что перевешивают снижение защитных функций растений.

В целом все известные биохимические или морфологические изменения, происходящие в листьях под действием загрязняющих веществ, исключая накопление токсичных техногенных загрязняющих веществ, могут возникать и при воздействии других стрессовых факторов и, следовательно, являются малоспецифическими. Сумма биохимических и морфологических изменений, происходящих в листьях под действием загрязнения, оказывается неблагоприятной для существования популяций микрочешуекрылых только в зонах I и II. При меньших уровнях загрязнения, на периферии зоны II и в зонах III, IV, эти изменения малоспецифичны и в общем балансе способствуют увеличению плотности популяции.

Изменения структуры комплекса паразитических насекомых в связи с увеличением уровня загрязнения в ряде случаев оказываются положительным для микрочешуекрылых. Изменение плотности популяций паразитических и хищных насекомых и вирулентности бактерий и вирусов может быть связано с действием загрязняющих веществ непосредственно только при максимальном уровне загрязнения, в зонах загрязнения I и, возможно, II. Численность паразитов и вирулентность бактерий и вирусов в этих условиях снижается. При этом снижение численности энтомофагов в большей степени связано с неблагоприятными изменениями, происходящими в экосистемах как под действием загрязнения, так и по другим причинам, а не с непосредственным влиянием самих аэрополлютантов на паразитических насекомых. В остальных случаях уменьшение доли больных или пораженных паразитами особей в популяциях связано с повышением устойчивости самих гусениц и/или со снижением численности паразитических насекомых в связи с обеднением состава фитоценозов.

К благоприятным для листоядных насекомых факторам, связанным с действием загрязняющих веществ, можно отнести весьма вероятное антисептическое воздействие загрязняющих веществ и/или повышение устойчивости популяций к бактериальной и вирусной инфекции за счет комплекса биохимических изменений в листьях. При этом следует заметить, что экспериментальные или полевые наблюдения, подтверждающие наличие таких эффектов, отсутствуют для микрочешуекрылых.

Заключение

Перечисленные в предыдущем разделе факторы, определяющие ответные реакции на популяционно-видовом уровне на воздействие интенсивного про-

мышленного загрязнения воздуха, обладают разным уровнем специфичности, вполне поддающимся количественной интерпретации. К таковым относятся нижеследующие:

- 1) отравляющее воздействие загрязняющих веществ;
- 2) биохимические и морфологические изменения растений;
- 3) изменения численности паразитов и вирулентности бактерий и вирусов под действием загрязняющих веществ в больших концентрациях;
- 4) аккомодации, аптации и адаптации популяций к непосредственному воздействию загрязняющих веществ.

Опираясь на полученные данные и их анализ, изложенный в данной работе, и представив роль перечисленных специфических факторов в изменении плотности популяций микрочешуекрылых в виде принципиальной схемы, можно разработать параметрическую модель воздействия данных факторов на динамику плотности популяций. При этом в данной модели целесообразно использовать относительный показатель плотности d_i/d_{\min} , не зависящий от общей динамики плотности всей популяции и учитывающий смещение фазы колебаний.

Построение такой модели является следующей задачей исследования. Однако следует заранее оговориться, что такая модель не будет претендовать на полное освещение всех возможных ответных реакций на основных уровнях организации живого. Кроме того, изменение плотности популяций или субпопуляций не является исчерпывающей ответной реакцией на микропопуляционном или популяционно-видовом уровне. Однако, как с точки зрения перспектив микро- и макроэволюции [15], так и с точки зрения практики, динамика плотности популяции является ведущей характеристикой, в наибольшей степени определяющей многие процессы, в том числе особенности структуры и динамики комплексов листоядных микрочешуекрылых в зонах промышленного загрязнения. Одним из таких процессов является возникновение адаптаций к загрязнению. Экспериментально установленное возникновение адаптаций к действию фтористого загрязнения позволяет допускать, что промышленное загрязнение воздуха при достаточно длительном воздействии может выступать как фактор эволюции.

Наличие адаптаций в популяциях рассмотренных видов микрочешуекрылых, существенные отличия в динамике плотности популяций при разных уровнях загрязнения и небольшой радиус миграции делают возможным рассмотрение групп особей, существующих при разных, наиболее отличающихся друг от друга уровнях загрязнения (в зонах I и II, III и IV и в зоне V), в качестве суб- или микропопуляций. Это позволяет предполагать, что особенности микропопуляций в дальнейшем сохраняются и могут служить основой для их дальнейшего преобразования.

Все вышесказанное позволяет заметить, что в условиях воздействия интенсивного промышленного загрязнения мы имеем дело с совершенно особым процессом, приводящим к формированию специфических энтомокомплексов, устойчивых к новым условиям и представляющих серьезную опасность для формирующихся листовых древостоев как в настоящее время, так и в перспективе.

Литература

1. Алексеев В.А. (ред.). Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. – Л. : Наука, 1990. – 198 с.
2. Баккал И.Ю., Лязгунова И.В., Тихменева И.Б. Состояние ассимиляционного аппарата кустарничков // Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова / под ред. Б.Н. Норина, В.Т. Ярмишко. – Л. : Наука, 1990. – С. 55–64.
3. Баранчиков Ю.Н. Трофическая специализация чешуекрылых. – Красноярск : ИЛиД СО АН СССР, 1987. – 172 с.
4. Белова Н.К. Чешуекрылые насекомые-вредители декоративных посадок г. Москвы и ее окрестностей // Научные труды МЛТИ. – М., 1981. – Вып. 120. – С.132–137.
5. Белова Н.К., Воронцов А.И. Тополевая моль // Защита растений. – 1987. – № 7. – С. 32–35.
6. Бирг В.С. Особенности развития гусениц сосновой пяденицы в условиях воздействия промышленных выбросов // Ред. ж. «Изв. АН БССР Сер. биол. н.». – Минск, 1988. – 11 с. – Рукопись деп. в ВИНТИ 18.07.1988; 5747-D88.
7. Богачева И.А. Численность насекомых-дендрофагов как показатель состояния древостоев в условиях промышленного загрязнения // Система мониторинга в защите леса: Тез. докл. Всесоюз. совещ. – Красноярск, 1985. – С.153–155.
8. Богачева И.А. Взаимоотношение насекомых-фитофагов и растений в экосистемах Субарктики. – Свердловск, 1990. – 137 с.
9. Бутковский Р.О. Фторсодержащие соединения и энтомофауна // Агрохимия. – 1991. – № 6. – С.143–151.
10. Валента В.Т. Ксилофаги – биоиндикаторы жизненного состояния сосны и ели // Проблемы лесопатологического мониторинга в таежных лесах Европейской части СССР: Тез. докл. всесоюз. конф. – Петрозаводск, 1991. – С. 13–14.
11. Воскресенская А.К., Доднов Б.А., Сазонов П.П., Скрябина Е.А. Изучение действия кишечных инсектицидов // Краткий отчет о н.и. работе ВИЗР за 1934 г. – Л. : ВИЗР, 1935. – С. 25–30.
12. Гирс Г.И. Физиология ослабленного дерева. – Новосибирск : Наука, 1982. – 256 с.
13. Голутвин Г.И., Селиховкин А.В. Экологические группировки насекомых на концентрированных вырубках Восточной Сибири // Экология и защита леса. – Л. : ЛТА, 1983. – С. 28–34.
14. Голутвин Г.И., Селиховкин А.В., Поповичев Б.Г. Воздействие атмосферных промышленных выбросов на некоторых хвое- и листогрызущих насекомых // Экология и защита леса. – Л. : ЛТА, 1981. – С. 34–39.
15. Грант В. Эволюционный процесс: Пер. с англ. – М. : Мир. – 1991. – 488 с.
16. Гудериан Р. Загрязнение воздушной среды: Пер. с англ. – М. : Мир, 1979. – 200 с.
17. Гусев В.И. и др. Определитель поврежденный лесных и декоративных деревьев и кустарников европейской части СССР. – М. ; Л. : Лесная промышленность, 1983. – 2-е изд. – 580 с.
18. Денисова Н.В., Селиховкин А.В. Состояние популяций и морфометрические характеристики имаго *Lithocolletis populifoliella* Tr. и *L. apparella* H.-S. при загрязнении воздуха // Успехи энтомологии в СССР: Материалы X съезда Всесоюз. энтомол. общества, 11–15 сентября 1989 г. – Л., 1990. – С. 151–152.
19. Доднов Б.А. О сравнительной устойчивости некоторых видов насекомых к мышьяковистым и фтористым инсектицидам // Итоги н.-и. работы ВИЗР за 1935 г. – Л. : ВИЗР, 1936. – С. 386–388.
20. Доднов Б.А. Исследования механизма действия кишечных инсектицидов и устойчивости насекомых к яду // Итоги н.-и. работы ВИЗР за 1935–1936 г. – Л. : ВИЗР, 1937. – С. 378–380.
21. Ермолаев И.В., Зорин Д.А. Особенности распределения липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, *Lepidoptera*, *Gracillariidae*) в естественных насаждениях // Зоологический журнал. – 2011. – № 10. – Т. 90. – С. 1193–1196.
22. Зарудная Г.И., Селиховкин А.В. Защита древесины от грибов и насекомых // Учебное пособие. – Л. : ЛТА, 1989. – 74 с.
23. Зиновьев Л.А., Захарченко И.С. Полусинтетическая среда для непарного шелкопряда // Научные труды МЛТИ. – М. : МЛТИ, 1974. – Вып. 65. – С. 167–170.
24. Зорин Д.А. Экологические последствия инвазии липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* Kumata (*Lepidoptera*, *Gracillariidae*) в Удмуртии // Автореф... канд. биол. наук. 03.02.08. – Пермь : Удмуртский гос. ун-т, 2012. – 19 с.
25. Илькун Г.М. Загрязнение атмосферы и растения. – Киев : Наукова думка, 1978. – 250 с.
26. Калашикова Л.М. Влияние загрязнения воздуха на растительность // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем Черноморского побережья. – Сб. материалов н.- практ. конф. – Красноярск : Куйбышевский гос. ун-т, 1991. – Ч. 2. – С. 286–287.
27. Катаев О.А., Голутвин Г.И., Селиховкин А.В. Загрязнение растений атмосферными поллютантами и развитие насекомых // Проблемы фитогигиены и охрана окружающей среды. – Л. : Наука, 1981. – С. 173–176.
28. Катаев О.А., Голутвин Г.И., Селиховкин А.В. Изменения в сообществах членистоногих лесных биоценозов при загрязнении атмосферы // Энтомол. обозрение. – 1983. – Т. XII. – С. 33–41.
29. Катаев О.А., Селиховкин А.В., Поповичев Б.Г. Состояние древостоев и формирование дендрофильных энтомокомплексов в древостоях, подверженных техногенному воздействию // Охрана лесных экосистем и рациональное ис-

пользование лесных ресурсов: Тез. докл. Всесоюз. н.-т. конф. – М. : МЛТИ, 1987. – С. 27.

30. Катаев О.А., Осетров А.В., Поповичев Б.Г., Селиховкин А.В. Динамика плотности популяций короедов (Coleoptera, Scolytidae) в древостоях, ослабленных природными и антропогенными факторами // Чтения памяти Николая Александровича Холодковского. – СПб : Русское энтомологическое общество, 2001. – Вып. 54. – 82 с.

31. Козлов М.В. Ответные реакции популяций насекомых на антропогенные воздействия. – Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1987. – 60 с.

32. Козлов М.В. Влияние антропогенных факторов на популяции наземных насекомых // Итоги науки и техники: Сер. Энтомология. – М., 1990. – Т. 13. – 192 с.

33. Козлов М.В., Зверева Е.Л. Методические рекомендации по использованию отдельных групп чешуекрылых и двукрылых для биоиндикации уровня загрязнения воздуха соединениями серы и фтора. – Л.: ВНИИЗР, 1991. – 16 с.

34. Козлов М.В., Коричева Ю.Г. Распределение мин дендрофильных чешуекрылых семейств Nepticulidae, Tischeriidae и Gracillariidae (Lepidoptera) по кормовым растениям // Вестник ЛГУ. – 1989. – Серия 3. – Вып. 1. – № 3. – С. 8–19.

35. Козлов М.В., Коричева Ю.Г. Сравнительный анализ распределения мин совместно обитающих чешуекрылых (Lepidoptera: Nepticulidae, Gracillariidae, Coleophoridae, Tischeriidae) по листьям кормовых растений // Вестник ЛГУ. – 1990. – Серия 3. – Вып. 2. – № 10. – С. 11–18.

36. Линдеман Г.В. Взаимоотношения насекомых ксилофагов и листовенных деревьев в засушливых условиях. – М. : Наука, 1993. – 207 с.

37. Литвинова А.Н., Бирг В.С. Изменение соотношения массы и длины тела у гусениц сосновой пяденицы под действием атмосферных выбросов нефтеперерабатывающего завода // Вести АН БССР: Сер. биол. н. – 1987. – № 3. – С. 111–113.

38. Мальхотра С.С., Хан А.А. Биохимическое и физиологическое действие приоритетных загрязняющих веществ // Загрязнение воздуха и жизнь растений: Пер. с англ. / под ред. М. Трешоу. – Л. : Гидрометеиздат, 1988. – С. 144–189.

39. Михайлова Т.А., Анисимова О.А. Действие фтора на усачей рода Monochamus // Хвойные деревья и насекомые-дендрофаги. – Иркутск, 1978. – С. 126–127.

40. Николаев Н.С., Суворова С.Н., Гурович Е.И. и др. Аналитическая химия фтора. – М. : Наука, 1970. – 196 с.

41. Писарева С.Д. Особенности очагов побеговьюна-смолевщика в сосновых молодняках Челябинской области, подверженных техногенному воздействию // Деп. в ЦБНТИлесхоз 30.06.1988 г. – № 648-лх Деп. – М., 1987. – 4 с.

42. Писарева С.Д. Распространение галлообразователей и минеров березы и ивы в районе техногенного загрязнения // Тез. докл.: Проблемы лесоведения и лесной экологии. – М., 1990. – Ч. 2. – С. 601–603.

43. Полежаев В. Борьба за существование у тополевой моли (*Lithocolletis populifoliella* Tr.) // Зоологический журнал. – 1934. – Т. XIII. – Вып. 3. – С. 67–75.

44. Поповичев Б.Г., Селиховкин А.В. Сохранение подроста на концентрированных вырубках сосновых лесов в среднем Приангарье // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. – Л. : ЛТА, 1985. – С. 90–95.

45. Поповичев Б.Г., Селиховкин А.В. Естественное возобновление концентрированных вырубков // Научно-исследовательские работы за 1981–1985 г. – М. : Лесная промышленность, 1986. – С. 192–198.

46. Радкевич В.А. Экология листогрызущих насекомых. – Минск : Наука и техника, 1980. – 240 с.

47. Рожков А.С. Дерево и насекомое. – Новосибирск : Наука, 1981. – 184 с.

48. Рябинин Н.А., Ганин Г.Н., Паньков А.Н. Об устойчивости почвенной биоты к загрязнению сернистым ангидридом // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. – М., 1987. – С. 279–284.

49. Садыков О.Ф., Любашевский Н.М., Богачева И.А., Троценко Г.В. и др. Некоторые экологические последствия техногенных выбросов фтора // Проблемы антропогенного воздействия на окружающую среду. – М., 1985. – С. 43–53.

50. Сараджишвили К.Г. Влияние загрязнения атмосферного воздуха выбросами асфальтобетонных установок на патологию сосновых культур и их энтомофауну // Доклады на 39-м ежегодном чтении памяти Н.А. Холодковского, 4 апреля 1986 г. – Л. : Наука, 1988. – С. 62–76.

51. Селиховкин А.В. Влияние сернистого ангидрида на развитие непарного шелкопряда // Экология и защита леса. – Л. : ЛТА, 1980. – С. 114–116.

52. Селиховкин А.В. Воздействие некоторых атмосферных поллютантов на развитие непарного и соснового шелкопряда // Экология и защита леса. – Л. : ЛТА, 1981а. – С. 65–68.

53. Селиховкин А.В. Влияние сернистого ангидрида на развитие непарного шелкопряда // Новейшие достижения лесной энтомологии: Материалы VIII съезда ВЭО, Вильнюс, 9–13 октября 1979 г. – Вильнюс, 1981б. – С. 146–151.

54. Селиховкин А.В. Воздействие фтористого водорода на развитие непарного шелкопряда // Экология и защита леса. – Л. : ЛТА, 1982. – С. 83–86.

55. Селиховкин А.В. Факторы, регулирующие плотность популяций чешуекрылых в зоне промышленного загрязнения // Экология и защита леса. – Л. : ЛТА, 1985а. – С. 123–127.

56. Селиховкин А.В. Оценка адаптивных реакций насекомых-филлофагов в зонах промышленного загрязнения воздушной среды // Система мониторинга в защите леса: Тез. докл. Всесоюз. совещ. – Красноярск, 1985б. – С. 162–164.

57. Селиховкин А.В. Влияние промышленного загрязнения воздуха на хвое- и листогрызущих насекомых // Автореф. дис... канд. биол. наук. – Л.: ЛГУ, 1985. – 19 с.

58. Селиховкин А.В. Трубоверты и промышленное загрязнение // Продуктивность таежных биоценозов: Тез. докл. краевой науч. конф. – Красноярск, 1986. – С. 145.
59. Селиховкин А.В. Формирование специфических энтомокомплексов филлофагов в условиях интенсивного промышленного загрязнения // Экология и защита леса. – Л. : ЛТА, 1987. – С. 5–10.
60. Селиховкин А.В. Влияние промышленного загрязнения воздуха на насекомых-филлофагов // Чтения памяти Н.А. Холодковского, 4 апреля 1986 г. – Л. : Наука, 1988. – С. 3–42.
61. Селиховкин А.В. Влияние диоксида серы на развитие тлей // Экология и защита леса. – Л. : ЛТА, 1990. – С. 80–83.
62. Селиховкин А.В. Адаптации микропопуляций чешуекрылых к аэрополлютантам // Энтومол. обозрение. – 1992а. – Т. XXI. – Вып. 2. – С. 22–27.
63. Селиховкин А.В. Воздействие аэрополлютантов на некоторые виды листоверток // Лесное хозяйство. – 1992б. – № 10. – С. 16–17.
64. Селиховкин А.В. Лесозентомологический мониторинг в зонах интенсивного промышленного загрязнения // Изв. высш. учебных заведений. Лесной журнал. – 1992в. – № 2. – С. 16–20.
65. Селиховкин А.В. Симпозиум «Промышленное загрязнение и ответные реакции лесных биоценозов» // Энтومол. обозрение. – 1992. – Т. XXI. – С. 498–499.
66. Селиховкин А.В. Количественная оценка степени воздействия насекомых-дендрофагов на состояние древостоев // Лесное хозяйство. – 1993а. – № 1. – С. 47–49.
67. Селиховкин А.В. Динамика накопления фтора насекомыми-филлофагами в условиях эксперимента // Лесоведение. – 1993б. – № 6. – С. 51–56.
68. Селиховкин А.В. Преобразование комплексов микрочешуекрылых под влиянием загрязнения воздуха // Автореф. дис... докт. биол. наук. – СПб. : ЗИН, 1994. – 29 с.
69. Селиховкин А.В. Динамика плотности популяций минирующих микрочешуекрылых в зонах промышленного загрязнения воздуха // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 1996. – Вып. 4 (162). – С. 26–38.
70. Селиховкин А.В. Отравляющее воздействие промышленных загрязнителей воздуха на дендрофильных микрочешуекрылых на организменном уровне // Лесной журнал. – 1997а. – № 5. – С. 89–93.
71. Селиховкин А.В. Изменение состояния растений под влиянием промышленного загрязнения воздуха на дендрофильных микрочешуекрылых на организменном уровне // Лесной журнал. – 1997б. – № 5. – С. 94–102.
72. Селиховкин А.В. Количественная оценка воздействия насекомых-дендрофагов на состояние древостоев // Известия СПбГЛТА. – 2009. – Вып. 187. – С. 285–296.
73. Селиховкин А.В. Особенности популяционной динамики тополевой нижнесторонней моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* Tr. (Gracillariidae) // Известия СПбГЛТА. – 2010. – Вып. 192. – С. 220–235.
74. Селиховкин А. В. Динамика видовой разнообразия комплексов микрочешуекрылых в зонах промышленного загрязнения // Известия СПбГЛТА. – 2011. – Вып. 196. – С. 263–273.
75. Селиховкин А.В., Поповичев Б.Г. Лесное хозяйство и промышленное загрязнение // Научно-исследовательские работы за 1981–1985 г. – М. : Лесная Промышленность, 1986. – С. 198–203.
76. Селиховкин А.В., Тимофеева Ю.А. Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) в Санкт-Петербурге. – Красноярск, 2012, в печати.
77. Слепян Э.И. Химические средства в сельском, лесном и рыбном хозяйстве и лесном строительстве и проблема нарушения и восстановления экологических систем // Охрана природы и применение химических средств в сельском и лесном хозяйстве. – Л. : Наука, 1981. – С. 5–34.
78. Слепян Э.И. Система патогенных факторов, факторов риска и патотропных ситуаций в аспекте естественно-научной картины мира // Биологическая индикация в антропоэкологии: Материалы II всесоюзного совещания по космической антропоэкологии, Ленинград, 2–6 июня 1984 г. – Л., 1984. – С. 6–62.
79. Сойкелли С., Каренлампи Л. Клеточные и ультраструктурные эффекты // Загрязнение воздуха и жизнь растений: Пер. с англ./ под ред. М. Трешоу. – Л. : Гидрометеиздат, 1988. – С. 190–205.
80. Трешоу М. (ред.). Загрязнение воздуха и жизнь растений: Пер. с англ. – Л. : Гидрометеиздат, 1988. – 536 с.
81. Тыщенко В.П. Основы физиологии насекомых. – Л. : ЛГУ, 1974. – Т. 1. – 362 с.
82. Тягунова Г.Я., Исаков Ю.Н., Белякова Е.Ю., Грабор Г.А. Механизмы энтоморезистентности сосны обыкновенной // Устойчивость лесов к воздействию насекомых. – Красноярск : ИЛИД СО АН СССР, 1991. – С. 68–69.
83. Филатова Л.Д. Пространственное изменение структуры стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) в зоне техногенной эмиссии // Проблемы почвенной зоологии: Материалы докладов VIII Всесоюз. совещ. – Ашхабад, 1984. – Т. 2. – С. 137.
84. Хальбваш Г. Реакция организмов высших растений на загрязнение атмосферы двуокисью серы и фторидами // Загрязнение воздуха и жизнь растений: Пер. с англ. / под ред. М. Трешоу. – Л. : Гидрометеиздат, 1988. – С. 206–246.
85. Шапиро И.Д. Иммуитет полевых культур к насекомым и клещам. – Л., 1985. – 322 с.
86. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. – М. : Высшая школа, 1989. – 336 с.
87. Яновский В.М., Бутанаев В.Я. Лесная энтомофауна в зоне загрязнения ГРЭС и КАТЭКа // Современное состояние биоценозов зоны КАТЭКа. – М. : Гидрометеиздат, 1990. – С. 117–133.
88. Яхонтов В.В. Экология насекомых. – М. : Высшая школа, 1969. – 488 с.

89. Akov S. Qualitative and quantitative study of the nutritional requirements of *Aedes aegypti* L. // *J. Insect Physiol.* – 1962. – Vol. 8. – P. 319–335.
90. Augustine M.G. et al. Host-plant selection by the Mexican bean beetle, *Epilachna varivestris* // *Ann. Entomol.* – 1964. – Vol. 57. – (цит. по Riemer & Whittaker, 1989).
91. Bromenshenk J.J., Gordon C.C. Terrestrial insects sense air pollutants // 4 Joint Conf. Sens. Environ. Pollutants, New Orleans, La, 1977. – Washington, 1978. – P. 66–70.
92. Bust A. Fluoride accumulation in invertebrates near an aluminium reduction plant in Wales // *Environ. Pollut.* – 1986. – A 41. – № 3. – P. 199–217.
93. Charles P.-G., Villemant C. Modification des niveaux de population d'Insectes dans les jeunes plantations de pins sylvesters de la foret de Roumare (Seine-Maritime) soumises a la pollution atmospherique // *C. R. Acad. Agricult. France.* – 1977. – Vol. 63. – № 8. – P. 502–510.
94. Chippendale G.M., Beck S.D., Strong S.D. Methyl linolenate as essential nutrient for the cabbage looper, *Trichoplusia ni* // *Nature.* – 1964. – Vol. 204. – P. 710–711.
95. Chlodny J., Stif-Bartkiewicz B. Oddziaływanie skazien przemyslowych na zagęszczenie populacji owadów zasiedlających młodniki brzozy brodawkowatej (*Betula verrucosa* Tnrh.) // *Sylvan.* – 1982. – Vol. 126. – № 4. – S. 31–39.
96. Connor E.F. The causes of overwintering mortality of *Phyllonorycter* on *Quercus robur* // *Ecol. Entomol.* – Vol. 9. – 1984. – P. 23–28.
97. Dadd R.H. The nutritional requirements of locusts // *J. Insect Physiol.* – 1960. – Vol. 4. – P. 319–347.
98. Dadd R.H. The nutritional requirements of locusts // *J. Insect Physiol.* – 1961. – Vol. 6. – P. 126–145.
99. Dadd R.H. Insect nutrition: current developments and metabolic implications // *Ann. Rev. Entomol.* – 1973. – Vol. 18. – P. 281–290. – (цит. по Riemer & Whittaker, 1989).
100. Dewey J.E. Accumulation of fluorides by insects near an emission source in western Montana // *Environ. Entomol.* – 1973. – № 2. – P. 179–180.
101. Fraenkel G., Blewett M. Linoleic acid and arachidonic acid in the metabolism of the insects, *Ephestia kuhniella* (Lepidoptera) and *Tenebrio molitor* (Coleoptera) // *Biochem. J.* – 1947. – Vol. 41. – P. 475–478.
102. Führer E. Air pollution and the incidence of forest insect. // *J. Appl. Entomol.* – 1985. – Vol. 99. – № 4. – P. 371–377.
103. Ginevan M.E., Lane D.D. Effect of sulphur dioxide in the on the fruit fly *Drosophyla melanogaster* // *Environ. Sci. Technol.* – 1978. – № 12. – (цит. по Riemer & Whittaker, 1989).
104. Ginevan M.E., Lane D.D., Greenberg L. Ambient air concentrations of sulphur dioxide affects flight activity in bees // *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* – 1980. – Vol. 77. – № 10. – P. 5631–5633.
105. Gould S.J., Vrba E.S. Exaptation – a missing term in the science of form // *Paleobiol.* – 1985. – Vol. 8. – P. 4–15.
106. Haglund B.M. Proline and valine: cues which stimulate grasshopper herbivory during drought stress // *Nature.* – 1980. – Vol. 288. – P. 697–698.
107. Haukioja T. Inducible defences of white birch to geometrid defoliator, *Epiritta autumnata* // *Proc. 5th Int. Symp.: Insect-Plant Relationships.* – Wageningen : Pudoc, 1982. – P. 199–203.
108. Haukioja E. Cyclic fluctuations in density: interactions between a defoliator and insect host tree // *Acta Ecologica.* – 1991. – Vol. 12. – № 1. – P. 77–78.
109. Haukioja E., Suomela J., Neuvonen S. Long-term inducible resistance in birch foliage: triggering cues and efficiency on a defoliator // *Oecologia.* – 1985. – Vol. 65. – № 3. – P. 363–369.
110. Heliövaara R., Vaisanen R. Industrial air pollution and the pine bark bug, *Aradus cinnamomeus* Panz. (Heteroptera, Aradidae) // *J. Appl. Entomol.* – 1986. – Vol. 101. – № 5. – P. 469–478.
111. Heliövaara R., Vaisanen R. Parasitism in *Petrova resinella* (Lepidoptera, Tortricidae) galls in relation to industrial pollutants // *Silva Fenn.* – 1986b. – Vol. 20. – № 3. – P. 233–236.
112. Heliövaara K., Vaisanen R. Air pollution levels and abundance of forest insects // *Acidification in Finland / Kauppi et al. (eds).* – Berlin, 1990. – P. 447–467.
113. Hughes P.R., Chiment J.J., Dickie A.I. Effect of pollutant dose on the response of Mexican bean beetle (Coleoptera: Coccinellidae) to SO₂-induced changes in Soybean // *Environ. Entomol.* – 1985. – Vol. 14. – № 6. – P. 718–721.
114. Ja Wu, Cuixid Jin. Influencing factors and possible mechanisms concerning the interactions of the air pollution on Insects // 19 Int. Cong. Entomol., Beijing June 28 – July 4 1992: Proc. Abstr. Beijing. – 1992. – C. 179–180.
115. Jacobson J.S. Air pollution impacts on forest trees: Effects of fluorides // *Изв. АН Эстонии: Экология.* – 1992. – № 2. – P. 1–6.
116. Jia-xi Wang, Yorg-mei B. Fluoride effects on the mulberry-silkworm system // *Environ. Pollut.* – 1988. – A. 52. – № 1. – P. 11–18.
117. Jmai S., Yoshii S. Влияние сернистого ангидрида на тутового шелкопряда // *Nihon sahurakyu gassu. J. Stricult. Sci. Jap.* – 1975. – Vol. 44. – № 6. – P. 440–443.
118. Ito T. Effect of sugars on feeding of larvae of the silkworm, *Bombyx mori* // *J. Insect Physiol.* – 1960. – Vol. 5. – P. 95–107.
119. Ito N., Arai N. Nutrition of the silkworm *Bombyx mori*. IX // *J. Insect Physiol.* – 1967. – Vol. 13. – P. 1813–1824.
120. Khan A.A., Malhotra S.S. Effects of aqueous sulphur dioxide on pine needle glycolipids // *Phytochemistry.* – 1977. – Vol. 16. – P. 539–543.
121. Klapperstuck J. Beeinflussung der Mortalitätsraten von *Calliphora erythrocephala* Meig. durch Begasung definierten Larvenstadien mit SO₂ und Cl₂ // *Wiss. Beitr. Martin-Luter Univ. – Halle-Wittenberg, Halle.* – 1980. – Vol. 26. – № 10. – S. 75–80.
122. Koziol M.J. Interaction of gaseous pollutants with carbohydrate metabolism // *Gaseous Air*

- Pollutants and Plant Metabolism / Koziol M.J., Whatley F.R. (eds). – London, 1984. – P. 23–41.
123. *Koziol M.J., Cowling D.W.* Growth of Rye-grass (*Lolium perenne* L.) exposed to SO₂ // *J. Exp. Bot.* – 1978. – № 29. – P. 1431–1439.
124. *Kozlov M.V.* Pollution impact on insect biodiversity in boreal forests: evaluation of effects and perspectives of recovery // *Disturbance and Recovery in Arctic Lands: an ecological perspective. Proceedings of the NATO advanced research workshop on disturbance and recovery of Arctic terrestrial ecosystems, Rovaniemi, Finland, 24–30 September 1995* / Crawford R.M.M. (ed.). – Kluwer, Dordrecht. – NATO ASI series. – Partnership subseries 2. – Environment. – Vol. 25. – 1995. – P. 213–250.
125. *Kozlov M.V.* Density fluctuations of the leafminer *Phyllonorycter strigulatella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in the impact zone of a power plant // *Environmental Pollution*. – 2003. – № 121. – P. 1–10.
126. *Kozlov M.V., Haukioja E.* Pollution-induced changes in populations of Eriocraniidae (Lepidoptera) in surroundings of Monchegorsk // *Aerial pollution in Kola Peninsula: Proc. of the Int. Workshop, April 14–16, 1992*. – St-Petersburg ; Apatity, 1993. – P. 369–370.
127. *Kozlov M.V., Koricheva Y.G.* The within-tree distribution of caterpillar mines // *Forest Insect Guilds: Patterns of Interaction with Host Trees* / Baranchikov Y.N., Mattson W.J., Hain F.P., Payne T.L. (eds). – U.S. Dep. Agric. For. Serv. – Gen. Tech. Rep. NE-153. – 1993. – P. 240–255.
128. *Kozlov M.V., Selikhovkin A.* No effects of sulphur Dioxide on Larval Performance of *Epirrita autumnata* (Lepidoptera: Geometridae) // *Environ. Entomol.* – 1997. – Vol. 26. – P. 1361–1363.
129. *Kozlov M.V., Zvereva E.L., Selikhovkin A.V.* Decreased performance *Melasma lapponica* (Coleoptera: Chrysomelidae), fumigated by sulphur dioxide: direct toxicity versus host plant quality // *Environ. Entomol.* – 1995. – Vol. 25. – P. 143–146.
130. *Kozlov M.V., Zvereva E.L. & Zverev V.E.* Impact of Point Polluters on Terrestrial Biota // *Environmental Pollution* / B.J. Alloway, J.T. Trevors (eds). – 2009. – Vol. 15. – Springer. – 466 p.
131. *Krieger J.* Insect resistance to pesticides is growing problem // *Chem. and Eng. News*. – 1987. – Vol. 65. – № 9. – P. 32–33.
132. *Kuriobayashi S.* Влияние загрязнения воздуха на распределение шелкопряда и тутового шелкопряда / Нихох сакурару гзассу. *J. Sericult. Sci. Jap.* – 1977. – Vol. 46. – № 6. – P. 528–535.
133. *Lee E.H., Wu Y., Barrows E.M., Mulchi C.L.* Air pollution, plants and insects: growth and feeding preferences of Mexican bean beetles on Bean foliage stressed by SO₂ and O₃ // *Environ. Pollut.* – 1988. – Vol. 53. – P. 441–442.
134. *Louda S.M., Collinge S.K.* Plant resistance to insect herbivores: A field test of the Environmental stress hypothesis // *Ecology*. – 1992. – Vol. 73. – P. 153–169.
135. *Lynton J.M.* The Bionomics of the Aspen Blotch Miner, *Lithocolletis salicifoliella* Cham. (Lepidoptera: Gracillariidae) // *Canad. Entomol.* – 1956. – Vol. LXXXV. – № 4. – P. 155–168.
136. *Malhotra S.S., Sarkar S.K.* Effects of sulphur dioxide on sugar and free amino-acid content of pine seedlings // *Physiol. Plant.* – 1979. – Vol. 47. – P. 223–228.
137. *Mandre M.* Tolmusaaste: moju manne ja // *Eesti Loodus*. – 1989. – November. – P. 723–731.
138. *Mankovska B.* Wpływ imisji fluoru z hlinkarne na jeno obsah v roznych vyvojovych stadiach obalovaca mladnikoveho Rhyacionia buoliana Den. et Schiff. (Lepidoptera) // *Biologia*. – 1975. – Vol. 30. – P. 355–360.
139. *Mankovska B.* Obsah fluoru vo vyvojovych stadiach niektorých lesných škodcov v imisnej oblasti hlinkarne // *Biologia*. – 1976. – Vol. 32. – P. 609–613.
140. *Martis M.* Carabid beetles as bioindicators of landscape ecological balance // *Wiss. Beitr. Univ. Halle*. – 1980. – № 28. – S. 44–49.
141. *Mayer D.F., Lunden J.D., Weinstein L.H.* Evolution of fluoride levels and effects on honey bees (*Aphis mellifera* L.) // *Fluoride*. – 1988. – Vol. 21. – № 3. – P. 113–120.
142. *McNell S., Southwood T.R.E.* The role of nitrogen in development of insect plant relationships // *Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution* / Harbame J.B. (ed). – New York : Academic press, 1978. – (цит. по Riemer & Whittaker, 1989).
143. *Migula P., Karpinska B.* The effect of atmospheric pollution on L-glycerophosphate dehydrogenase activity in the satin moth (*Leucoma salicis* (L.)) // *Environ. Monit. and Assessment*. – 1988. – Vol. II. – № 1. – P. 69–78.
144. *Mokela A., Hari P., Kellomaki S.* Model for the effect of air pollutants on forest growth // *Silva Fenn.* – 1981. – Vol. 15. – P. 481–482.
145. *Nelson D.R., Sukkestad D.R.* Fatty acid composition of the diet of larvae and biosynthesis of fatty acids from 14C-acetate in the cabbage looper, *Trichoplusia ni* // *J. Insect Physiol.* – 1968. – Vol. 14. – P. 293–300.
146. *Neuvonen S., Haukioja E.* Low nutritive quality as defence against herbivores: induced responses in birch // *Oecologia*. – 1984. – Vol. 63. – P. 71–74.
147. *Neuvonen S., Haukioja E.* The effect of inducible resistance in host foliage on birch-feeding herbivores // *Phytochemical induction by herbivores* / Tallamy D.W., Raupp M. (eds). – New York, 1991. – P. 277–288.
148. *Neuvonen S., Saikkonen K., Haukioja E.* Simulated acid rain reduces the susceptibility of the European pine sawfly (*Neodiprion sertifer*) to its nuclear polyhedrosis virus // *Oecologia*. – 1990. – Vol. 83. – P. 209–212.
149. *Neuvonen S., Saikkonen K., Suomela J.* Effect of simulated acid rain on the growth performance of the European Pine Sawfly (*Neodiprion sertifer*) // *Scand. J. For. Res.* – 1990. – Vol. 5. – P. 541–590.
150. *Newman J.R.* Fluoride standards and predicting wildlife effects // *Fluoride*. – 1984. – Vol. 17. – P. 41–47.
151. *Otto D.* Zur Bedeutung des Dieferrnadelharzes und des Kiefernadeloles für die Eutwicklung nadel fressender Insecten // *Arch. Forstwes.* – 1970. – Vol. 19. – № 151. – S. 234–248.

