

## СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ТРАВОСТОЯ В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ВЫБРОСАМИ СРЕДНЕУРАЛЬСКОГО МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА

© 2025 г. А. В. Нестерков<sup>a,\*</sup>

<sup>a</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН,  
Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

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

Поступила в редакцию 29.02.2024 г.

После доработки 17.09.2024 г.

Принята к публикации 03.11.2024 г.

Исследована суточная динамика сообществ беспозвоночных в луговом травостое градиента загрязнения Среднеуральского медеплавильного завода (основные поллютанты – SO<sub>2</sub> и тяжелые металлы). На наиболее загрязненной территории во второй половине суток увеличивается обилие беспозвоночных в верхней части травостоя – как общее (в 1.9 раза), так и групп сосущих (в 3.2 раза) и грызущих (в 2.2 раза) фитофагов. Это приводит к значимому уменьшению сходства формы кривых суточной динамики на фоновой и наиболее загрязненной территориях. В остальных рассмотренных трофических группах суточные изменения менее выражены. Полученные результаты подтверждают гипотезу о модификации суточной динамики беспозвоночных травостоя в условиях промышленного загрязнения. Наиболее вероятные причины изменений: общая деградация среды обитания беспозвоночных, дестабилизация в ней температурного режима, а также изменение состава и структуры самих сообществ беспозвоночных.

**Ключевые слова:** циркадная динамика, относительное обилие, луговые сообщества, фитофаги, зоофаги, промышленное загрязнение, металлургическое предприятие

DOI: 10.31857/S0367059725010049 EDN: UTJWEA

В числе характерных особенностей сообществ беспозвоночных травостоя указывают высокое обилие и разнообразие, тесную связь с травянистой растительностью и «чрезвычайно сильную суточную динамичность» [1]. Под суточной динамикой понимают вертикальные перемещения беспозвоночных в толще травостоя, в результате которых в верхней его части оказываются то одни, то другие группы. При этом постулируется, что все группы беспозвоночных в течение суток посещают верхние слои травяного яруса [1]. Экологический смысл суточных миграций заключается, с одной стороны, в избегании экстремальных условий среды и с другой – в поиске наиболее благоприятных условий [1, 2].

Причины суточной динамики беспозвоночных наиболее активно изучали во второй половине XX в. Согласно общепризнанной точке зрения, в ее основе лежат эндогенные (не связанные с влиянием среды обитания) физико-химические клеточные механизмы, обусловленные транскрипцией матричных РНК [3], транспортом малых молекул

через мембранны [4, 5] или сложными взаимосогласованными трансформациями соединений [6, 7]. Наличие таких механизмов позволяет «предвидеть» будущие изменения условий среды (например, наступление дневной жары или ночного холода) и готовиться к ним заранее [2]. Внешние факторы (освещенность, метеорологические условия, особенности местообитаний, трофические связи в сообществах и прочие [1, 2, 8]) в основном синхронизируют эндогенные ритмы с текущим состоянием окружающей среды [9]. Согласно другой точке зрения, основное значение имеют факторы среды, а эндогенные ритмы второстепенны, поскольку полностью изолировать организмы от среды невозможно [10].

Во второй половине XX в. описана специфика суточной динамики беспозвоночных травостоя (строго закономерный характер, выраженность во всех природных зонах, смещение максимума подъема беспозвоночных в верхнюю часть травостоя на ночное время [1]), а также выполнены основные исследования ненарушенных сообществ

и агроэкосистем [11–14]. В последние десятилетия в лабораторных экспериментах на позвоночных было показано модифицирующее влияние металлов на суточные ритмы [15–18]. Для беспозвоночных нам известна единственная работа [19], подтверждающая возможность подобной модификации. Чтобы установить, реализуется ли она в природных условиях, необходимы данные полевых исследований. Это позволит сделать вклад в понимание механизмов адаптации биоты к токсической нагрузке и, следовательно, принципов функционирования экосистем в условиях загрязнения, что определяет актуальность данной работы.

К настоящему времени влияние промышленного загрязнения на суточную динамику беспозвоночных практически не изучено, хотя потенциально оно может быть велико. Вблизи металлургических заводов, деятельность которых вызывает закисление почвы, разнообразие луговых трав сильно снижено, в отдельных случаях – до нескольких видов [20–22]. Это неизбежно упрощает структуру и архитектуру травостоя [21] и ведет к изменению в нем температурного режима [23]. В результате изменяются как сами местообитания, так и микроклиматические условия обитания беспозвоночных травостоя. Не менее значительны изменения в самих сообществах беспозвоночных. У большинства групп существенно снижаются обилие и видовое богатство [20, 21]; некоторые таксоны (например, сенокосцы и наземные моллюски) вблизи завода могут полностью исчезать [23–25]. Обилие цикадовых, напротив, при сильном загрязнении может значительно увеличиваться [20, 21, 26]. Как следствие, соотношение трофических групп на сильно загрязненной и фоновой территориях может существенно различаться [20, 21, 26, 27], что означает модификацию трофических связей в сообществах беспозвоночных. Изменение соотношения трофических групп описано также для источника выбросов другого типа – завода фосфатных удобрений, защелачивающего верхние почвенные горизонты [28]. Следовательно, на загрязненных территориях выражены предпосылки к изменению суточной динамики в сообществах беспозвоночных.

Ранее мы уже пытались проанализировать влияние загрязнения на суточную динамику беспозвоночных травостоя, дав приблизительную оценку ее согласованности в разных зонах загрязнения [29]. Полученные результаты привели нас к выводу о незначительном влиянии загрязнения на суточную динамику – предварительному, поскольку он был основан на косвенном показателе. В данной работе

использован более мощный критерий – прямая оценка сходства формы временных рядов на территориях с разным уровнем загрязнения.

Цель настоящей работы – на качественном уровне установить наличие эффекта промышленного загрязнения в отношении суточной динамики беспозвоночных травостоя. Наличие выраженных изменений в сообществах беспозвоночных и среде их обитания позволило выдвинуть гипотезу о том, что влияние загрязнения способно модифицировать суточную динамику.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

### Характеристика исследуемой территории

Исследуемая территория расположена в наименее возвышенной части Уральского хребта (150–400 м над ур. м.) в подзоне южной тайги. Работы проводили в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ, 56.8515° с.ш., 59.9069° в.д.). СУМЗ действует с 1940 г., основные компоненты его выбросов – диоксид серы, соединения фтора, оксиды азота, металлы и металлоиды (Cu, Pb, Zn, Cd, Fe и As). Ежегодный объем выбросов в 1980 г. достигал 225 тыс. т, после чего начал снижаться: до 148 тыс. т – в 1990 г., 63 тыс. т – в 2000 г., 28 тыс. т – в 2004 г. и до 3–5 тыс. т – после 2010 г. [30].

Места сбора материала расположены в западном направлении от СУМЗа (против господствующих ветров) на вторичных суходольных лугах, сформировавшихся в результате вырубки леса около 70 лет назад. Луга находятся в пониженных элементах рельефа на лесных полянах размером около 5000 м<sup>2</sup>. Пробные площади приурочены к трем зонам загрязнения: фоновой (30 км от СУМЗа, загрязнение на уровне регионального фона), буферной (4 км, умеренное загрязнение) и импактной (1 км, сильное загрязнение). Основания для выделения зон загрязнения подробно рассмотрены ранее [30, 31]. Флористический состав и структура луговой растительности сильно различаются между зонами, что обусловлено исчезновением чувствительных видов разнотравья и замещением их злаками вблизи завода. В фоновой зоне луга разнотравные, в буферной – разнотравно-злаковые, в импактной – злаковые, с абсолютным доминированием *Agrostis tenuis* Sibth. Средняя ( $\pm$  ошибка) высота травостоя в 2008 г. составила в фоновой зоне  $109.1 \pm 4.7$  см, в буферной –  $113.2 \pm 4.0$  см, в импактной –  $55.5 \pm 1.4$  см (по данным 10 измерений на каждой пробной площади). Более детально травостой был описан ранее [21].

На момент проведения исследований выпас скота и сенокос на всех участках отсутствовали.

### Сбор и обработка беспозвоночных

Учеты проведены в 2004 г. в три тура – во второй половине июня, июля и августа. В каждой из зон загрязнения были заложены по 3 пробные площади размером 50 × 50 м (всего 9). Площади в пределах зоны загрязнения выбирали исходя из наличия лугов сходного типа на отдельных лесных полянах, удаленных друг от друга не менее чем на 100–300 м и расположенных на сопоставимом расстоянии от завода.

Суточную динамику трофических и крупных таксономических групп беспозвоночных исследовали в верхней части (20–30 см) лугового травостоя. При этом оценивали не абсолютное обилие беспозвоночных на единицу пространства, а его аналог: относительное обилие, нормированное к стандартному ловчemu усилию. Рассуждения об увеличении или снижении обилия далее по тексту работы применимы только в контексте анализа суточной динамики. Пробы отбирали в 0:00, 4:00, 8:00, 12:00, 16:00 и 20:00 ч, суточный цикл состоял из 6 учетов. Использовали кошение стандартным энтомологическим сачком (диаметр обруча 30 см, глубина мешка из капроновой сетки 70 см, длина рукояти 130 см). Каждая пробы включала 20 взмахов сачка; последовательные в суточном цикле учеты производили в разных частях пробных площадей для предотвращения «исчерпания» беспозвоночных.

Участвовали два учетчика, каждый из которых выполнял полный суточный цикл на каждой пробной площади в каждый тур учета. Учетчики чередовались между зонами загрязнения и пробными площадями (Приложение, табл. S1). Привлечение двух учетчиков позволяет минимизировать смещение получаемых оценок обилия, вызванное влиянием их индивидуальных особенностей. В структуре эксперимента заложены два типа экспериментальных единиц: пространственные (пробные площади) и временные (сутки учета); в качестве измеряемых единиц рассмотрены пробы (Приложение, рис. S1). Всего собрано 324 пробы (6 проб в сутки × 2 учетчика × 3 пробные площади в каждой зоне × 3 зоны загрязнения × 3 тура) и более 292 тыс. экз. беспозвоночных.

Собранных беспозвоночных вместе с фрагментами растений вытряхивали из сачка в широкогорлую емкость с 70%-ным раствором этанола (для облегчения дальнейшей упаковки), после чего отцепивали в пакетик из капроновой сетки, этике-

тировали и хранили в 70%-ном растворе этанола. Определение таксономической принадлежности (до уровня семейств) и трофической специализации беспозвоночных производили в лаборатории. Всего выделено 6 трофических групп: сосущие и грызущие фитофаги, сосущие и грызущие зоофаги, гемофаги и прочие [20]. В состав группы «прочие» были также включены муравьи, которых сложно однозначно отнести к одной из основных трофических групп. Использованный метод учета ориентирован на представителей макрофауны; попадавшие в пробы представители мезофауны (*Collembola*, *Thysanoptera*, *Acariformes*) были исключены из дальнейшего анализа.

### Анализ суточной динамики беспозвоночных

Все расчеты произведены в программной среде R [32]. Кривые суточной динамики общего обилия и основных трофических групп беспозвоночных визуализированы в пакете ggplot2 [33]. В каждой из зон загрязнения для общего обилия, основных трофических и наиболее обильных таксономических групп беспозвоночных рассчитаны среднее и стандартная ошибка для каждого времени суток (3 площади × 3 тура, n = 9), а также среднесуточные значения (n = 6). При этом данные по измеряемым единицам (пробам) были усреднены в пределах каждой пробной площади (n = 2). При последующей обработке данных индивидуальное влияние учетчиков было минимизировано z-нормированием обилий каждой из рассмотренных групп по среднему и среднеквадратическому отклонению для каждого учетчика:

$$d_{ij}^* = \frac{d_{ij} - \bar{x}_j}{\sigma_j},$$

где  $d_{ij}^*$  – нормированное значение обилия в  $i$ -й пробе, собранной  $j$ -м учетчиком;  $d_{ij}$  – исходное значение обилия;  $\bar{x}_j$  – среднее значение обилия группы, собранной  $j$ -м учетчиком во всех зонах нагрузки;  $\sigma_j$  – среднеквадратическое отклонение значения группы, собранной  $j$ -м учетчиком во всех зонах нагрузки.

Далее анализировали z-нормированное обилие беспозвоночных. Анализ влияния факторов «зона загрязнения», «тур учета» и «время суток» был выполнен в пакете LMERConvenienceFunctions [34]. Использованы линейные модели со смешанными факторами (фиксированные факторы – зона, тур и время суток; случайный фактор – пробная площадь). Также произведены множественные

сравнения (тест Тьюки) между зонами загрязнения для каждой из рассмотренных групп в пределах каждого времени суток (пакет multcomp [35]).

### **Анализ сходства формы временных рядов**

Специфику изменения суточной динамики беспозвоночных в градиенте загрязнения выявили с помощью метода оценки сходства формы временных рядов (Shape-Based Distances, SBD) в пакетах dtwclust [36] и proxy [37]. Метод SBD, основанный на процедуре «*k*-Shape»-кластеризации, в настоящее время относится к числу наиболее быстрых и точных методов анализа временных рядов. Метод ориентирован на выявление незначительных изменений формы сравниваемых рядов, обусловленных, например, сдвигом значений или изменением их масштаба. Значения индекса SBD находятся в интервале от 0 до 2, где 0 означает идеальное сходство временных рядов [38]. В работе сравнивали временные ряды, состоящие из данных одних учетных суток на каждой пробной площадке (длина ряда 6 измерений). На основе значений SBD, полученных для каждой рассмотренной группы беспозвоночных, рассчитали среднее и границы доверительного интервала для каждой пары зон загрязнения. Значимость оценки доверительных интервалов проверили с помощью бутстрепа методом BCa (99 999 перестановок) в пакете boot [39]. Значения SBD, полученные для общего обилия и основных трофических групп, визуализировали в пакете ggplot2.

### **Анализ температурных параметров**

Данные о температурном режиме в травостое собраны в 2010–2011 гг. (с 1 июня по 31 августа) термохронами iButton DS1921 с минимальной градацией регистрируемой температуры 0.5 °C. Термохроны устанавливали на каждой из пробных площадей на опорах в 4 случайных точках на расстоянии 15–20 м друг от друга. В точках 1–3 закладывали по 2 термохрона: первый – в 2–3 см над поверхностью почвы, второй – в толще травостоя (на высоте около 30 см). В точке 4 устанавливали один термохрон в 10–15 см над травостоем. Все термохроны прикрывали от прямых солнечных лучей защитными колпачками. В каждый год устанавливали по 63 термохрона (по 7 на каждой пробной площади); температуру воздуха измеряли через каждые 2 ч (12 измерений в сутки). Для полученных данных рассчитали среднесуточные, максимальные суточные и размах (разность максимального и минимального значений) суточных температур у поверхности почвы, в середине травостоя и над

травостоем. Средние значения температуры рассчитаны как для каждого из летних месяцев, так и для летнего периода в целом; также рассчитаны границы доверительных интервалов для этих показателей.

Стандартизованный индекс сухости (SPEI) рассчитан в пакете SPEI [40] для набора значений среднемесячной температуры воздуха и суммарного месячного количества осадков с января 1959 г. по декабрь 2021 г. по данным метеостанции г. Ревда (WMO ID28430, [41]), результаты визуализированы в пакете ggplot2 [33]. Индекс SPEI предназначен для учета соотношения осадков и потенциальной эвапотранспирации на любой территории в глобальном масштабе; значения индекса можно существенно уточнить при использовании данных местных метеорологических наблюдений за достаточно протяженный период (30–50 лет и более). Индекс позволяет оценить условия увлажнения в интересующий период по отношению к многолетнему среднему. Так, форма индекса SPEI 1 характеризует условия указанного месяца, форма SPEI 4 – усредненные условия 4 месяцев – указанного и трех предшествующих. Значения индекса ниже –1.5 соответствуют засухе, выше +1.5 – избыточному увлажнению.

## **РЕЗУЛЬТАТЫ**

### **Суточная динамика беспозвоночных**

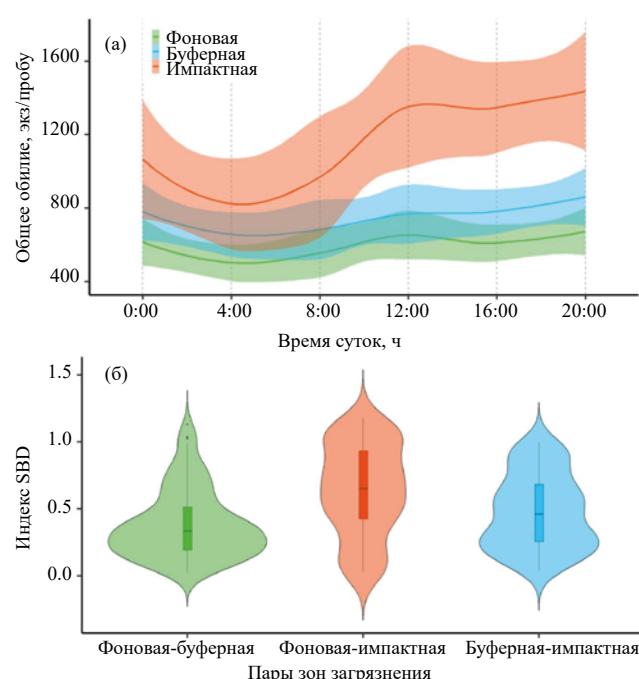
Согласно результатам анализа линейной модели со смешанными факторами, на общее обилие беспозвоночных значимо влияют зона загрязнения, тур учета и время суток. Значимы и все взаимодействия факторов, за исключением «тур учета × время суток» (табл. 1). Во всех основных трофических группах влияние зоны загрязнения, тура учета и времени суток также значимо. Для сосущих фитофагов, наиболее обильной трофической группы, незначимы взаимодействия факторов «зона загрязнения × время суток» и «тур учета × время суток». В других группах тренды разнонаправлены (см. табл. 1).

Общее обилие беспозвоночных в фоновой зоне было наименьшим в ранние утренние часы, а наибольшим – около полудня и перед полуночью (рис. 1а; Приложение, табл. S2). В буферной зоне тенденция аналогична. В импактной зоне общее обилие увеличено: выше фонового – в 1.9 раза, буферного – в 1.5 раза. Суточная динамика в целом соответствует фоновой зоне, хотя «полуденное» увеличение обилия выражено сильнее и протяженнее во времени.

**Таблица 1.** Результаты анализа линейной модели со смешанными факторами (фиксированные факторы – зона, тур и время суток; случайный фактор – пробная площадь)

Группы	Факторы					
	зона	тур	время суток	зона × тур	зона × время	тур × время
Общее обилие	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.0289	0.1002
Фитофаг сосущий	< 0.0001	< 0.0001	0.0002	< 0.0001	0.0742	0.4468
Фитофаг грызущий	< 0.0001	0.0008	0.0458	< 0.0001	0.0001	0.0006
Зоофаг сосущий	< 0.0001	< 0.0001	0.0007	< 0.0001	0.2255	0.0026
Зоофаг грызущий	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.0328	0.8077	< 0.0001
Гемофаг	0.1637	0.6930	0.3528	0.0510	0.1296	0.3733
Прочие	< 0.0001	0.5484	< 0.0001	0.5878	< 0.0001	0.1095

Примечание. Приведена достигнутая значимость.



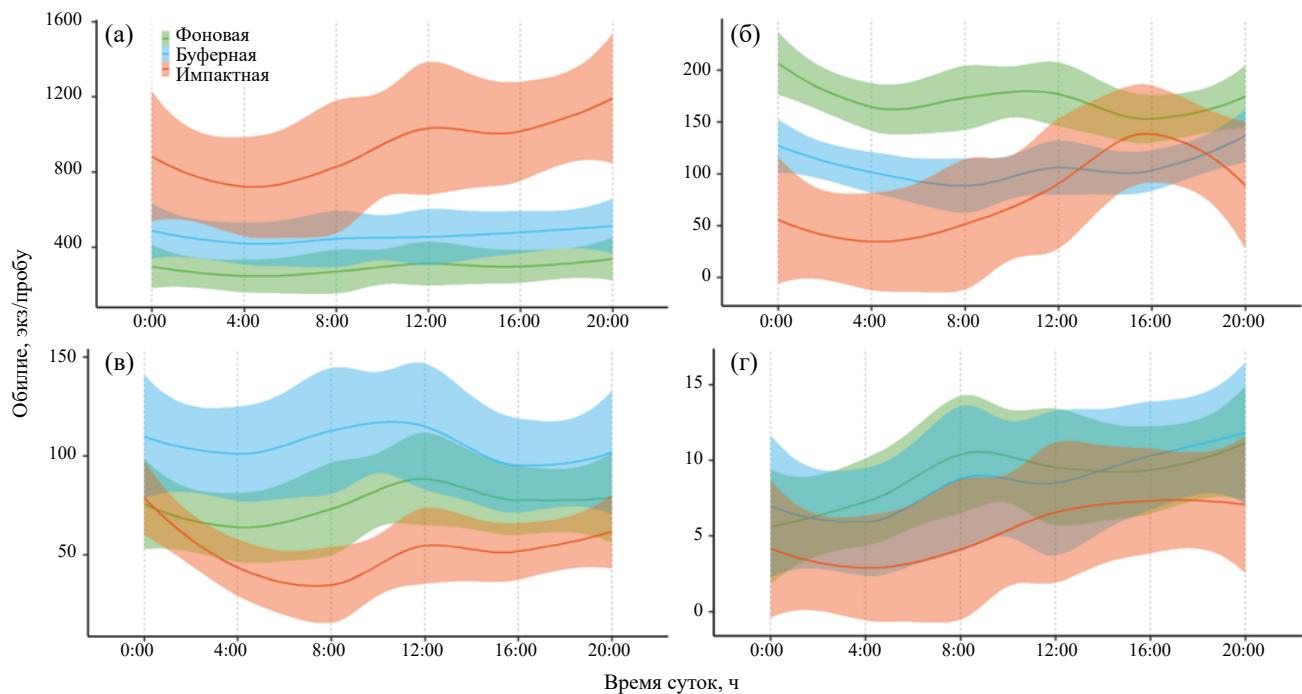
**Рис. 1.** Суточная динамика общего обилия (а) и распределение значений индексов SBD при сравнении пар зон загрязнения (б) в сообществах беспозвоночных травостоя: а – средние и границы 95%-ного доверительного интервала, учетная единица – 3 пробные площади  $\times$  3 тура учетов ( $n = 9$ ); б – медиана, квартилы и выбросы; учетная единица – 9 сравнений между пробными площадями в тур учета  $\times$  4 сравнений между сутками учета (учетчиками) в тур  $\times$  3 тура учетов ( $n = 108$ ).

Суточная динамика сосущих фитофагов соответствует тенденциям, описанным для общего обилия (рис. 2а; Приложение, табл. S2). Обилие в импактной зоне увеличено сильнее: в 3.2 раза по сравнению с фоновым, в 2.0 раза – с буферным. Суточная динамика других трофических групп имеет специфические особенности. В группе гры-

зущих фитофагов в фоновой и буферной зонах наибольшее обилие было также отмечено около полудня и перед полуночью (рис. 2б; Приложение, табл. S2). В импактной зоне обилие, напротив, было снижено: в 2.2 раза по сравнению с фоновым, в 1.4 раза – с буферным. Суточная динамика в импактной зоне изменена. «Полуденное» увеличение обилия отчетливо смещено вправо, в сторону вечера, когда в фоновой и буферной зонах обилие снижается. В результате пиковое обилие группы в импактной зоне достигает фоновых значений (рис. 2с; Приложение, табл. S2). Суточная динамика сосущих зоофагов во всех зонах выражена слабо, хотя обилие группы немного увеличивается около полудня и полуночи (рис. 2в; Приложение, табл. S2). Суточная динамика грызущих зоофагов также слабо выражена и сходна во всех зонах загрязнения. «Полуденное» и «полуночное» увеличения обилия все же заметны и несколько смещены влево, на более ранние часы (рис. 2г; Приложение, табл. S2). Суточная динамика гемофагов в целом совпадает с описанной для грызущих зоофагов (Приложение, табл. S2). В группе «прочие», объединяющей таксоны с иной трофической специализацией, общий характер суточной динамики определяют *Nycteopelta microparasitica*. В фоновой и буферной зонах их обилие сходно, с тенденцией к увеличению около полудня. В импактной зоне выражен «полуденный» пик, в 3.2 раза превышающий фоновые значения (Приложение, табл. S2).

### Анализ сходства формы временных рядов

Кривые суточной динамики общего обилия были наиболее сходными в фоновой и буферной зонах. При сравнении фоновой и импактной зон сходство кривых сильно снизилось; доверительный интервал расстояния между зонами не пересекался с интервалами других сравниваемых пар



**Рис. 2.** Суточная динамика основных трофических групп в сообществах беспозвоночных травостоя: а – сосущих фитофагов, б – грызущих фитофагов, в – сосущих зоофагов, г – грызущих зоофагов. Приведены средние и границы 95%-ного доверительного интервала, учетная единица – 3 пробные площади  $\times$  3 тура учетов ( $n = 9$ ).

зон загрязнения (рис. 1б; табл. 2). При сравнении буферной и импактной зон сходство несколько снизилось, хотя расстояние между зонами значительно не увеличилось. В группе сосущих фитофагов ситуация сходная, хотя доверительные интервалы во всех сравниваемых парах зон не пересекаются (Приложение, рис. S2а; табл. 2). Кривые суточной динамики грызущих фитофагов были наиболее сходными в буферной и импактной зонах, наименее – в фоновой и импактной. При этом доверительные интервалы всех сравниваемых пар зон также не пересекались (Приложение, рис. S2б; табл. 2). В группе сосущих зоофагов кривые суточной динамики в фоновой зоне были сходны и с буферной, и с импактной (Приложение, рис. S2с; табл. 2). У грызущих зоофагов кривые суточной динамики были сходны во всех зонах загрязнения (Приложение, рис. S2д; табл. 2). У гемофагов наиболее сходна суточная динамика в фоновой и импактной зонах, наименее – в буферной и импактной. В группе «прочие» различия динамики между зонами не выявлены (см. табл. 2).

#### Анализ температурных параметров

Согласно значениям индекса сухости SPEI, суммарное количество осадков в летние и весенние месяцы в 2004 и 2011 гг. находилось в пределах почти

80-летней нормы. В летние месяцы 2010 г. осадки также соответствовали норме, однако с учетом весенних месяцев июль и август были несколько засушливее, чем обычно (Приложение, рис. S3).

В фоновой и буферной зонах суточная динамика температуры воздуха была сходна во всех точках измерений – над травостоем, в середине травостоя и над поверхностью почвы. В импактной зоне в дневные часы над травостоем были отмечены более низкие температуры (рис. 3а). В середине травостоя температура была в целом выше (рис. 3б), а над поверхностью почвы – существенно выше в дневные часы (рис. 3в). Среднесуточные, максимальные суточные температуры и размах суточных температур во всех зонах были сопоставимы (Приложение, табл. S3).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

В импактной зоне суточная динамика сообществ беспозвоночных травостоя претерпевает изменения. В период с полудня до захода солнца общее обилие и обилие фитофагов сильно возрастают. При этом у сосущих фитофагов различия с фоновой зоной увеличиваются, а у грызущих, напротив, уменьшаются. Формы кривых суточной динамики указанных групп сильнее всего различаются в фоновой

Таблица 2. Несходство (индексы SBD) суточной динамики обилия беспозвоночных травостоя в разных зонах загрязнения

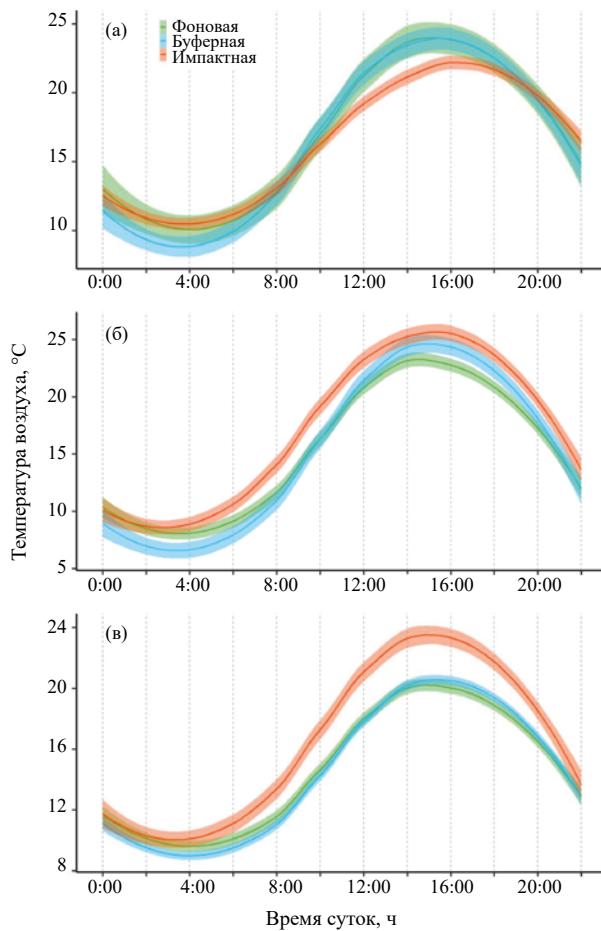
Группа / Таксон	Фоновая – буферная	Фоновая – импактная	Буферная – импактная
Общее обилие	0.38 [0.34–0.43] <sup>a</sup>	0.64 [0.57–0.70] <sup>b</sup>	0.47 [0.42–0.53] <sup>a</sup>
Фитофаг сосущий	0.34 [0.28–0.41] <sup>a</sup>	0.70 [0.62–0.77] <sup>b</sup>	0.49 [0.43–0.55] <sup>c</sup>
Cicadinea	0.38 [0.32–0.45] <sup>a</sup>	0.66 [0.58–0.74] <sup>b</sup>	0.52 [0.45–0.60] <sup>ab</sup>
Miridae	0.40 [0.32–0.48] <sup>a</sup>	0.52 [0.44–0.60] <sup>a</sup>	0.36 [0.30–0.43] <sup>a</sup>
Diptera brachycera anthophaga	0.20 [0.17–0.25] <sup>a</sup>	0.82 [0.74–0.88] <sup>b</sup>	0.75 [0.68–0.80] <sup>b</sup>
Фитофаг грызущий	0.64 [0.59–0.69] <sup>a</sup>	0.77 [0.71–0.83] <sup>b</sup>	0.47 [0.43–0.51] <sup>c</sup>
Diptera nematocera anthophaga	0.48 [0.43–0.53] <sup>a</sup>	0.51 [0.45–0.56] <sup>a</sup>	0.42 [0.36–0.49] <sup>a</sup>
Lepidoptera larvae	0.54 [0.49–0.59] <sup>a</sup>	0.70 [0.64–0.76] <sup>b</sup>	0.55 [0.48–0.63] <sup>a</sup>
Sympyta larvae	0.67 [0.61–0.73] <sup>a</sup>	0.95 [0.90–1.0] <sup>b</sup>	0.64 [0.56–0.72] <sup>a</sup>
Pulmonata	0.83 [0.79–0.87]	—	—
Зоофаг сосущий	0.45 [0.39–0.52] <sup>a</sup>	0.45 [0.40–0.51] <sup>a</sup>	0.59 [0.53–0.65] <sup>b</sup>
Nabiidae	0.54 [0.49–0.60] <sup>a</sup>	0.57 [0.51–0.63] <sup>a</sup>	0.83 [0.77–0.88] <sup>b</sup>
Linyphiidae	0.46 [0.39–0.52] <sup>ab</sup>	0.33 [0.28–0.39] <sup>a</sup>	0.51 [0.44–0.58] <sup>b</sup>
Salticidae	0.48 [0.43–0.53] <sup>a</sup>	0.65 [0.60–0.69] <sup>b</sup>	0.75 [0.69–0.80] <sup>b</sup>
Thomisidae	0.57 [0.52–0.63] <sup>a</sup>	0.53 [0.47–0.60] <sup>a</sup>	0.59 [0.52–0.65] <sup>a</sup>
Зоофаг грызущий	0.36 [0.32–0.39] <sup>ab</sup>	0.40 [0.36–0.44] <sup>a</sup>	0.28 [0.25–0.32] <sup>b</sup>
Cantharidae	0.15 [0.12–0.20] <sup>a</sup>	0.14 [0.10–0.18] <sup>a</sup>	0.11 [0.09–0.14] <sup>a</sup>
Coccinellidae	0.49 [0.44–0.53] <sup>a</sup>	0.64 [0.58–0.69] <sup>b</sup>	0.60 [0.55–0.65] <sup>b</sup>
Phalangiidae	0.76 [0.71–0.81]	—	—
Гемофаг	0.41 [0.35–0.47] <sup>ab</sup>	0.32 [0.27–0.37] <sup>a</sup>	0.51 [0.44–0.58] <sup>b</sup>
Прочие группы	0.42 [0.38–0.46] <sup>a</sup>	0.50 [0.46–0.54] <sup>a</sup>	0.45 [0.41–0.49] <sup>a</sup>
Hymenoptera microparasitica	0.43 [0.38–0.47] <sup>a</sup>	0.50 [0.46–0.55] <sup>a</sup>	0.42 [0.38–0.46] <sup>a</sup>

Примечание. Приведены среднее и бутстреп-верифицированные границы 95%-ного доверительного интервала для пар зон загрязнения в пределах отдельных групп/таксонов. Учетная единица: 9 сравнений между пробными площадями в тур учета  $\times$  4 сравнения между сутками учета (учетчиками) в тур  $\times$  3 тура учетов ( $n=108$ ); прочерк – отсутствие группы в импактной зоне. Индексы SBD рассчитаны для каждого из дней учета (всего 6 временных точек). Буквенные индексы – результат сопоставления границ доверительного интервала; одинаковые буквы означают отсутствие различий между индексами SBD в пределах отдельных групп/таксонов.

и импактной зонах. Принимая во внимание, что пробные площади были максимально унифицированы по экотопическим условиям, а динамика погодных условий в изучаемом градиенте (около 30 км) в значительной степени синхронна, наиболее вероятной причиной описанных изменений следует считать прямое или опосредованное действие промышленного загрязнения.

Для общего обилия и всех рассмотренных групп отмечено сильное влияние фактора «тур учета» (см. табл. 1), обусловленное, очевидно, сезонной сменой таксономического состава. Представители одних видов выходят из стадии яйца и появляются в пробах, представители других уходят в диапаузу и перестают учитываться. При смене возрастной стадии возможна смена трофиче-

ской специализации (например, у Lepidoptera, Hymenoptera symphyta и др.). Тем не менее при анализе материалы разных уровней были объединены. Данные «огрублены» сознательно, чтобы в первом приближении, «широкими мазками», установить, присутствует ли эффект промышленного загрязнения в отношении суточной динамики беспозвоночных. Предпосылки к такому подходу имеются в результатах анализа линейной модели. Отсутствие значимого взаимодействия факторов «тур учета  $\times$  время суток» означает, что для сообщества в целом тренд изменения обилия в течение суток совпадает во всех турах учетов (см. табл. 1). Для отдельных трофических групп этот тренд выражен слабее и проявляется в основном у сосущих фитофагов (см. табл. 1 и Приложение, рис. S4), лидирующих по обилию в травостое.



**Рис. 3.** Суточная динамика температуры воздуха в разных зонах загрязнения: а – над травостоем, б – вблизи уровня почвы. Приведены средние и границы 95%-ного доверительного интервала, учетная единица – пробная площадь ( $n = 3$ ).

Причины изменений в суточной динамике сообществ беспозвоночных травостоя на загрязненной территории могут заключаться во влиянии нескольких взаимосвязанных факторов. Во-первых, под действием загрязнения могут меняться обилие и соотношение многих таксономических и трофических групп, а значит, и трофическая структура сообществ. Во-вторых, загрязнение способно модифицировать состав и архитектуру луговой травянистой растительности – местообитания беспозвоночных. В-третьих, трансформация травяного яруса способна приводить к изменению в нем микроклиматических условий. Потенциальную значимость (вне контекста загрязнения) всех трех групп факторов для суточной динамики беспозвоночных подчеркивали неоднократно [1, 2, 8].

К числу основных компонентов выбросов СУМЗа относятся тяжелые металлы, чья способность модифицировать суточные ритмы позвоночных об-

щепризнана. На примере карпообразных рыб [15, 17] и крыс [16, 18] показано, что воздействие металлов (Cd, Cu и Pb) нарушает согласованность ряда ферментных реакций и экспрессию отдельных генов, а это нарушает синхронизацию эндогенных ритмов с окружающей средой. Для беспозвоночных нам известна единственная работа, описывающая изменение соотношения сна и активности в суточном цикле дрозофилы под влиянием метилртути [19], что подтверждает принципиальную возможность модификации суточных ритмов промышленным загрязнением.

Общий характер изменений в трофической структуре сообществ наземных непочвообитающих беспозвоночных на территориях с загрязнением разных типов заключается в увеличении обилия фитофагов и снижении обилия зоофагов [42]. Изменения в сообществах беспозвоночных травостоя в целом соответствуют приведенной тенденции и наиболее полно описаны для окрестностей СУМЗа. В буферной зоне увеличено обилие сосущих зоофагов (клопов-набиид и некоторых пауков; Приложение, табл. S2, [23]), а также некоторых грызущих фитофагов (Diptera nematocera anthophaga, [20, 21]). Обилие других групп сходно с фоновым или снижено. В импактной зоне сильно увеличены общее обилие и обилие сосущих фитофагов (в первую очередь цикадовых и клопов-мирид), а обилие остальных групп снижено (Приложение, табл. S2) [20, 21, 26]. Кроме того, для всех рассмотренных групп зарегистрировано снижение видового богатства. Так, количество видов пауков вблизи завода снижено почти в 2 раза – с 90 до 48; доминирование в сообществах значительно возросло [23]. Видовое богатство тлей уменьшилось трехкратно – с 30 до 9 видов [43]; сенокосцы [23] и брюхоногие моллюски [24, 25] полностью исчезли.

Данные для других луговых экосистем вблизи точечных источников загрязнения единичны, однако во всех случаях структура сообществ беспозвоночных изменяется под действием загрязнения. В импактной зоне Карабашского медеплавильного завода (г. Карабаш, Южный Урал) общее обилие беспозвоночных снижено в 1.4–2.9 раза. Обилие основных трофических групп значимо не изменилось, хотя у фитофагов (сосущих и грызущих) отмечена тенденция к его снижению [27]. На лугах вблизи завода фосфатных удобрений в Германии защелачивание верхних почвенных горизонтов (рН увеличен с 7 до 9) привело к снижению видового богатства и разнообразия сосущих (цикадовые) и грызущих (жесткокрылые) фитофагов, а также сосущих зоофагов (полужесткокрылые) [28].

Таким образом, дневное увеличение обилия в импактной зоне СУМЗа, скорее всего, обусловлено сосущими фитофагами, наиболее обильной группой, особенности суточной динамики которой проявляются на фоне снижения численности всех прочих групп. Показатели видового богатства у растений и беспозвоночных обычно изменяются сходным образом [44, 45], поэтому снижение богатства растений в импактной зоне, вероятно, означает снижение богатства сосущих фитофагов. В этом случае суточная динамика на загрязненной территории может быть обусловлена спецификой одного или нескольких видов цикадовых и клопов-слепняков, адаптировавшихся к условиям импактной зоны и многократно увеличивших численность. Данное предположение представляется правдоподобным, однако требует проверки на уровне видовой структуры сообществ.

Трансформация сообществ беспозвоночных хорошо соотносится с деградацией среды их обитания. Согласно общей тенденции, фитомасса травянистой растительности уменьшается вблизи предприятий цветной металлургии [46]. В импактной зоне СУМЗа снижены общая фитомасса (двукратно) и видовое богатство (с 63–69 до 3–5 видов); в травостое абсолютно доминирует *Agrostis tenuis* (94–99% в общей фитомассе) [20, 21]. Проективное покрытие лугов уменьшилось с 90–100% в фоновой и буферной зонах до 50–80% в импактной [47]. В импактной зоне Карабашского медеплавильного завода фитомасса лугового разнотравья также уменьшена (в 2–7 раз), а доля граминоидов увеличена (с 36–45 до 53–85%) [27]. Сильное снижение разнообразия отмечено вблизи медеплавильного завода в Англии, где на лугах доминировали *Agrostis stolonifera* L. и *Festuca rubra* L. [22]. Видовое богатство и разнообразие луговых растений были снижены вблизи завода фосфатных удобрений в Германии (с 42–64 до 2 видов) [28].

Структура сообществ наземных беспозвоночных определяется составом и структурой связанных с ними растительных ассоциаций [44, 45, 48]. Сложная архитектура растительности препятствует свободному движению воздуха, создавая градиент микроклиматических условий. Это наряду с высоким таксономическим разнообразием кормовых растений обеспечивает большой набор экологических ниш для обитания беспозвоночных [49]. Уменьшение разнообразия растений ведет к снижению разнообразия беспозвоночных [44, 45]. Присутствие граминоидов в травостое само по себе не оказывает негативного эффекта на луговые сообщества; их высокая продуктивность способ-

ствует увеличению видового богатства фитофагов и обилия зоофагов [45]. Однако в условиях загрязнения разнообразие растений резко снижено, а граминоиды могут доминировать абсолютно. Их вертикально-линейная организация со слабо выраженным ветвлением стебля приводит к упрощению общей архитектуры травяного яруса загрязненной территории. Кроме того, травостой лугов импактной зоны разрежен, о чем свидетельствует снижение проективного покрытия [47]. Для фитофагов и зоофагов это означает смещение спектра кормовых объектов, потерю стаций пережидания и размножения. Кроме того, разреженный травостой менее эффективно компенсирует погодные флуктуации, а колебания температуры и влажности в нем должны проявляться сильнее [50], что неблагоприятно для многих групп беспозвоночных [51]. Увеличение размаха суточных температур в импактной зоне отмечено также для бересковых лесов [52].

Полученные результаты подтверждают предположение об изменении суточной динамики температуры воздуха в травостое загрязненной территории. В самое жаркое время суток, после полудня, температуры вблизи поверхности почвы и в толще травостоя в импактной зоне заметно выше, чем в фоновой (см. рис. 3). По-видимому, разреженный травостой импактной зоны не экранирует поверхность почвы от нагрева солнцем, из-за чего температура в нем выравнивается по всей глубине. Наибольшее обилие беспозвоночных в верхней части травостоя в дневные часы соответствует самым высоким температурам (около полудня), а вочные — самым низким (около полуночи). В фоновой и буферной зонах увеличение обилия относительно невелико. В импактной зоне оно выражено сильнее, причем дневное продолжительнее и занимает большую часть светлого времени суток (см. рис. 1 и 3).

Вертикальные миграции беспозвоночных травостоя связаны с поиском благоприятных условий среды, в первую очередь температуры и влажности [1, 2, 14]. Принято считать, что подъем в верхнюю часть травостоя вочные часы сопровождается наибольшей активностью питания; по крайней мере для некоторых групп это подтверждено анализом содержимого кишечника [1]. Подъем в дневные часы вряд ли связан с питанием, поскольку, как отмечено выше, этот процесс должен быть приурочен к благоприятным, а не экстремальным температурам. Вероятно, он в большей степени обусловлен избеганием нагретой солнцем поверхности почвы.

Если принять это предположение, то в обобщенном виде влияние температуры воздуха в травостое на суточную динамику беспозвоночных в импактной зоне можно описать следующим образом. В ночные часы температура в травостое минимальна. После рассвета температура вблизи поверхности почвы начинает увеличиваться, и беспозвоночные начинают подниматься в верхнюю часть травостоя. В середине дня температуры вблизи почвы и в толще травостоя максимальны (на 3–4 °C выше показателей, измеренных над травостоем), как и обилие беспозвоночных (см. рис. 1 и 3). По-видимому, поверхность почвы в импактной зоне становится «нагретой сковородкой», вынуждая беспозвоночных подниматься выше, чтобы избежать перегрева. Можно предположить, что в импактной зоне способность компенсировать перегрев подобным образом является одним из факторов выживания, обеспечивающих существование только устойчивых групп. Косвенно это подтверждено изменением соотношения жизненных форм пауков вблизи завода, где увеличивается доля ксерофильных и уменьшается доля гигро- и мезофильных видов [23]. Во второй половине дня температура в травостое снижается и после заката сравнивается во всех зонах загрязнения. Высокое общее обилие беспозвоночных в импактной зоне также сохраняется по крайней мере до захода солнца за границу леса (19–21 ч местного времени в зависимости от тела учетов). Вероятно, это связано с питанием наиболее обильных групп (преимущественно сосущих фитофагов) в верхней части травостоя при наступлении благоприятных температурных условий. Дальнейшее снижение температуры ведет к уменьшению обилия беспозвоночных вплоть до минимальных значений после полуночи.

Таким образом, все три рассмотренные группы факторов (изменение состава и структуры травостоя, изменение трофической структуры сообществ беспозвоночных и изменение температурного режима в травостое) могут вести к модификации суточной динамики в импактной зоне СУМЗа. Сама модификация подтверждена уменьшением сходства кривых суточной динамики при приближении к заводу. Уменьшение отмечено не только для общего обилия, но и для сосущих фитофагов (см. табл. 2), для которых по результатам анализа линейной модели не было установлено влияние загрязнения на суточную динамику (отсутствие значимого взаимодействия факторов «зона» и «время суток», см. табл. 1). Тем не менее величина изменений оказалась меньше, чем можно было бы ожидать исходя из масштаба трансформации сообществ. Оценки индекса SBD, полученные при сравнении сообществ фоновой и импактной зон,

в среднем не превышают единицы, т.е. половины от максимально возможной величины несходства (см. табл. 2 и Приложение, рис. S2). Относительно высокая согласованность суточной динамики в градиенте загрязнения подтверждает результаты, полученные ранее [29]. Вероятно, в значительной степени это обусловлено экотопической унификацией пробных площадей и единообразием (вследствие незначительной географической удаленности) погодных условий на них. Отметим, что во все рассмотренные годы погодные условия на рассматриваемой территории были близки к многолетней норме (см. Приложение, рис. S3). В то же время оценки индекса SBD могут быть несколько смещены из-за того, что учеты в разных зонах в ряде случаев были проведены в разные дни (см. Приложение, табл. S1). Это могло привести к некоторой погрешности вследствие динамики погодных условий. Кроме того, относительно высокая согласованность суточной динамики беспозвоночных травостоя в разных зонах может иметь в основе действие эндогенных внутриклеточных механизмов [3–7], обсуждение которых, впрочем, выходит за рамки данного исследования.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Под действием промышленного загрязнения суточная динамика сообществ беспозвоночных травостоя претерпела изменения. В импактной зоне сильно увеличены общее обилие и обилие ряда групп (сосущих и грызущих фитофагов) во второй половине суток. В результате сходство формы кривых суточной динамики в фоновой и импактной зонах значимо уменьшилось. В остальных рассмотренных трофических группах изменения менее выражены. Наиболее вероятные причины модификации суточной динамики в импактной зоне – общая деградация травостоя (среды обитания беспозвоночных), дестабилизация температурного режима в нем, а также изменение состава и структуры самих сообществ беспозвоночных. Полученные результаты подтверждают выдвинутую гипотезу о возможности модификации суточной динамики беспозвоночных травостоя в условиях промышленного загрязнения.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю признательность М.П. Золотареву, А.И. Ермакову и М.Е. Гребенникову (ИЭРИЖ УрО РАН) за их нелегкий труд в полевых условиях; Д.В. Нестерковой, Е.Л. Воробейчуку, Е.А. Бельской, Ю.А. Давыдовой (ИЭРИЖ УрО РАН), а также М.В. Козлову (ун-т г. Турку,

Финляндия) и анонимному рецензенту за участие в обсуждении статьи и предложения по ее улучшению.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена как составная часть НИОКР 122021000076-9 в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Решением Комиссии по биоэтике ИЭРИЖ УрО РАН (протокол №13 от 01.11.2022) разрешения Комиссии использовать материалы или данные, собранные ранее даты создания в ИЭРИЖ УрО РАН Комиссии по биоэтике (т.е. ранее 14.05.2020), не требуется.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Чернов Ю.И., Руденская Л.В. Комплекс беспозвоночных – обитателей травостоя как ярус животного населения // Зоол. журн. 1975. Т. 54. № 6. С. 884–894.
2. Чернышев В.Б. Суточные ритмы активности насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1984. 216 с.
3. Ehret C.F., Trucco E. Molecular models for the circadian clock: I. The chronon concept // J. of Theoretical Biology. 1967. V. 15. № 2. P. 240–262.
4. Sweeney B.M. A physiological model for circadian rhythms derived from the *Acetabularia* rhythm paradoxes // Internat. J. of Chronobiology. 1974. V. 2. № 1. P. 25–33.
5. Njus D., Sulzman F.M., Hastings J.W. Membrane model for the circadian clock // Nature. 1974. V. 248. № 5444. P. 116–120.
6. Driessche T.V. Circadian rhythms and molecular biology // Biosystems. 1975. V. 6. № 3. P. 188–201.
7. Pavlidis T. Populations of interacting oscillators and circadian rhythms // J. of Theoretical Biology. 1969. V. 22. № 3. P. 418–436.
8. Danilevsky A.S., Goryshin N.I., Tyschchenko V.P. Biological rhythms in terrestrial arthropods // Annual Review of Entomology. 1970. V. 15. P. 201–244.
9. Aschoff J. Exogenous and endogenous components in circadian rhythms // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1960. V. 25. P. 11–28.
10. Brown F.A. The biological clock phenomenon: Exogenous timing hypothesis // J. of Interdisciplinary Cycle Research. 1983. V. 14. № 2. P. 137–162.
11. Куликов Н.И. Суточная динамика членистоногих в агроценозах зерновых культур // Экология. 1994. № 6. С. 35–43.
12. Молодова Л.П. Динамика жесткокрылых-хортобионтов на некоторых сельскохозяйственных культурах // Экология. 1984. № 1. С. 81–82.
13. Литвинова Н.Ф., Гусева В.С., Крыгин А.Ю. Суточная динамика беспозвоночных в травостое крупнотравной саванны // Зоол. журн. 1982. Т. 61. № 6. С. 945–947.
14. Calkins C.O., Manglitz G.R. Seasonal changes in daily activity periods of the sweetclover weevil // J. of Economic Entomology. 1968. V. 61. № 2. P. 391–394.
15. Doria H.B., Ferreira M.B., Rodrigues S.D. et al. Time does matter! Acute copper exposure abolishes rhythmicity of clock gene in *Danio rerio* // Ecotoxicology and Environmental Safety. 2018. V. 155. P. 26–36.
16. Sabbar M., Dkhissi-Benyahya O., Benazzouz A. et al. Circadian clock protein content and daily rhythm of locomotor activity are altered after chronic exposure to lead in rat // Frontiers in Behavioral Neuroscience. 2017. V. 11. P. 1–14.
17. Xiao B., Chen T.-M., Zhong Y. Possible molecular mechanism underlying cadmium-induced circadian rhythms disruption in zebrafish // Biochemical and Biophysical Research Communications. 2016. V. 481. № 3. P. 201–205.
18. Jiménez-Ortega V., Cardinali D.P., Fernández-Mateos M.P. et al. Effect of cadmium on 24-hour pattern in expression of redox enzyme and clock genes in rat medial basal hypothalamus // BioMetals. 2010. V. 23. P. 327–337.
19. Algarve T.D., Assmann C.E., Aigaki T. et al. Parental and preimaginal exposure to methylmercury disrupts locomotor activity and circadian rhythm of adult *Drosophila melanogaster* // Drug and Chemical Toxicology. 2020. V. 43. № 3. P. 255–265.
20. Нестерков А.В. Признаки восстановления сообществ беспозвоночных травостоя после снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2022. № 6. С. 468–478. [Nesterkov A.V. Recovery signs in grass-stand invertebrate communities after a decrease in copper-smelting emissions // Russ. J. Ecol. 2022. V. 53. № 6. P. 553–564.]
21. Нестерков А.В., Воробейчик Е.Л. Изменение структуры населения беспозвоночных-хортобионтов под действием выбросов медеплавильного завода // Экология. 2009. № 4. С. 303–313. [Nesterkov A.V., Vorobeichik E.L. Changes in the structure of chortobiont invertebrate community exposed to emissions from a copper smelter // Russ. J. Ecol. 2009. V. 40. № 4. P. 286–296.]

22. Hunter B.A., Johnson M.S., Thompson D.J. Ecotoxicology of copper and cadmium in a contaminated grassland ecosystem. I. Soil and vegetation contamination // *J. of Applied Ecology*. 1987. V. 24. № 2. P. 573–586.
23. Золотарев М.П., Нестерков А.В. Паукообразные (Aranei, Opiliones) лугов: реакция на загрязнение выбросами Среднеуральского медеплавильного комбината // *Экология*. 2015. № 1. С. 48–56. [Zolotarev M.P., Nesterkov A.V. Arachnids (Aranei, Opiliones) in meadows: Response to pollution with emissions from the Middle Ural Copper Smelter // *Russ. J. Ecol.* 2015. V. 46. № 1. P. 81–88.]
24. Нестерков А.В., Гребенников М.Е. Сообщества моллюсков лугового травостоя в условиях снижения выбросов медеплавильного производства // *Экология*. 2020. № 6. С. 471–480. [Nesterkov A.V., Grebenников M.E. Grassland land snail communities after reduction of emissions from a copper smelter // *Russ. J. Ecol.* 2020. V. 51. № 6. P. 578–588.]
25. Нестерков А.В. Реакция моллюсков луговых сообществ на выбросы Среднеуральского медеплавильного завода // *Сибирский экологич. журн.* 2013. № 6. С. 891–899.
26. Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонтов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
27. Нестерков А.В., Нестеркова Д.В. Реакция населения беспозвоночных оstepненных и пойменных лугов на выбросы Карабашского медеплавильного завода // *Экология*. 2023. № 6. С. 470–480. [Nesterkov A.V., Nesterkova D.V. The response of the invertebrate communities of steppe and floodplain meadows to emissions from the Karabash Copper Smelter // *Russ. J. Ecol.* 2023. V. 54. № 6. P. 542–552.]
28. Perner J., Voigt W., Bährmann R. et al. Responses of arthropods to plant diversity: Changes after pollution cessation // *Ecography*. 2003. V. 26. № 6. P. 788–800.
29. Нестерков А.В., Воробейчик Е.Л. Влияние промышленного загрязнения на суточную динамику обилия беспозвоночных-хортобионтов // *Естественные науки*. 2010. № 3. С. 107–112.
30. Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю. Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период снижения его выбросов // *Почвоведение*. 2017. № 8. С. 1009–1024.
31. Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В. и др. Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // *Экология*. 2014. № 6. С. 448–458. [Vorobeichik E.L., Trubina M.R., Khamtemirova E.V. et al. Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions // *Russ. J. Ecol.* 2014. V. 45. № 6. P. 498–507.]
32. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. <http://www.R-project.org/>.
33. Wickham H. *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. New York: Springer-Verlag, 2016. 260 p.
34. Tremblay A., Ransijn J. *LMEConvenienceFunctions: Model selection and post-hoc analysis for (G)LMER models*. R package version 3.0. <https://CRAN.R-project.org/package=LMEConvenienceFunctions>.
35. Hothorn T., Bretz F., Westfall P. Simultaneous inference in general parametric models // *Biometrical J.* 2008. V. 50. № 3. P. 346–363.
36. Sarda-Espinosa A. *dtwclust: Time series clustering along with optimizations for the dynamic time warping distance*. R package version 5.5.12. <https://CRAN.R-project.org/package=dtwclust>.
37. Meyer D., Buchta C. *proxy: Distance and similarity measures*. R package version 0.4–27. <https://CRAN.R-project.org/package=proxy>.
38. Paparrizos J., Gravano L. *k-Shape: Efficient and accurate clustering of time series* // Proceedings of the 2015 ACM SIGMOD International conference on management of data: Association for Computing Machinery. 2015. P. 1855–1870.
39. Canty A., Ripley B. *boot: Bootstrap R (S-plus) functions*. R package version 1.3-28.1. <https://cran.r-project.org/web/packages/boot/index.html>.
40. Begueria S., Vicente-Serrano S.M. *SPEI: Calculation of the standardised precipitation-evapotranspiration index*. R package version 1.7. <https://CRAN.R-project.org/package=SPEI>.
41. Расписание погоды. Информация о погодных условиях метеостанции г. Ревда (синоптический индекс станции – 28430). <https://www.rp5.ru>.
42. Zvereva E.L., Kozlov M.V. Responses of terrestrial arthropods to air pollution: A meta-analysis // *Environmental Science and Pollution Research*. 2010. V. 17. № 2. P. 297–311.
43. Николаева Н.В., Нестерков А.В. Состав и обилие тлей (Homoptera, Aphidoidea) в травостое на территориях с разным уровнем воздействия выбросов медеплавильного завода // *Окружающая среда и устойчивое развитие регионов: новые методы и технологии исследований / Под ред. Скворцова Э.В., Роговой Т.В.* Казань: Бриг, 2009. С. 242–246.
44. Woodcock B.A., Pywell R.F. Effects of vegetation structure and floristic diversity on detritivore, herbivore and predatory invertebrates within calcareous grasslands // *Biodiversity and Conservation*. 2010. V. 19. № 1. P. 81–95.
45. Haddad N.M., Crutsinger G.M., Gross K. et al. Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure // *Ecology Letters*. 2009. V. 12. № 10. P. 1029–1039.

46. Zvereva E.L., Kozlov M.V. Changes in the abundance of vascular plants under the impact of industrial air pollution: A meta-analysis // *Water, Air and Soil Pollution*. 2012. V. 223. P. 2589–2599.
47. Хантемирова Е.В. Состав и структура луговых ценозов в градиенте загрязнения выбросами медеплавильного завода на Среднем Урале // *Флора и растительность антропогенно нарушенных территорий: Сборник научн. тр. Кемеровского отд. Русского ботанич. об-ва: «Ирбис»*, 2010. С. 61–63.
48. Schaffers A.P., Raemakers I.P., Sýkora K.V. et al. Arthropod assemblages are best predicted by plant species composition // *Ecology*. 2008. V. 89. № 3. P. 782–794.
49. Reid A.M., Hochuli D.F. Grassland invertebrate assemblages in managed landscapes: Effect of host plant and microhabitat architecture // *Austral Ecology*. 2007. V. 32. № 6. P. 708–718.
50. Denno R.F. Influence of habitat structure on the abundance and diversity of planthoppers // *Planthoppers: Their ecology and management* / Eds. Denno R.F., Perfect T.J. Boston, MA: Springer US, 1994. P. 140–159.
51. Wenninger E.J., Inouye R.S. Insect community response to plant diversity and productivity in a sagebrush-steppe ecosystem // *J. of Arid Environments*. 2008. V. 72. № 1. P. 24–33.
52. Belskii E., Belskaya E. Thermal effect of the Middle Ural copper smelter (Russia) and growth of birch leaves // *Environmental Science and Pollution Research*. 2021. V. 28. № 20. P. 26064–26072.

## CIRCADIAN DYNAMICS OF GRASS STAND INVERTEBRATE COMMUNITIES EXPOSED TO EMISSIONS FROM THE MIDDLE URAL COPPER SMELTER

A. V. Nesterkov<sup>a</sup>, \*

<sup>a</sup>*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences,  
Russia 620144 Yekaterinburg*

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

**Abstract** — The study investigated the circadian dynamics of the invertebrate communities in the meadow grass stands along the pollution gradient of the Middle Ural Copper Smelter (the main pollutants are SO<sub>2</sub> and heavy metals). In the most polluted area, the abundance of invertebrates in the upper part of the grass stand increases in the second half of the day, both in total (1.9 times) and in the groups of herbivores, both sucking (3.2 times) and chewing (2.2 times). This leads to a significant decrease in the similarity of the shape of the curves of circadian dynamics in the background and most polluted areas. In the other trophic groups considered, circadian changes are less pronounced. The obtained results confirm the hypothesis about modification of circadian dynamics of grass stand invertebrates under industrial pollution. The most probable reasons for the changes are general degradation of invertebrate habitat, destabilization of temperature regime in it, as well as changes in the composition and structure of invertebrate communities themselves.

**Keywords:** circadian dynamics, relative abundance, meadow communities, phytophages, zoophages, industrial pollution, metallurgical enterprise