

УДК 504.53.054:504.74.054:574.24:598.21.9:621.039:7

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ПАРАМЕТРОВ: АДАПТАЦИЯ К ТОКСИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ

© 2001 г. В. С. Безель, В. Н. Позолотина, Е. А. Бельский, Т. В. Жуйкова

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила в редакцию 12.02.2001 г.

Обсуждаются некоторые механизмы адаптации природных популяций к токсическим факторам среды. На примере одуванчика лекарственного и птиц-дуплогнездников показано, что увеличение variability показателей воспроизводства, обусловленное химическим загрязнением среды, способствует сохранности в популяции особей, максимально приспособленных к изменениям природно-климатических условий. Возросшая variability репродуктивных параметров может вызвать повышенную элиминацию неполноценных особей. Обусловленные этим энергетические потери являются платой за возможность поддержания численности популяции в химически деградированной среде.

Ключевые слова: экотоксикология, адаптация, тяжелые металлы, популяции животных и растений, изменчивость, воспроизводство.

Проблема функционирования природных систем в условиях токсического загрязнения среды – центральная в экологической токсикологии. Наблюдения показывают, что в природных условиях при токсическом загрязнении среды редко удается обнаружить те признаки поражения организмов, которые диагностируются у этого вида в лабораторном или виварном эксперименте (“Растения ...”, 1983; Безель, 1987; Покаржевский и др., 2000). Очевидно, что поддержание гомеостаза в природных системах обеспечивается не только адаптационными способностями отдельных организмов, реализуемыми через коррекцию биохимических и физиологических процессов, но и популяционными механизмами.

Фундаментальной основой популяционной адаптации как животных, так и растений являются исходная гетерогенность и функциональная разнокачественность особей в популяции. Под популяционной адаптацией к химическому загрязнению среды следует понимать способность природных популяций животных и ценопопуляций растений нормально функционировать, поддерживая свое обилие. Механизмы адаптации реализуются путем отбора наиболее резистентных к конкретному токсическому фактору или более плодовитых особей, а также за счет миграционных процессов со смежных территорий.

В настоящей работе обобщаются данные исследований популяций растений и животных с целью анализа общих закономерностей, обеспечивающих их адаптацию к условиям химического загрязнения среды обитания. В качестве меры адаптированности к действию токсических фак-

торов среды рассмотрены показатели воспроизводства в популяциях растений и животных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Используемый материал получен в результате исследований природных экосистем Среднего Урала, подверженных токсическому загрязнению тяжелыми металлами. Объектом изучения были ценопопуляции одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* s.l.), длительно произрастающие на участках, почвенно-растительный покров которых в различной степени загрязнен тяжелыми металлами. Вид полиморфный. На всех участках преобладали две морфологические формы: *T. off. f. dahlstedtii* Lindb. fil. и *T. off. f. pectiniforme* Lindb. fil. (“Определитель...”, 1994), которые четко различаются в генеративной фазе по рассеченности листовой пластинки (Безель и др., 1998 б). Тип почв среднеподзолистый, почвенная кислотность варьирует в нейтральной и слабощелочной областях (рН от 6.6 до 8.7). Геоботанические условия на площадках были идентичны, за исключением уровня их загрязнения тяжелыми металлами (цинк, медь, свинец, кадмий). Содержание элементов в пробах почв (горизонт А1) после экстракции подвижных форм определяли методом атомно-абсорбционной спектроскопии.

Оценку жизнеспособности семенного потомства растений проводили в лабораторных условиях. Для опыта брали семена с десяти родительских растений каждой формы из всех исследованных ценопопуляций. Семена проращивали в дистиллированной воде в течение 30 дней, фикси-

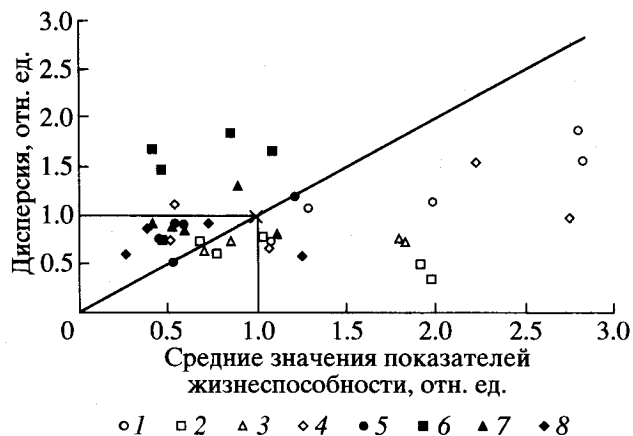


Рис. 1. Зависимость дисперсии показателей жизнеспособности семенного потомства *T. officinale* s.l. от их средних значений.

1–4 – *T. off. f. dahlstedtii*: 1 – Е, 2 – В, 3 – Всх, 4 – Дл.к.; 5–8 – *T. off. f. pectinatiforme*: 5 – Е, 6 – В, 7 – Всх, 8 – Дл.к.

руя следующие показатели жизнеспособности семян: энергию прорастания (Е), всхожесть (Всх), выживаемость одномесячных проростков (В), длину корня (Дл. к.) и показатель листообразования (количество проростков с настоящим листом в % от числа выживших – Л). Полученные данные статистически обработаны с определением средних значений и их дисперсии.

Другим объектом исследования были мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*) и большая синица (*Parus major*). Показатели воспроизводства птиц-дуплогнездников изучали в трех зонах (импактная, буферная и фоновая) с различными уровнями загрязнения теми же металлами. У птиц, заселявших искусственные гнездовья в каждой зоне, регистрировали: 1) качество яиц в кладке (их объем); 2) размер кладки (количество яиц на гнездо); 3) размер выводка (количество слетков на инкубированную кладку); 4) массу птенцов перед вылетом из гнезда, характеризующую их энергообеспеченность и перспективы выживания при переходе к самостоятельной жизни.

Градиент общего химического загрязнения на участках определяли в относительных единицах через суммарную токсическую нагрузку, которая изменялась для одуванчика от 1 до 33 отн. ед. и для птиц – от 1 до 4.6 отн. ед. Подробное описание площадок с искусственными гнездовьями, мест произрастания ценопопуляции одуванчика и общая характеристика полученного материала опубликованы ранее (Безель и др., 1998 а, б).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

1. Вариабельность популяционных показателей

Изменчивость показателей воспроизводства в природных популяциях может рассматриваться в качестве важнейшего критерия способности живых организмов к адаптации при смене условий внешней среды. Часто при оценке варьирования признака используют коэффициент вариации (CV), определяемый как отношение среднеквадратичного отклонения признака к его среднему значению. Однако в случае возможной их взаимной корреляции этот показатель прямо не отражает величину возможных отклонений отдельных вариантов (a_i) от среднего значения (a). Для обсуждаемой нами решающее значение имеет абсолютное отклонение признаков (дисперсия σ). С этих позиций рассмотрим связь между величиной показателей воспроизводства и их дисперсией. Для сравнения различных по величине и размерности показателей проведено нормирование к соответствующим значениям, полученным на фоновом участке, т.е. на фоновом участке все величины приняты равными единице. Показатели остальных участков выражены в долях от этого значения.

При строгой пропорциональности между этими показателями, выраженными в относительных единицах, имеет место линейная зависимость ($a = \sigma$). Это значит, что вызванное токсическим действием увеличение или снижение средних показателей (a) сопровождается пропорциональным изменением их дисперсии (σ). Точки, расположенные в области ниже этой линейной зависимости, означают, что вызванные изменением условий существования увеличение или снижение средних значений популяционных параметров сопровождаются непропорционально меньшим снижением их вариабельности. Наоборот, область, расположенная выше зависимости ($a = \sigma$), описывает такие популяционные процессы, в результате которых изменение параметров сопровождается непропорциональным увеличением вариабельности.

Подобное различие в ответе природных популяций на токсическое загрязнение среды иллюстрируют данные по жизнеспособности семенного потомства одуванчика. На рис. 1 представлена связь дисперсии показателей семенного воспроизводства и их средних значений в относительных единицах у обеих форм *T. officinale* s.l. Видно, что *T. off. f. pectinatiforme* при проращивании в дистиллированной воде характеризуется меньшими показателями Е, Всх, В, Дл. к. и Л семян, собранных с растений на наиболее загрязненных участках. Вместе с тем во всем диапазоне токсической нагрузки дисперсии этих показателей остаются, как правило, выше линии $a = \sigma$, т.е. при снижении показателей воспроизводства, вызванных увеличением загрязненности почв, непропорциональ-

но возрастает их вариабельность (Жуйкова и др., 1999). Иная зависимость отмечена для формы *T. off. f. dahlstedtii*, у которой на наиболее загрязненных участках более высокое качество семян. Важно, что в отличие от *T. off. f. pectinatiforme* дисперсия этих показателей непропорционально снижается по мере возрастания токсической нагрузки на родительские растения, обуславливая тем самым более узкий диапазон вариабельности признаков (см. рис. 1).

Проблема адаптации живых организмов к токсическим факторам среды связана с популяционным характером зависимости “доза–эффект”. Гетерогенность природных популяций, состоящих из системы физиологически и функционально различных субпопуляций, неизбежно проявляется в различной реакции этих группировок на действие токсических факторов (Безель и др., 1998 а). Выше мы отмечали, что в экотоксикологической зависимости “доза–эффект” можно выделить три диапазона действующего токсического фактора. При низких уровнях воздействия различия в чувствительности внутривидовых группировок несущественны. В этих условиях популяция сохраняет неизменными структуру и жизнеспособность, а вариабельность популяционных параметров остается на уровне фоновой, отражающей ее приспособленность к условиям нормального функционирования.

При высоких уровнях токсической нагрузки наблюдаются сильное поражение всех групп организмов и элиминация пораженных особей при минимальной вариабельности признаков жизнеспособности. Наибольший интерес представляет промежуточный диапазон токсических доз, при котором гетерогенность популяции, выраженная через различную толерантность организмов, проявляется в максимальной степени (рис. 2а). В этом диапазоне доз в силу отмеченной разнокачественности групп организмов лишь часть наиболее чувствительных к токсическому действию особей будет элиминироваться. В результате подобного отбора происходит адаптивное изменение структуры природных популяций. Изменение полового и возрастного состава может приводить к изменению динамики их численности. Таким образом, с ростом токсической нагрузки можно ожидать увеличение дисперсии показателей, обусловленное различием чувствительности субпопуляционных группировок.

На фоновых участках средние популяционные показатели, в том числе параметры воспроизводства, их естественная изменчивость закреплены в результате длительного эволюционного развития. Это обеспечивает стабильность существования популяции, гарантирующую адекватную ее реакцию на колебания условий естественной среды. Чаще всего вариабельность популяционных

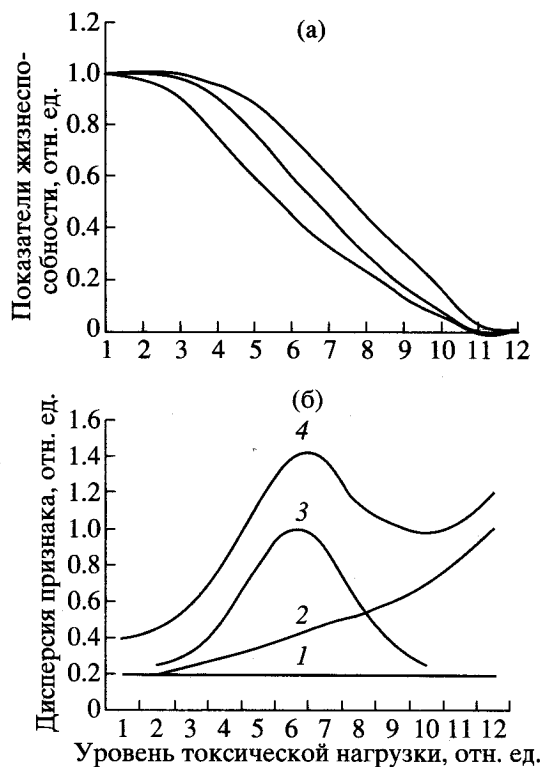


Рис. 2. Зависимость показателей жизнеспособности (а) и их дисперсий (б) от уровня токсической нагрузки: 1 – дисперсия признака при фоновых условиях; 2 – дисперсия, обусловленная химической деградацией среды; 3 – дисперсия, вызванная прямым токсическим влиянием (см. рис. 2а); 4 – результирующая дисперсия признака.

параметров соответствует нормальному закону распределения. Рассматриваемое нами химическое загрязнение среды выступает в качестве дополнительного, постоянно действующего фактора. В то же время на загрязненных территориях не может быть исключено воздействие “традиционных” природных факторов, постоянно влияющих на состав адаптированных к химическому стрессу популяций. В первом приближении можно считать, что при токсическом загрязнении среды результирующая вариабельность популяционных параметров состоит из дисперсии, связанной с влиянием токсического фактора $\sigma_T(P)$ на гетерогенную по толерантности популяционную систему, и дисперсии, обусловленной вариабельностью условий внешней среды σ_{cp} : $\sigma_{\Sigma} = \sigma_T(P) + \sigma_{cp}$.

Мы отмечали, что $\sigma_T(P)$ не монотонно зависит от уровня токсической нагрузки P (рис. 2б). Дисперсию условий среды σ_{cp} при отсутствии токсического влияния можно принять постоянной. В реальных условиях при достаточно высоких токсических нагрузках имеет место деградация природных экосистем, и прежде всего фитоценозов (Воробейчик, Хантемирова, 1994). С ней часто связана су-

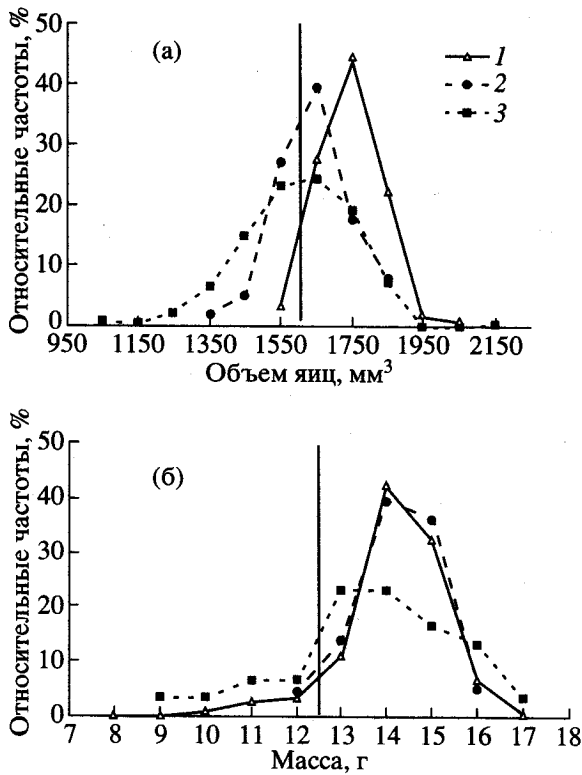


Рис. 3. Распределение объема яиц большой синицы (а) и массы слетков мухоловки-пеструшки (б) для фоновой и загрязненных территорий:

1 – фоновая; 2 – буферная; 3 – импактная территории.

щественная пессимизация среды обитания различных видов (сокращение видового состава и обилия компонентов фитоценозов, обеднение пищевых ресурсов, общая инсультация участков). Вызванная химической деградацией среды изменчивость популяционных параметров возрастает в градиенте токсического фактора, поэтому дисперсия, связанная со средой, также должна зависеть от уровня токсической нагрузки: $\sigma_{cp} = \sigma_{cp}(P)$. На рис. 2б схематично представлены эти компоненты и общая дисперсия токсического эффекта как функция величины токсической нагрузки.

Адаптивный ответ на такое совместное действие требует сохранности в популяционной структуре особей, приспособленных к условиям обычной среды (незагрязненной), а также возрастания доли организмов, обладающих повышенной резистентностью по отношению к конкретному токсическому фактору. Необходимость выполнения этих условий неизбежно приводит к возрастанию изменчивости важнейших параметров, определяющих жизнедеятельность популяции. Подобное увеличение вариабельности может происходить как при снижении средних популяционных показателей, так и при их возрастании. Таким образом, необходимость сохранения жизнеспособности в любых условиях “вынуждает” популяцию и в

случае влияния дополнительных экстремальных факторов (токсическое воздействие), приводящих к изменению средних показателей, сохранять в своем составе особи, соответствующие требованиям “нормальной” среды, искажая тем самым нормальное статистическое распределение значений параметров.

Можно считать, что адаптированная к токсическому влиянию популяция сохраняет тем большую способность адекватно реагировать на изменение “традиционных” природных условий, чем значительно перекрываются вариационные кривые параметров, характеризующих фоновую и подверженную загрязнению популяцию. При этом необходимо учесть, что наиболее ценными для жизнеспособности адаптированной к токсическому стрессу популяции будут те особи, которые максимально близки к модальному классу вариационного ряда параметров фона.

Формально меру такой адаптированности к условиям обычно изменчивых природных факторов можно выразить как $K = \sum (c_{фон} \cdot c_{имп})$. Суммирование выполняется по всем совпадающим для фоновой и загрязненной территорий классовым интервалам вариационных рядов; $c_{фон}$ и $c_{имп}$ – относительные частоты этих совпадающих классовых интервалов соответственно. Вводимый нами показатель K для максимально адаптированных популяций (полное совпадение вариационных кривых) равен: $K = \sum c_{фон}^2$.

В качестве примера рассмотрим изменение вариационных кривых объемов яиц большой синицы и веса птенцов-слетков мухоловки-пеструшки, обитающих на фоновой, умеренно (буферная) и сильно (импактная) загрязненных территориях (Безель и др., 1998 а). Из рис. 3 видно, что вариационные кривые в условиях токсического воздействия имеют левостороннюю асимметрию и частично перекрываются с фоновыми распределениями. Это позволяет оценить, в какой мере подобные изменения параметров яиц и слетков, вызванные влиянием токсических факторов, соответствуют условиям фоновой территории.

Рассчитав показатель K для рассматриваемых участков, можно установить, что на импактной территории когорта слетков мухоловки-пеструшки примерно на 37% менее адаптирована к условиям колебания естественных параметров среды, чем птенцы фоновой. В буферной зоне приспособленность не отличается от фона. Анализ объемов яиц у большой синицы показывает, что их соответствие условиям естественной среды снижается на буферной и импактной территориях соответственно на 23% и 45% (рис. 4). Таким образом, под влиянием токсического стресса по мере снижения средних показателей объема яиц и массы слетков

у птиц-дуплогнездников мы отмечаем уменьшение адаптированности по этим признакам.

Вместе с тем в некоторых случаях в процессе такой адаптации отмечают достоверное улучшение ряда популяционных параметров, в том числе показателей воспроизводства. Нами отмечено, что по качеству семян две морфологические формы одуванчика лекарственного, составляющие единую ценопопуляцию, по-разному реагируют на влияние токсического фактора (Жуйкова и др., 1998, 1999). Энергия прорастания и всхожесть семян, выживаемость проростков, а также показатели листообразования и длины корней у *T. off. f. pectinatiforme* и *T. off. f. dahlstedtii* отличаются на участках, загрязненных в различной степени. Жизнеспособность семян первой формы по мере увеличения токсической нагрузки закономерно снижается, а вариабельность показателей возрастает. Иначе обстоит дело с *T. off. f. dahlstedtii*, у которой показатели жизнеспособности семян с загрязненных участков характеризуются высокими значениями (см. рис. 1), при этом дисперсии этих показателей снижаются непропорционально (Жуйкова и др., 1998). Тот факт, что на загрязненных участках *T. off. f. dahlstedtii* не вытесняет полностью вторую форму, говорит о том, что последняя может оказаться более резистентной как к повышенным концентрациям металлов, так и к влиянию иных факторов среды.

Естественно, что характер изменения вводимого нами параметра адаптации *K*, определенно для всей совокупности изученных показателей, должен изменяться по-разному для двух форм в градиенте токсической нагрузки (рис. 5). Средние значения показателей семенного воспроизводства и соответствующие им *K* на фоновом участке приняты равными единице. У *T. off. f. pectinatiforme* по мере уменьшения средних значений закономерно снижается и мера адаптированности растений к возможным колебаниям природных условий. У другой формы (*T. off. f. dahlstedtii*) увеличиваются практически все показатели жизнеспособности, однако и в этом случае адаптированность семенного потомства к изменениям "традиционных факторов" закономерно снижается.

2. Элиминация из популяции ослабленных особей

Обусловленное токсическим влиянием изменение вариабельности важнейших популяционных параметров может иметь следствием явления иного характера. Речь идет об элиминации из популяции маргинальных особей, не отвечающих требованиям среды и, следовательно, не способствующих поддержанию популяционной численности. В этих случаях можно говорить о наличии некоторого диапазона значений, выход за критические границы которого приводит к изъятию из популяции части неполноценных особей. Такой отсев



Рис. 4. Изменение показателей адаптированности (*K*) для слетков мухоловки-пеструшки (I) и яиц большой синицы (II) при токсическом загрязнении среды: 1 – фоновая; 2 – буферная; 3 – импактная территории.

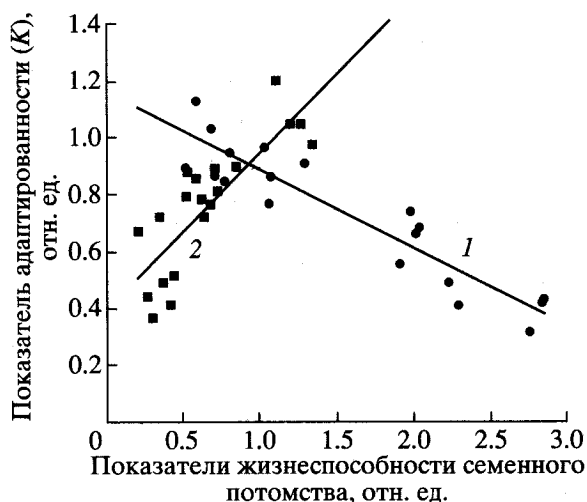


Рис. 5. Зависимость показателя адаптированности (*K*) от качества семенного потомства *T. off. f. dahlstedtii* (1) и *T. off. f. pectinatiforme* (2).

крайних вариантов отмечен многими исследователями: для яиц большой синицы, полярной крачки (Мянд, 1988), грача (Болотников и др., 1985). Известно, что мелкие яйца часто не проклеиваются, а выплывшие из них птенцы отстают в развитии. Нами (Безель и др., 1998 а) показано, что доля мелких, неполноценных яиц у большой синицы в импактной зоне составила $36.2 \pm 4.8\%$ при $11.5 \pm 1.5\%$ на фоновой территории (см. рис. 3а).

Из популяции элиминируются птенцы, низкие весовые характеристики которых на момент вылета из гнезда не позволяют им продолжать самостоятельную жизнь (Бельский и др., 1995а,б). Анализ птенцов перед вылетом показал, что у мухоловки-пеструшки распределение слетков по массе на всех участках имеет левостороннюю асимметрию (см. рис. 3б). При этом доля птенцов с низким

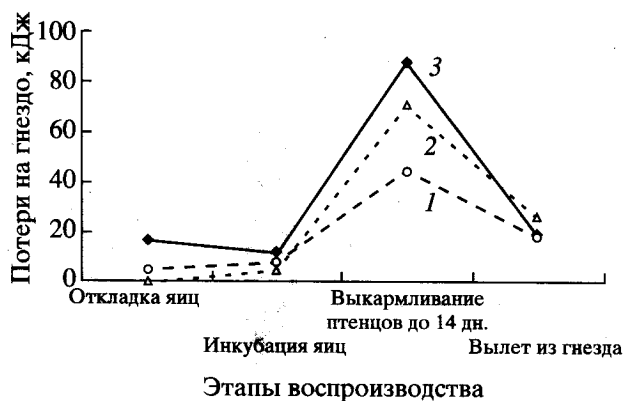


Рис. 6. Энергетические потери в процессе размножения мухоловки-пеструшки на фоновой и загрязненной территориях:

1 — фоновая; 2 — буферная; 3 — импактная территории.

показателем (12.5 г — критическое значение) в загрязненных зонах достоверно выше, чем в контроле (соответственно 15.3 ± 4.8 и $5.5 \pm 1.3\%$). Отметим одно обстоятельство, частично компенсирующее негативное влияние загрязнения среды. В условиях ограниченности кормовых ресурсов наряду с прямым токсическим действием, характерным для зоны сильного загрязнения, гибель ослабленных птенцов способствует выживанию оставшихся в выводке. По нашим данным (Безель и др., 1998), в импактной зоне масса птенцов мухоловки-пеструшки из малых выводков (менее 4 птенцов в гнезде) равна $14.72 \pm 0.19 \text{ г}$, что достоверно превышает показатель для средних и крупных выводков (4 и более птенцов), где средняя масса равна $13.63 \pm 0.33 \text{ г}$.

Мы не исключаем также, что наличие в гнездах на загрязненных участках большого числа ослабленных слетков связано не только с прямым токсическим влиянием на взрослых птиц и птенцов, но и с опосредованным воздействием на родительские пары. Возможно, что имеет место преимущественное вытеснение на нарушенные территории менее конкурентоспособных взрослых особей. Опосредованное в этом случае влияние химического загрязнения реализуется через те же популяционные механизмы.

Такое же изменение доли полноценных семян отмечено в потомстве *T. officinale* s.l. с загрязненных участков. Посемейный анализ развития проростков до стадии “настоящего” листа показал, что в различных вариантах доля таких семей колеблется от 0 до 72%. Можно условно выделить семьи с низким (менее 20%) и высоким (более 20%) показателями листообразования. В семенной генерации *T. off. f. dahlstedtii* на фоновом участке отношение семей с такими уровнями листообразования составляло 6 : 4, у *T. off. f. pectinatiforme* — 3 : 7. На загрязненных участках наблюдали противопо-

ложную картину: более высокие показатели за счет элиминации из семенного потомства слабых проростков отмечены у *T. off. f. dahlstedtii* и подавление листообразования — у второй формы (Позолотина и др., 2000). Аналогичные результаты получены при посемейном анализе длины корней проростков.

Приводимые данные можно рассматривать как некоторую селекцию, в результате которой в ценопопуляциях на загрязненных участках закрепляются растения формы *T. off. f. dahlstedtii*, обладающие лучшими ростовыми качествами. В случае *T. off. f. pectinatiforme* при общей низкой жизнеспособности семян они оказались устойчивы к провокационному воздействию металлов (Жуйкова и др., 1999). Именно это обстоятельство позволяет обеим формам сосуществовать в условиях токсической нагрузки.

У птиц-дуплогнездников использованные нами критические значения носят объективный характер (минимальная масса слетков или объем яиц), а в случае одуванчика критические параметры листообразования и длины корней выбраны произвольно. Несмотря на это, в обоих случаях нельзя отрицать существование некоторых объективно действующих популяционных механизмов. С одной стороны, они ответственны за изменение варибельности показателей, а с другой — приводят к повышенной элиминации крайних вариантов. Тем самым обеспечивается сохранность той части популяции, которая способна к поддержанию численности при возможных колебаниях “естественных” природных и токсических факторов.

Процесс “очистения” от неполноценных особей позволяет оценить важную характеристику адаптации — популяционные потери в условиях воздействия экстремальных факторов среды. При различии обсуждаемых параметров такую оценку лучше выразить в единых энергетических единицах. На рис. 6 представлены оценки энергетических потерь мухоловки-пеструшки в гнездовой период. Количество элиминированных яиц и птенцов пересчитывали в биомассу, используя среднюю для фоновой территории массу яиц и птенцов в возрасте 14 суток. Оценивая энергетическое содержание яиц и птенцов воробьиных, соответственно 1.1 и 1.7 ккал/г сырой массы (“Популяционная экология...”, 1982), вычисляли энергетические потери на гнездо. При этом не учитывали энергию синтеза биомассы и затраты на сбор корма родителями. В анализе использованы только успешные гнезда. Потери на стадии откладки яиц в загрязненных зонах рассчитаны от среднего размера кладки на фоновой территории. Этот показатель на стадии инкубации в каждой зоне определяли, вычитая среднее количество вылупившихся птенцов из среднего для данной зоны размера кладки. Потери на стадии выкарм-

ливания рассчитывали как разность между количеством вылетевших и вылупившихся птенцов. Потери в период перехода к самостоятельной жизни определяли долей птенцов с массой менее 12.5 г. Такая масса указывает на истощение птенцов и низкую вероятность их выживания (Бельский и др., 1995; Безель и др., 1998а).

По нашим данным, отмеченные энергетические потери в локальной группировке мухоловки-пеструшки на загрязненной территории в 1.5 раза выше, чем на фоновой. С учетом брошенных кладок этот показатель в импактной зоне еще больше. Повышенная элиминация яиц и птенцов фактически означает плату локальной группировки за возможность выращивания качественного потомства. Говоря о "качестве", мы упрощенно принимаем во внимание только массу птенцов, не учитывая влияния накопленных в организме токсикантов. Эта "плата за качество потомства" не означает "плату за возможность воспроизводства" локальной группировки, так как количество слетков у ряда видов (в частности, у мухоловки-пеструшки) недостаточно для воспроизводства численности на нарушенных территориях. Как отмечалось выше, существование таких видов в зоне сильного техногенного воздействия поддерживается за счет ежегодных миграций.

Таким образом, установлено, что одним из механизмов, обеспечивающих высокую адаптированность природных популяций животных и растений к химическому загрязнению среды обитания, является изменение variability важнейших популяционных параметров.

Отмеченное в популяциях птиц-дуплогнезdnиков и ценопопуляциях одуванчика лекарственного увеличение variability как результат химической пессимизации среды способствует сохранению особей, максимально приспособленных к изменению естественных условий. С другой стороны, снижение variability параметров означает частичную потерю популяцией способности на адекватную реакцию при колебаниях природно-климатических факторов.

Взросшая variability репродуктивных параметров может вызвать повышенную элиминацию неполноценных особей. Подобные потери являются платой за возможность поддержания численности популяции в химически деградированной среде.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 99-05-64587 и 01-04-96402).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Безель В.С. Популяционная экотоксикология млекопитающих. М.: Наука, 1987. 127 с.
- Безель В.С., Бельский Е.А. Репродуктивные показатели птиц-дуплогнезdnиков в условиях техногенного загрязнения среды обитания // Докл. РАН. 1994. Т. 338. № 4. С. 555–557.
- Бельский Е.А., Безель В.С., Поленц Э.А. Ранние стадии гнездового периода птиц-дуплогнезdnиков в условиях техногенного загрязнения // Экология. 1995а. № 1. С. 46–52.
- Бельский Е.А., Безель В.С., Ляхов А.Г. Характеристика репродуктивных показателей птиц-дуплогнезdnиков в условиях техногенного загрязнения // Экология. 1995б. № 2. С. 146–152.
- Безель В.С., Бельский Е.А., Мухачева С.В. К проблеме variability показателей воспроизводства в популяциях животных при токсическом загрязнении среды обитания // Экология. 1998а. № 3. С. 217–223.
- Безель В.С., Жуйкова Т.В., Позолотина В.Н. Структура ценопопуляций одуванчика и специфика накопления тяжелых металлов // Экология. 1998б. № 5. С. 376–382.
- Болотников А.М., Шураков А.И., Каменский Ю.Н., Добринский Л.Н. Экология раннего онтогенеза птиц. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. 228 с.
- Воробейчик Е.Л., Хантемирова Е.В. Реакция лесных фитоценозов на техногенное загрязнение: зависимость "доза-эффект" // Экология. 1994. № 3. С. 31–43.
- Жуйкова Т.В., Позолотина В.Н., Безель В.С. Изменчивость морфологических признаков и жизнеспособности семенного потомства *Taraxacum officinale* s.l. в условиях техногенной нагрузки // Жизнь популяции в гетерогенной среде. Ч. 2. Йошкар-Ола, 1998. С. 161–172.
- Жуйкова Т.В., Позолотина В.Н., Безель В.С. Разные стратегии адаптации растений к токсическому загрязнению среды тяжелыми металлами // Экология. 1999. № 3. С. 189–196.
- Мянд Р. Внутривидовая изменчивость птичьих яиц. Таллинн: Валгус, 1988. 195 с.
- Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука, 1994. 525 с.
- Позолотина В.Н., Безель В.С., Жуйкова Т.В. Механизмы адаптации к техногенному стрессу в ценопопуляциях растений (*Taraxacum officinale* s.l.) // Докл. РАН. 2000. Т. 371. № 4. С. 565–568.
- Популяционная экология зяблика. Л.: Наука, 1982. 299 с.
- Покаржевский А.Д., Ван Страален Н.М., Филимонова Ж.В., Зайцев А.С., Бутовский Р.О. Трофическая структура экосистем и экотоксикология почвенных организмов // Экология. 2000. № 3. С. 211–218.
- Растения в экстремальных условиях минерального питания: эколого-физиологические исследования. Под ред. М.Я. Школьника, Н.В. Алексеевой-Поповой. Л.: Наука, 1983. 176 с.