АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Развитие идей академика С.С.Шварца в современной экологии

«Наука»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт экологии растений
и животных

Развитие идей академика С.С.Шварца в современной экологии

Ответственный редактор
доктор биологических наук
О. А. ПЯСТОЛОВА

МОСКВА «НАУКА»
1991

УДК 574.591.5;574.581.5

Авторы:

В. Н. Большаков, Л. Н. Добринский, Б. С. Кубанцев,
В. Г. Ищенко, Г. В. Оленев, П. Л. Горчаковский,
О. Ф. Садыков, В. С. Безяев.

Развитие идей академика С. С. Шварца в современной экологии / В. Н. Большаков, Л. Н. Добринский, Б. С. Кубанцев и др.— М.: Наука, 1991.— 276 с.— ISBN 5-02-005864-5.

С именем академика С. С. Шварца связан прогресс в различных областях теоретической и прикладной экологии. Решение ряда практических задач (составление долгосрочных экологических прогнозов, экологическая экспертиза, управление популяциями растений и животных и т. п.) наиболее успешно осуществляется на основе представлений о функционировании естественных группировок живых организмов, разработанных С. С. Шварцем. В книге освещается путь становления С. С. Шварца как зоолога и эколога, характеризуется влияние его идей на формирование ряда разделов современной экологии.

Для зоологов, экологов, ботаников, преподавателей высшей школы, научных работников, связанных с решением проблем биогеоценологии, эволюции и охраны природы.

Табл. 12. Ил. 29. Библиогр.: 579 назв.

Progress in different spheres of theoretical and applied ecology over the last decades is closely related with the name of the academician S. S. Schwarz. Some problems of practice (such as long-termed ecological forecasting, ecological appraisal by experts, management of plant and animal populations, etc.) can be solved the most successfully based on the ideas about the functioning of natural groupings of organisms having been worked out by S. S. Schwarz.

The book shows the way of formation of S. S. Schwarz as a zoologist and ecologist and the role of his ideas in the development of progressive scientific directions, which he paid much attention to during his life. These are the problems of microevolution in animals, population ecology of rodents and amphibians, human ecology.

Рецензенты: *Ю. И. Новожилов, Л. Ф. Семериков*

Р $\frac{1907000000\text{-}312}{042(02)\text{-}91}$ 572-90, II полугодие

ISBN 5-02-005864-5

© Издательство «Наука», 1991

1. Вклад С. С. Шварца в современную экологию

Работы С. С. Шварца занимают выдающееся место в развитии экологической науки. На основе выдвинутых им идей и положений сформулированы новые направления в этой области знаний, такие, например, как химическая экология, экология человека, эволюционная экология и др. В данной главе книги мы попытались в конспективной форме осветить основные выводы, изложенные С. С. Шварцем в многочисленных статьях и монографиях. Некоторые из этих публикаций давно уже стали библиографической редкостью, что оправдывает их краткий «пересказ». В некоторых случаях мы сочли необходимым приводить из отдельных работ С. С. Шварца выдержки, точно соответствующие оригиналу.

История развития науки показывает примеры, свидетельствующие о большой роли таланта и организаторских способностей отдельных исследователей в становлении различных научных дисциплин. В области экологии одним из таких ученых был академик Станислав Семенович Шварц (рис. 1).

Станислав Семенович прожил короткую, но яркую жизнь ученого. Он родился 1 апреля 1919 г. в Днепропетровске; его детские и юношеские годы прошли в Ленинграде. Мать С. С. Шварца, Евгения Станиславовна, рано потерявшая мужа, сделала все для воспитания сына, развития его способностей и содействовала поискам сына своего призвания. Интерес к биологии появился у него в результате чтения литературы по широкому кругу вопросов. Кстати, он до последних дней жизни сохранил глубокий интерес к литературе, истории, философии, самым разным разделам естествознания, следил за всем, что появлялось в печати, всегда поражал своей широкой эрудицией и глубокими знаниями в областях, подчас далеких от своей основной профессии. Школьником он занимался в кружке юных зоологов при Ленинградском зоопарке, а затем при Зоологическом институте АН СССР.

В 1937 г., после окончания школы, Станислав Семенович поступает на биологический факультет Ленинградского университета. В те годы там преподавали такие выдающиеся ученые, как В. Л. Комаров, А. А. Ухтомский, Д. Н. Кашкаров, В. А. Догель, Г. Д. Карпеченко, Н. А. Буш и др., лекции которых оказали влияние на формирование его научных взглядов. Непосредственными учителями Станислава Семеновича были Д. Н. Кашкаров и П. В. Терентьев, от первого он воспринял интерес к общим теоретическим проблемам экологии, а от второго — строгий математический подход к изучаемым явлениям.

Война прервала обучение. Станислав Семенович уходит до-

бровольцем на фронт. После ранения и контузии во время боев под Ленинградом он был демобилизован; пережив блокаду, эвакуируется в Саратов, куда выехал университет. Сдав экстерном экзамены, С. С. Шварц работает некоторое время зоологом на Джангалинском противочумном пункте, а затем поступает в аспирантуру Ленинградского университета; в 1946 г. он защищает кандидатскую диссертацию на тему «Эффективность криптической окраски».

В том же году С. С. Шварц переезжает в Свердловск, и далее вся его научная деятельность связана с Институтом биологии, преобразованным им в 1965 г. в Институт экологии растений и животных, который стал ведущим экологическим научно-исследовательским учреждением. С. С. Шварц возглавлял группу зоологов, которая в 1952 г. получила статус лаборатории. Основываясь на обширных материалах, полученных при интенсивных исследованиях Урала и Западной Сибири, Станислав Семенович защитил в 1954 г. докторскую диссертацию на тему «Опыт экологического анализа некоторых морфофизиологических признаков наземных позвоночных». От руководителя небольшой лаборатории до директора крупного института — таков путь Станислава Семеновича на Урале. Вот основные вехи этого пути: 1954 г.— доктор наук; 1957 г.— профессор; 1966 г.— член-корреспондент АН СССР; 1970 г.— действительный член АН СССР; 1955 г.— директор института; 1970 г.— создатель и первый главный редактор журнала «Экология», редакционной коллегией которого С. С. Шварц руководил до последних дней жизни.

Член КПСС с 1958 г., Станислав Семенович Шварц вел большую общественную работу. В 1967 г. он награждается орденом Ленина, а в 1976 г.— орденом Октябрьской Революции. За научные заслуги ему была присуждена Академией наук СССР медаль им. А. Н. Северцова. С. С. Шварц — один из крупнейших экологов мира, чей вклад в советскую и мировую науку велик и многообразен. Его преждевременная смерть (12 мая 1976 г.) прервала активную деятельность ученого и прекрасного человека.

Несмотря на огромное влияние основополагающих идей крупных ученых, развитие этих идей, их фактическое обоснование, пропаганда и воплощение в практику хозяйственной деятельности человека под силу лишь большому и слаженно работающему коллективу ученых. Именно поэтому С. С. Шварц отдавал много сил и времени созданию на Урале школы зоологов, которая получила признание не только среди специалистов нашей страны, но и за рубежом.

Несмотря на то что экология — одна из наиболее интенсивно развивающихся биологических дисциплин, призванная решать главнейшие задачи практики (пути создания измененного органического мира, разработка принципов охраны окружающей среды) и теории (эволюционное учение, энергетика живой природы), строгого и общепринятого определения этой научной дисциплины пока еще нет (Шварц, 1970а). Тем не менее специфичность

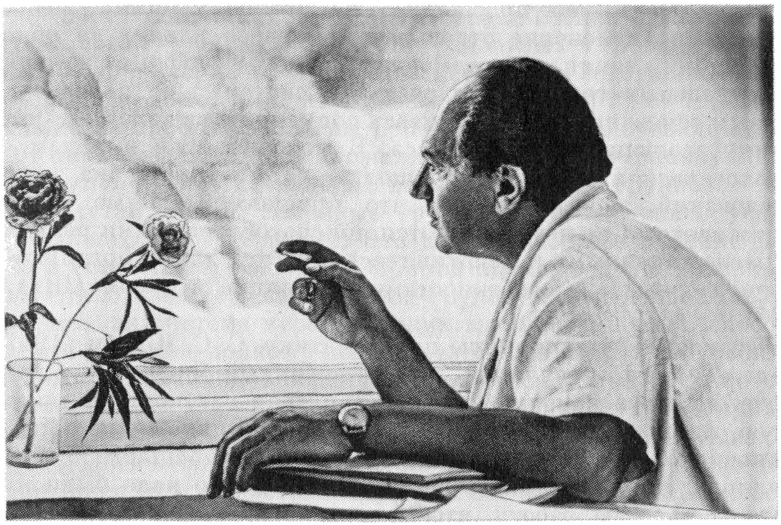

Рис. 1. Академик С. С. Шварц

собственно экологической проблематики и методологии несомненна: экология занимается исследованием законов, управляющих жизнью организмов в естественной среде обитания (Шварц, 1967а). В настоящее время большинство советских экологов понимают под экологией науку о популяциях. Ускорение процесса перемещения центра внимания в экологических исследованиях с особи на популяцию обусловлено работами Элтона и Боденхаймера (Ch. Elton, 1930; Bodenheimer, 1958), Н. П. Наумова (1963), Э. Макфедьена (1965) и др. Почетное место среди этих работ занимает цикл исследований С. С. Шварца, который под популяцией понимал элементарную совокупность особей, обладающую всеми необходимыми условиями для самостоятельного существования и развития в течение неограниченно длительного промежутка времени и способную адаптивно реагировать на изменения внешней среды (Шварц, 1960, 1962,а,б, 1967а, 1969а, 1970б, 1972а, 1973а,б). При этом он всегда подчеркивал, что популяцию нужно рассматривать в качестве элементарной формы существования вида, элементарной биохорологической структурной единицы вида (Шварц, 1967б, 1972а). Временно изолированные внутрипопуляционные группировки животных, не обладающие полнотой свойств, обеспечивающих поддержание численности вида в процессе смены принципиально неограниченного числа поколений, С. С. Шварц предлагал именовать микропопуляциями. Способность к неограниченному длительному самостоятельному существованию и развитию — единственный объективный критерий, дающий возможность принципиального отграничения популяций (форм существования вида) от микропопуляций.

Популяционно-генетические исследования позволили сформу-

лировать очень важное положение о том, что популяция — целостная система (изменение отдельных генотипов влияет на общий генофонд популяции, но и изменение общего генофонда изменяет роль отдельных генотипов в развитии системы). Это позволяет с полным основанием рассматривать популяцию как элементарную единицу эволюционного процесса. К подобным же выводам, но с экологических позиций, пришел и С. С. Шварц на основе исследований, показывающих, что приспособительные особенности животных не исчерпываются приспособительными реакциями (наследственными и фенотипическими) отдельных организмов; они определяются и особенностями популяций в целом (Шварц, 1967б).

Обсуждая популяционную проблематику, С. С. Шварц (1967а) писал: «Термин „популяция", заимствованный биологами у демографов, вошел в научную биологическую, в частности в генетическую, литературу значительно раньше возникновения популяционной экологии. Впрочем, многие экологи прошлого изучали популяции, не применяя этого термина. Однако надо было проделать громадную работу, чтобы стало ясно, что вид осваивает среду обитания не в форме агрегата взаимно не связанных особей, а в форме популяций, что свойства популяций не исчерпываются суммой свойств, слагающих популяцию особей. Только тогда стало возможно рассматривать популяцию как реальную форму существования вида, обладающую специфическими особенностями, обеспечивающими возможность ее самостоятельного существования и развития в конкретных условиях среды. Таким образом, понятие популяции послужило необходимой теоретической основой для разработки наиболее важных проблем экологии и создало предпосылку для научно обоснованного рационального использования животных богатств (определение оптимальной плотности популяций, при которой максимальное промысловое изъятие компенсируется воспроизводством).

Два направления популяционной экологии в настоящее время наиболее перспективны: изучение формы использования животными территорий и исследование внутрипопуляционной изменчивости как важнейшего приспособительного механизма вида.

Изучение топографической структуры популяций показало, что их пространственная организация определяется не только особенностями ландшафта, но и сложными, слабоизученными взаимоотношениями между отдельными особями и их группировками. Оказалось, что интенсивность и характер внутривидовых контактов в значительной степени определяют и темп воспроизводства стада, и систему использования территории. Были вскрыты и некоторые механизмы информации, которые используются популяцией для поддержания оптимальной структуры. С этой точки зрения давно известные факты получили новое освещение. Так, например, стало ясным, что пение птиц и лягушек, ритуальные бои и игры многих видов и другие аналогичные проявления жизнедеятельности животных являются составной частью системы информации

о состоянии популяции в целом. Новое значение стала приобретать этология — наука о поведении животных в сообществе, взявшая на вооружение объективные методы исследования. Многие современные зоологи видят в развитии этологии ключ к решению важнейших проблем экологии. Это стало особенно очевидным, когда от анализа популяций перешли к анализу внутрипопуляционных группировок. Для многих видов животных групповой образ жизни (стаи, стада, семейные группы) — непременное условие нормального существования. Это давно известное явление получило в современной экологии принципиально новую интерпретацию. Стало известно, что в любой группе особей поддерживается совершенная система иерархических взаимоотношений, способствующая наиболее полному использованию наличных ресурсов. Исследование механизмов поддержания этой системы, среди которых важную роль играют „сигнальные коды", нервные и эндокринные реакции, открывает новые пути не только к познанию сложнейших экологических процессов, но и к управлению ими. Было обнаружено, что существенные различия в указанном отношении могут быть обнаружены не только между видами, но и между внутривидовыми формами. Установление этого факта надо расценивать как особо важное достижение современной экологии. Успехи таких исследований показывают современной экологии путь к достижению синтеза частных биологических закономерностей. Этот синтез — характернейшая черта современной экологии.

Другое важнейшее направление популяционной экологии исследует закономерности внутрипопуляционной изменчивости. Доказано, что буквально по всем биологически существенным признакам популяция оказывается разнородной. Разнородность, определяющаяся, с одной стороны, генетическим своеобразием отдельных особей, а с другой — биологической специфичностью возрастных групп и поколений, позволяет популяции эффективно приспосабливаться к колебаниям внешних условий посредством перестройки своей генетической и экологической структуры. Это направление исследований связало экологию с популяционной генетикой и способствовало интенсификации исследований в области эволюционной экологии.

Экология и раньше имела большое значение для развития теории эволюции. Это значение особенно возросло в последние годы, когда стало ясно, что начальные стадии эволюционного процесса по существу протекают на уровне популяций. Отсюда следует, что изучение путей преобразования популяций в ходе их приспособления к изменяющимся условиям среды представляет интерес не только в собственно экологическом плане, что оно создает основу для непосредственного исследования эволюционного процесса.

Постепенно стало формироваться самостоятельное научное направление — эволюционная экология, задача которой — исследование основных закономерностей эволюции средствами экологии и изучение собственно экологических закономерностей эволюцион-

ного процесса. На этом пути задачи экологии в значительной степени смыкаются с задачами теоретической систематики (изучение относительной роли клинальной изменчивости и внутривидового формообразования в процессе освоения видового ареала, механизмы ограничения панмиксии, обратимость внутривидовых преобразований и др.)».

Научные интересы С. С. Шварца были необычайно широки. В своих исследованиях он в той или иной мере затрагивал почти все проблемы современной экологии. Однако, как отмечал Н. Н. Данилов в предисловии к одной из книг С. С. Шварца, с первых шагов в науке до последних дней жизни его более всего интересовали проблемы эволюционной экологии, т. е. экологические механизмы преобразования популяций и видообразования (Шварц, 1980).

Важным этапом в разработке проблем эволюционной экологии был выход в 1969 г. книги С. С. Шварца «Эволюционная экология животных», в которой подведены итоги собственных 25-летних исследований и его учеников, обобщены многочисленные материалы и идеи, накопленные биологами в данной области. Основные постулаты этой научной дисциплины в краткой форме могут быть сформулированы следующим образом.

Важнейшей движущей силой эволюции (наряду с естественным отбором) являются экологические механизмы преобразования генетической структуры популяций: изменение экологической структуры популяции с неизбежностью закона влечет за собой изменение ее генетического состава. Экологические механизмы эволюционного процесса проявляются в трех важнейших формах, основанных на изменении возрастной структуры популяции (возрастной отбор), на динамике численности (неизбирательная элиминация) и на изменении пространственной структуры популяции. В результате возрастного отбора происходят резкие изменения генетической структуры популяции; неизбирательная элиминация, как правило, оказывает на экологическую, а следовательно, и на генетическую структуру популяции строго избирательное действие; сложная пространственная структура страхует популяцию от случайного обеднения ее генофонда (ограничивает действие генетико-автоматических процессов) и наряду с этим создает условия для быстрого приспособительного преобразования ее генетической структуры. Процесс видообразования происходит в недрах старого вида на базе формирования подвида, отличающегося от остальных форм вида тканевыми особенностями (становление принципиально нового типа адаптаций тесным образом связано с явлением, называемым преадаптацией). Расшифровка экологических механизмов преобразования популяций создает основу для разработки теории управления эволюционным процессом в природных условиях (путем направленного изменения экологической структуры популяций в относительно короткий срок может быть создана новая популяция с заданным генетическим составом). Главная задача эволюционной экологии заключается в эксперимен-

тальном изучении зависимости между экологической и генетической структурами природных популяций, с одной стороны, и их продуктивностью — с другой.

Разработанный С. С. Шварцем метод морфофизиологических индикаторов в сочетании с изучением биохимической специфики организмов с помощью электрофореза позволил ему подойти к решению центрального вопроса эволюционного учения — вопроса о соотношении микро- и макроэволюции (Шварц и др., 1968; Шварц, 1969а, 1976а). В этой области знаний до сих пор нет единого мнения, и зачастую микро- и макроэволюция толкуются как два различных процесса. С. С. Шварц убедительно показал, что не только низшая таксономическая единица (вид) и высшие категории (класс, отряд) — объективные реальности, объективными реальностями являются и промежуточные звенья — роды, семейства. Есть основания считать, что для каждой естественной таксономической группы характерен определенный комплекс физиологических признаков, на фоне которого и происходит приспособление отдельных форм к конкретным условиям их существования. Это дает право говорить о том, что объективный критерий «средних» таксонов может быть найден путем анализа морфофизиологических особенностей видов разной филогенетической близости. Подобная точка зрения основана на том, что движущие силы видообразования принципиально не отличаются от механизмов внутривидовой дифференциации (микроэволюция и макроэволюция — единый процесс; Шварц, 1969а).

Книга «Эволюционная экология» получила широкое признание и давно стала библиографической редкостью. Она была переведена и издана в США. Вскоре после выхода этой книги С. С. Шварц стал думать о ее переработке. В первую очередь ему хотелось подробнее осветить те вопросы, которые не были достаточно разработаны ранее. Для этого он подбирал литературу, делал выписки, обдумывал план, записывал отдельные мысли. Незадолго до болезни С. С. Шварц начал писать новый вариант книги, которую решил назвать «Экологические закономерности эволюции». К сожалению, из-за тяжелой болезни ему не удалось сделать все намеченное и завершить книгу. Рукопись монографии С. С. Шварца подготовили к публикации Н. Н. Данилов (работа под упомянутым названием вышла в свет в 1980 г.).

Характеризуя взгляды С. С. Шварца на проблему эволюционной экологии, следует особо отметить его точку зрения в отношении движущей силы эволюции. Наиболее полно она отражена в книге «Экологические закономерности эволюции» (Шварц, 1980). Здесь же уместно привести краткое изложение затронутого вопроса.

Многочисленными исследованиями убедительно показано, что представители северных популяций широко распространенных видов животных отличаются повышенными относительными размерами ряда внутренних органов — сердца, печени, почек и др. Это может косвенно свидетельствовать о том, что их приспособления

к экстремальным условиям Севера связаны с усилением двигательной активности, с созданием больших энергетических запасов, с повышением обмена веществ, т. е. в данном случае налицо морфофизиологические приспособления.

С другой стороны, оказывается, что типичные северные виды осваивают высокие широты без заметных сдвигов в величине их морфофизиологических показателей и тем не менее они лучше приспособлены к этим условиям, чем северные популяции широко распространенных форм. Тщательный и всесторонний анализ показал, что в основе адаптаций типичных северных видов лежат биохимические механизмы.

«Подгонка» того или иного вида к существованию в определенных условиях среды может осуществляться путем изменений на уровне как отдельных организмов, так и популяций. Известно, например, что северные популяции некоторых видов животных существенно отличаются от популяций из более южных широт генетической структурой. Причем в высоких широтах преобладают генотипы, лучше приспособленные к суровым условиям. К этой же категории относится и пример с изменением частоты встречаемости различных генотипов у божьих коровок в зависимости от сезона года, который приводится в работах Тимофеева-Ресовского.

Приведенные примеры, а их можно было бы многократно увеличить, указывают на тонкую специализацию особей любого вида, неизбежность которой диктуется необходимостью обеспечить воспроизводство популяции; они свидетельствуют об очень глубокой приспособленности животных к окружающей среде. Эта приспособленность проявляется на морфологическом, биохимическом и экологическом (популяционном) уровнях.

Однако заострение внимания на этой стороне вопроса может привести к недостаточной оценке другой стороны того же процесса — к недоучету фактов, свидетельствующих об ограниченности любого приспособления. Ни одно приспособление не может быть абсолютным. Это положение является в настоящее время аксиомой. Однако его более подробный анализ позволяет вскрыть некоторые частные закономерности, аксиоматичность которых уже менее очевидна.

Любой современный вид животных или растений прошел сложный и длительный путь развития, движущая сила которого — приспособление к изменяющимся условиям среды или совершенствование приспособлений в относительно стабильных условиях. Многообразие этих приспособлений неисчерпаемо. Тем не менее даже практически бесконечное число приспособительных особенностей не может привести к абсолютной приспособленности вида к среде обитания. Это вытекает из изменчивости самой среды. Известно, например, что одни экологические факторы изменяются в количественном выражении в десятки раз — это температура, соленость; другие — в тысячи и более раз, например освещенность. В подобной ситуации абсолютной приспособленности нет и быть не может. Природа нашла выход из создавшегося положения.

Любая особь получает в наследство от своего вида не какую-то сумму признаков, а определенную норму реакции, тип онтогенеза, допускающий известную свободу в реализации наследственных потенций в соответствии с условиями внешней среды. Конкретное выражение этой свободы у разных видов и в разных группах различно, но ее биологическая сущность одна — она позволяет корректировать определенную филогенезом схему развития. Важно подчеркнуть, что у разных видов реакция на совершенно идентичные условия среды может быть принципиально различной. В целом эти реакции целесообразны. Являясь продуктом филогенетического развития вида, они соответствуют его биологическим, и в частности физиологическим, особенностям. Однако целесообразность эта проявляется лишь «в среднем». В большинстве случаев осуществление закрепленной в процессе филогенеза реакции идет на пользу виду, позволяет поддерживать его численность на оптимальном в данных конкретных условиях уровне в течение длительного времени. Это не означает, однако, что даже весьма целесообразные реакции в определенных условиях не могут оказаться вредными. Пояснить это можно хотя и грубым, но хорошо иллюстрирующим суть проблемы примером. Многие виды птиц начинают размножаться с установлением теплой погоды. Если же вслед за теплом наступает возврат холодов, то яйца или неокрепшие птенцы зачастую погибают. У растений это явление хорошо известно и имеет характерное название «провокация роста».

В данном случае мы сталкиваемся с ограниченностью филогенетически закрепленной реакции организма на изменения условий среды. В определенных ситуациях она оказывается вредной. Однако до тех пор, пока ошибки, подобные «весенней провокации роста», существенно не влияют на реализацию биологического потенциала вида, реакция сохраняет свое значение. Изменение условий существования, снижающее воспроизводство вида, неизбежно приведет к совершенствованию такой реакции. Вид в этой ситуации больше не может позволить себе роскошь ставить часть особей под угрозу гибели при возврате холодов — реакция на изменение температуры среды делается более четкой и совершенной. У одних видов развитие наступает лишь тогда, когда сумма положительных температур достигает определенной величины; у других повышение температуры стимулирует развитие лишь на фоне длинного светового дня, что характерно для поздней весны, и т. п. Важно при этом обратить внимание на то, что в основе совершенствования данного типа приспособлений лежит все та же реакция: начало размножения стимулируется повышением температуры среды. Это обстоятельство имеет принципиальное значение: реакция не изменяется, а лишь совершенствуется. Однако достижение абсолютного совершенства теоретически невозможно, так как закрепленная филогенезом реакция организма соответствует лишь «средним многолетним» условиям, отклонения от которых не только возможны, но и необходимы. Поэтому в каждом конкретном случае развитие отдельных животных находит-

ся в определенном противоречии с закрепленной в процессе филогенеза «нормой» реакций, которая наилучшим образом соответствует лишь «средним» условиям жизни вида, но никогда не может «предвидеть» все возможные отклонения от этой нормы. Как будет показано далее, это приводит к закреплению в популяциях генетически различных животных.

В приведенных выше примерах филогенетически закрепленная реакция целесообразна, но целесообразность эта относительна, ограниченна. Ограничение целесообразности этой реакции проявляется в двух аспектах. Во-первых, потепление может оказаться временным, не связанным с окончательной победой весны. Тогда возникает ситуация, о которой уже говорилось,— часть особей популяции, начало размножения которых особенно четко определяется температурными условиями, гибнет. Во-вторых, дальнейший ход температурных или других условий не может точно соответствовать филогенетически обусловленным требованиям вида, развитие никогда не происходит в условиях абсолютного оптимума и благополучно завершается лишь благодаря многочисленным компенсаторным реакциям. Однако во всех подобных ситуациях основа реакции остается целесообразной. Возможны, однако, и другие случаи, когда естественный отбор берет под сомнение биологическое значение самой основы реакции. Пояснить это можно следующим примером. Известно, что скорость развития амфибий, как правило почти не знающая исключений, прямо пропорциональна температуре среды. Это вытекает из химических основ метаболизма холоднокровных животных и в большинстве случаев биологически целесообразно, так как при высокой температуре в жаркое лето водоемы, где лягушки откладывают икру, быстро высыхают и единственный путь спасения — окончание метаморфоза в более сжатые сроки и выход на сушу. В районах с холодным климатом метаморфоз задерживается, амфибии зимуют на стадии личинок — однолетний цикл развития превращается в двухлетний. Так как интенсивность метаболизма холоднокровных животных с понижением температуры среды снижается, то это явление не только легко объяснимо с физико-химической точки зрения, но и соответствует общим биологическим особенностям данной группы животных. Иное положение складывается на Крайнем Севере. В этом регионе с исключительно низкими температурами почвы, водоемы на длительное время промерзают, что практически исключает возможность зимовки амфибий на стадии личинок. Здесь задержка метаморфоза означает гибель популяции. Действительно, большинство амфибий не идет далеко на север. Лишь немногие виды проникают в тундру и образуют здесь стабильные популяции. Оказалось, что, несмотря на то что их развитие проходит в условиях крайне низких температур, оно завершается в более короткие сроки, чем у их ближайших родственников на юге.

Приведенные наблюдения имеют прямое отношение к обсуждаемым общим вопросам. Приобретение северными популяциями амфибий принципиально новых биологических особенностей —

это явный филогенетический сдвиг. Естественно возникает вопрос: как он мог произойти? Ответ на него может быть такой. При продвижении амфибий на север закрепленная реакция пришла в резкое противоречие с условиями развития. В данном случае реакция отдельных особей и реакция популяции в целом оказались противоположно направленными. Продвижение амфибий в тундру стало возможным лишь в результате отбора особей с нечетко выраженной реакцией на снижение температуры среды. Можно предполагать, что в отдельные годы с необычно теплым летом на Севере особи с нечетко выраженной реакцией могли благополучно закончить метаморфоз, оставить потомство и образовать популяции с новыми свойствами.

Северные (но еще не полярные!) форпосты амфибий, очевидно, существовали довольно долго на пределе доступной для животных этого класса сферы жизни. Однако до тех пор, пока характер индивидуальных реакций на изменение температуры среды оставался принципиально неизменным, ни один вид амфибий не мог проникнуть за пределы той области, где даже в благоприятные годы теплый период лета короче нормального периода метаморфоза. Очевидно, на этом географическом пределе распространения амфибий постепенно происходили важные преобразования популяций. Отбор работал в пользу особей, быстро завершивших метаморфоз, несмотря на низкую температуру среды. В таких условиях этот признак оказался ведущим, определяющим жизнеспособность отдельных особей. Подобные особи представляли особую ценность, их появление создавало возможность продвижения амфибий в тундру. Это предположение подтверждается фактами. Тундровые популяции амфибий различаются не только большой скоростью развития, несмотря на низкую температуру среды, но и своеобразной реакцией на изменение температуры: понижение температуры вызывает у них не торможение, а ускорение развития.

Приведенный пример дает основание для ряда теоретических обобщений. Биологическая сущность описанного явления не сводится к тому, что в результате отбора популяции отдельных видов приобрели принципиально новые свойства. Важнее подчеркнуть другое: новые свойства приобретены популяциями в процессе разрешения противоречия между закономерностями индивидуального и филогенетического развития, которое в данной конкретной ситуации приобрело антагонистический характер.

Здесь нужно сделать одно замечание, которому С. С. Шварц придавал принципиальное значение. Обычно, когда говорят о филогенезе, имеют в виду крупные эволюционные сдвиги, происходящие в течение длительного, даже в геологическом масштабе времени, периода. Движущие силы филогенеза изучаются на основе исследования результатов филогенеза. При этом ранее не всегда учитывалось, что филогенез — это непрерывный процесс, осуществляющийся в непрерывном потоке онтогенезов. Длительное сохранение морфофизиологического постоянства отдельных форм не есть прекращение филогенеза, оно активно поддерживается теми

же силами эволюционного процесса, которые в других условиях приводят к морфофизиологическим преобразованиям.

В непрерывном потоке онтогенезов и совершенствуются те превращения, которые принято называть филогенетическими. В этом отношении большое значение имеют хорошо обоснованные современной экологией представления, согласно которым начальные этапы любого филогенетического преобразования разыгрываются на уровне популяций. Начальный этап филогенетического преобразования — это возникновение принципиально необратимых отличий между популяциями одного вида. Отсюда отнюдь не следует, что любые различия между популяциями ведут к преобразованиям исторического масштаба, но это значит, что любые филогенетические преобразования начинаются с возникновения межпопуляционных отличий.

Возвращаясь снова к анализу приведенных примеров, можно отметить, что противоречия между индивидуальным и филогенетическим развитием организмов проявляются в разных формах. Наиболее распространенная из них заключается в следующем: обусловленный предшествующим развитием вида ход онтогенеза вступает в противоречие с конкретными условиями среды, но противоречия эти не антагонистические — требования вида и условия среды не противоречат друг другу, но соответствуют не полностью. Этот тип противоречий снимается также выработанными в процессе филогенеза компенсаторными реакциями.

Другой тип противоречий, о котором уже упоминалось, может быть назван антагонистическим, так как никакие компенсаторные реакции не в состоянии обеспечить нормальное развитие животного в том случае, если требования вида в корне противоречат условиям среды. При этой форме противоречий отбор должен коренным образом перестроить характер индивидуальной реакции организма, должен быть изменен закон, по которому осуществляется онтогенез. Однако скорость филогенеза в этих двух предельных ситуациях должна быть принципиально различной.

В тех случаях, когда направление реакции отдельных индивидуумов в общем соответствует условиям существования животных, отбор поддерживает разнородность популяции, стабилизируя ее на уровне, необходимом для осуществления нормального развития такого количества особей, которое необходимо для поддержания численности вида при любых отклонениях условий среды от средних норм. Изменение условий среды, вызывающее необходимость смещения этого уровня, приводит к быстрому изменению средней нормы изменчивости. Высокая скорость подобных реакций популяции в целом на изменение условий среды определяется тем, что отбор не должен, по существу, создавать ничего нового, а должен лишь изменить численное соотношение генотипов в популяции. Примеры, подтверждающие это положение, хорошо известны. Достаточно упомянуть быстрое формообразование ядостойких насекомых или явления промышленного меланизма.

Таким образом, в тех случаях, когда противоречия между филогенетически обусловленными требованиями вида и реальными условиями развития отдельных популяций и особей не являются антагонистическими, отбор поддерживает разнородность популяции, которая создает предпосылки для быстрых филогенетических преобразований, соответствующих общему направлению филогенеза.

Принципиально иная ситуация складывается в тех случаях, когда животное или растение попадает в среду, в которой запрограммированная схема развития находится с условиями их существования в антагонистическом противоречии. В подобных случаях использование наличного генофонда популяции не может дать желательный эффект. Отбор может лишь сгладить наметившиеся антагонистические противоречия. Для иллюстрации этого положения еще раз вернемся к примеру с северными амфибиями. Особи с особенно четкой реакцией на понижение температуры среды будут в первую очередь исключены отбором из популяции, так как они ни при каких условиях не смогут закончить метаморфоз. Это должно изменить характер подбора пар в популяции, и она уже не будет столь резко реагировать на снижение температуры, и где-то на границе «критической области» это обеспечит поддержание ее численности на минимальном уровне. Эта стадия развития любого вида имеет очень важное значение, так как вид существует в специфических условиях направления отбора. На северной границе распространения амфибий могут накапливаться мутации, изменяющие характерную норму реакции на изменение температуры среды. Животные, которые уже не реагируют на изменение температуры среды удлинением метаморфоза, получают возможность продвинуться еще дальше на север и сформировать популяции в новой среде обитания. В этом случае можно говорить о том, что амфибии преодолели на пути своего филогенетического развития термический барьер.

Вполне понятно, что этот процесс несравненно более длительный и сложный, чем процесс совершенствования приспособлений в уже освоенной среде обитания. Однако, когда он завершен и антагонистические противоречия между требованиями вида и условиями среды преодолены, открывается обширное поле для адаптивной радиации нового направления. Важно подчеркнуть, что исследователь обычно получает возможность изучать этот процесс лишь после того, как он завершится и вспышка формообразования станет фактом. Однако современный биолог должен уметь не только фиксировать и объяснять прошлый путь развития отдельных видов и групп животных, но и предвидеть возможные направления их будущего развития. Для этого должны быть разработаны соответствующие методы исследования, основанные на общей теоретической концепции. Подобная концепция может быть разработана на основе анализа характера противоречий между запрограммированной предшествующим филогенезом нормой реакции организма и конкретными условиями среды.

При этом можно ожидать по крайней мере два типичных случая. Первый из них имеет место в тех ситуациях, когда условия среды и закономерные колебания этих условий полностью уравновешиваются генетической разнородностью популяций. В отдельные периоды жизни популяции преимущество получает одна группа животных, которая делается относительно более многочисленной. Если условия изменяются, преимущество получают другая группа или группы особей. Генетический состав популяции сдвигается, но через определенное время приходит к исходному состоянию. Эта точка зрения может считаться твердо доказанной, что подтверждается многочисленными работами, которые показывают, что колебания «качества» популяции — явление столь же обычное, как и колебания численности. Отбор обычно поддерживает установившуюся норму генетической разнородности популяции. При изменении давления или направления отбора эта норма изменяется. Внешне популяция кажется неизменной, но эта неизменность динамическая, и, для того чтобы ее обнаружить, потребовался значительный прогресс методик экологического и морфофизиологического исследования. Динамическое равновесие морфофизиологических особенностей популяции характеризуется тем, что популяция все время находится в состоянии мобилизационной готовности и на направленные изменения условий среды всегда в состоянии ответить направленным изменением своей генетической структуры.

Во втором случае характер онтогенеза находится с направлением филогенетического развития в текущий момент истории вида в антагонистическом противоречии. При этом эволюционные преобразования происходят крайне медленно и вообще могут произойти лишь при особо благоприятных обстоятельствах. Однако любой эволюционный сдвиг в этом направлении означает новый путь развития, предшествующий вспышке нового типа адаптивной радиации, нового типа освоения арены жизни.

Общие законы эволюции органического мира едины. Однако конкретное проявление этих единых законов в разных группах животных может быть существенно различным. С. С. Шварц неоднократно высказывал мысль о том, что в процессе филогенетического развития животных изменяются не только их морфофизиологические особенности, но и сам характер эволюционных преобразований. Это находит подтверждение в том, что в основе эволюционного процесса лежат взаимоотношения организма и среды и что с изменением основных свойств организмов характер этих взаимоотношений не может оставаться неизменным. Касаясь данного вопроса, на примере рассмотрения механизмов эволюционных преобразований популяций у рыб и высших позвоночных С. С. Шварц писал: «Наши материалы и теоретический анализ литературных данных говорят о различных путях приспособления к изменению условий среды и о различных механизмах микроэволюционного процесса рыб и высших позвоночных животных. (Наши рассуждения ни в коем случае не могут быть распростране-

ны на другие типы животного мира, взаимоотношения которых со средой обитания существенно иные.)

У высших позвоночных приспособление отдельных популяций к определенным условиям поддержания энергетического баланса (в понимании Калабухова) и связанная с ним внутривидовая дифференциация происходят преимущественно, если не исключительно на морфофункциональном уровне, не затрагивая базовых уровней организации, в частности тканевого. Поэтому при сравнении внутривидовых форм наблюдаются общие для вида закономерности, определяющие морфофизиологические особенности организма в связи с условиями поддержания энергетического баланса, и система корреляционных связей в развитии разных органов в пределах вида в большинстве случаев не испытывает существенных изменений.

Процесс видообразования связан с изменениями уже на тканевом уровне. В соответствии с этим равная степень энергетических затрат у разных видов оказывается связанной с различной степенью развития морфофункциональных приспособлений (в наших примерах — размеры органов). Однако сходство между близкими видами при этом сохраняется и группа близких видов объединяется общим типом морфофизиологических реакций на изменение условий среды.

Поэтому при сравнении не только различных отрядов, но и семейств между ними легко обнаруживаются существенные различия в рассматриваемом отношении.

У рыб уже на первых этапах внутривидовой дивергенции происходит изменение на всех уровнях организации. Это, естественно, отражается и на характере корреляционных связей в развитии органов, и примерно равная степень интенсивности метаболизма оказывается связанной (уже в пределах вида) с разной степенью развития тех морфологических систем, которые определяют возможность поддержания обмена веществ на оптимальном уровне. Специфичными на тканевом уровне оказываются даже не виды, а популяции. Единство вида (только в указанном выше понимании) нарушается, а специфичность отдельных таксонов исчезает.

Важно подчеркнуть, что доказательства развиваемых здесь представлений мы черпаем из различного круга биологических явлений. Ни одно из них не дает бесспорных свидетельств в пользу развиваемой гипотезы, но в своей совокупности они позволяют думать, что она основывается на достаточно твердом фундаменте. К этому следует добавить, что указанные нами принципиальные различия между рыбами и наземными позвоночными не проявляются всегда, в любом, наудачу взятом случае. Между популяциями рыб могут и не быть обнаружены те различия, которым мы придаем столь большое значение. В отдельных (крайне редких) случаях они могут наблюдаться и при сравнении популяций высших позвоночных. Однако распространенность этих явлений красноречиво свидетельствует об их различной роли в эволюции

рыб и животных высших классов. Нам достаточно привести следующие данные. В нашей лаборатории было исследовано более 100 видов птиц, млекопитающих, амфибий и рептилий (использовано более 1000 особей), представленных многочисленными популяциями из различных ландшафтных зон, и только в двух случаях популяции отличались характером корреляционных связей в развитии органов. При этом в одном случае мы имели дело с резко дифференцированными подвидами. В нашей практике не было ни одного случая, чтобы специфика таксонов выше рода не проявлялась.

Рыбы в наших исследованиях были представлены только пятью видами, десятью популяциями, но, несмотря на это, мы столкнулись с отсутствием морфофизиологической специфичности не только семейств, но и отрядов и обнаружили межпопуляционные отличия. Анализ соответствующих литературных данных полностью подтверждает наши теоретические выводы.

Представленный материал позволяет сделать некоторые принципиальные выводы, касающиеся механизмов начальных этапов эволюционного процесса.

У относительно низко организованных животных, у которых строгое постоянство внутренней среды организма еще не сделалось главным условием активной свободной жизни, приспособления отдельных популяций вида к конкретным условиям среды затрагивают все уровни организации, в том числе и тканевой. У высших животных особенности тканевого уровня оказываются несравненно более консервативными, внутривидовая дифференциация в громадном большинстве случаев не сопровождается изменениями на тканевом уровне. Последние впервые обнаруживаются в процессе видообразования. Однако у близких видов сохраняется большее сходство на тканевом уровне, чем на морфофункциональном, в силу чего отдельные таксоны выступают в качестве специфических объединений, характеризующихся общими морфофункциональными особенностями. Это приводит нас к заключению, что по крайней мере у высших позвоночных не только виды, но и таксоны более высокого ранга являются объективными реальностями и может быть найден вполне объективный критерий для определения их границ. Можно, в частности, высказать предварительное предположение, что семейство — это тот высший таксономический ранг, на котором еще обнаруживается общность видов на низшем (тканевом) уровне. Нам представляется, что дальнейшая конкретизация этого предположения приведет к разработке объективного критерия в макросистематике.

Став на развиваемую точку зрения, мы приходим к выводу, что в процессе эволюции изменяются не только морфофизиологические особенности живых организмов, но и сами механизмы эволюционных преобразований.

Второй вопрос, который приобретает в связи со сказанным серьезное значение, заключается в следующем. На рыбах и высших позвоночных выявляются как бы два типа механизмов эволюционного процесса.

Допустим, что изменение условий среды ведет к увеличению энергетических затрат организма. У высших позвоночных эта задача решается прежде всего в морфофункциональном плане: интенсифицируются все функции, связанные с поступлением в ткани организма кислорода и питательных веществ. При этом сохраняется характерный для вида тип тканевого обмена — основное условие активной жизни гомотермного животного. С чисто энергетической точки зрения подобный путь приспособления невыгоден, так как само по себе увеличение размеров органов требует добавочных энергетических затрат. Поэтому происходит непрерывная работа естественного отбора, направленная на экономизацию обмена веществ. Это приводит к изменению и на тканевом уровне и к возникновению новых видов (Шварц, 1959; Шварц, Большаков, Пястолова, 1964).

Иной тип приспособлений характерен для рыб. На первом же этапе дифференциации популяций происходят изменения на всех уровнях. Этот тип приспособления в некотором отношении оказывается выгоднее первого и обеспечивает широкое распространение рыб в водоемах самых различных типов (существование разных популяций рыб одного вида в водоемах с совершенно различным физико-химическим составом воды слишком хорошо известно, чтобы на этом останавливаться). Однако изменения биохимических особенностей организма исключают возможность той тонкой корреляции морфофизиологических особенностей животного с тканевым уровнем его организации, которая необходима для строгого поддержания постоянства внутренней среды организма как важнейшей предпосылки совершенной согласованности физиологических функций, столь характерной для высших позвоночных.

Таким образом, „стремление“ к поддержанию постоянства внутренней среды не только явилось ароморфозом первостепенного значения, но и определило иной тип механизмов эволюционного процесса.

Развиваемые здесь представления не более чем схема, но она основана на разнообразных фактических данных и позволяет конкретизировать направление исследований двух важнейших общебиологических проблем: о соизмеримости одноименных таксонов в разных группах животных и о путях изменений механизмов эволюционного процесса в ходе развития органического мира» (Шварц и др., 1966, с. 73—75).

Возвращаясь к рассмотрению представлений С. С. Шварца о характерных особенностях популяционного уровня интеграции биологических систем, следует особо подчеркнуть, что он считал популяции в первую очередь функциональными внутривидовыми единицами, а уж затем биохорологическими. Конечно, функциональное единство возникает в результате общности заселяемой территории и является ее следствием, но это не значит, что пространственная структура населения вида может быть основным критерием выделения популяций. «Популяция функционирует как единое целое, но это не означает, что она мельчайшая биохороло-

гическая единица. Большинство (но не все!) популяций естественно подразделяются на микропопуляции, отличающиеся от популяций тем, что они не являются самостоятельными формами существования вида, не способны к длительному самостоятельному существованию и существуют лишь как части целого» (Шварц, 1969а, с. 15). В качестве примера приведена лесная мышь лесостепного Зауралья, которая встречается в лесных колках, по берегам водоемов и на полях. Особи из этих мест имеют экологические различия (в динамике численности, возрастном составе), подчас значительные морфологические отличия. Но группировки на полях и по берегам водоемов не способны поддерживать свою численность без притока особей из колков. Колки служат стациями переживания, но, с другой стороны, численность лесных мышей в них зависит от размножения мышей на полях и берегах водоемов, т. е. лесные мыши не являются самостоятельными популяциями. Отсюда следует, что морфологические отличия или динамика численности сами по себе недостаточны для выделения популяций, хотя популяции характеризуются генетическим и фенотипическим сходством и единой реакцией на условия среды.

Для окончательного решения вопроса о выделении популяций необходимо выяснить, каким образом поддерживается численность, какую роль в этом играют связи между отдельными территориальными и биотопическими группировками. «У разных видов и у одного и того же вида в разной среде популяции могут быть существенно различны. Популяция может занимать территорию, по площади соизмеримую с материком (популяция песца или кряквы), может ограничиваться несколькими квадратными метрами (некоторые амфибии или моллюски); популяции могут объединять миллионы особей (комары) или всего несколько десятков животных (крупные хищники); популяция может быть представлена множеством микропопуляций, приуроченных к разным биотопам, но может быть в пространственном отношении единой; численность популяции может быть относительно стабильной, но может меняться в десятки тысяч раз и т. д.» (Шварц, 1969а, с. 17).

Представление о самостоятельности популяционного уровня интеграции жизни наряду с молекулярным, организменным и биогеоценотическим потребовало разработки методов изучения конкретных популяций. Так как популяции различаются между собой менее резко, чем группы более высокого ранга, естественно, что для их морфофизиологической и экологической оценки нужны достаточно точные и тонкие методы. Признавая, что важнейшей целью экологического исследования является установление закономерностей динамики популяций и ее причин, следует считать особенно целесообразным применение методов, которые позволили бы оценивать физиологическое состояние конкретных популяций с учетом возрастной половой и сезонной специфики животных, в своей совокупности составляющих популяцию (при этом познание физиологических особенностей популяций не является само-

целью, а рассматривается лишь как средство изучения их реакций в целом на изменение условий существования). Такой метод, получивший название метода морфофизиологических индикаторов, был разработан С. С. Шварцем (Шварц, 1958; Шварц и др., 1968; Смирнов и др., 1972). Суть его заключается в том, что на основе исследования комплекса морфологических и физиологических признаков создается суждение о биологическом своеобразии обследуемой популяции, о ее жизнеспособности. Почти двадцатилетняя практика использования метода морфофизиологических индикаторов у нас в стране и за рубежом показала перспективность его применения при решении ряда кардинальных вопросов теоретической и прикладной экологии.

Возможно, что самый существенный вывод из работ, проведенных с помощью метода морфофизиологических индикаторов, заключается в том, что средние показатели интерьерных признаков сравниваемых популяций или внутрипопуляционных групп животных никогда не бывают случайными, они биологически детерминированы. Они не случайны именно потому, что чутко реагируют на изменение внешней среды (само собой разумеется, что суждение о реальности отличий между сравниваемыми группами животных создается на основе статистической обработки материала). Однако метод морфофизиологических индикаторов может дать хорошие результаты лишь в том случае, когда есть полная уверенность в том, что средние значения морфофизиологических показателей обследуемых групп животных установлены правильно. Показатели отдельных особей могут очень резко отличаться от основной массы животных. Если животное случайно попало в условия, нарушающие нормальный режим питания хотя бы в течение суток, то вес его печени может быть значительно ниже, чем в среднем по популяции. Еще более резкие отличия от популяционной средней могут быть обнаружены при определении относительного веса надпочечников. Отсюда следует, что эколог обязан стремиться к максимально точному определению «популяционной нормы», а не конкретных показателей отдельных животных (Шварц и др., 1968).

Другая важная предпосылка эффективного использования метода морфофизиологических индикаторов заключается в правильном выделении подлежащих сравнению групп животных. Когда речь идет о сравнении животных разного размера или пола или о географических или биотипических популяциях, возможность ошибок сравнительно невелика. Однако выделение сопоставимых возрастных групп часто встречает затруднения, вытекающие из трудностей правильного определения возраста животных.

Методика определения возраста животных — самостоятельная методическая проблема экологии первостепенной важности, и рассматривать ее здесь мы не имеем возможности. Необходимо лишь отметить, что в данном случае эколог должен быть озабочен не тем, чтобы точно определить возраст каждого отдельного экземпляра, а тем, чтобы определить средний возраст интересующей его

группы животных. Эти задачи взаимно связаны, но не идентичны (Шварц и др., 1968).

Если сравниваемые группы животных выделены правильно, если оценка их показателей проведена в соответствии с требованиями статистики, то можно быть уверенным в реальности констатируемых отличий между группами животных. Это первый и самый важный этап исследований. Дальнейшая работа заключается в экологическом анализе полученных данных. Сущность его сводится к сопоставлению морфологических и физиологических показателей животных с их образом и условиями жизни. Чем разнообразнее используемый при этом материал, тем интереснее выводы, полученные при применении метода морфофизиологических индикаторов.

Разработанный С. С. Шварцем метод морфофизиологических индикаторов способствовал становлению нового научного направления — популяционной морфологии. Подобная точка зрения подкрепляется приводимыми ниже рассуждениями. Любой вид животных характеризуется определенными морфофизиологическими особенностями, которые в совокупности определяют его биологическую специфику. Естественно, что, чем больше признаков для характеристики вида и чем больше их разносторонность, тем глубже познается специфика вида. Именно поэтому усилия исследователей последнего времени были направлены на изыскание новых методов, позволяющих характеризовать вид не только с чисто морфологической, но и с физиологической, экологической, биохимической, цитологической и других сторон. С этой точки зрения многие виды изучены в настоящее время очень подробно, что позволяет полнее оценить различия между близкими формами и установить степень соответствия их биологических особенностей условиям среды обитания. Теоретическое и практическое значение подобных исследований вполне очевидно. Тем не менее даже самая полная (комплексная) характеристика вида во многих современных работах страдает существенным недостатком — она статична.

Статичность огромного большинства характеристик, используемых при описании видов и групп животных, проявляется в том, что они опираются на абсолютные выражения отдельных признаков, а не рассматривают их в динамике. Такой-то вид характеризуется такими-то размерами тела (или черепа, или клюва), таким-то содержанием гемоглобина в крови, таким-то уровнем метаболизма, такими-то размерами органов и т. п. В большинстве случаев подобные характеристики удовлетворительно выполняют свою роль — позволяют с достаточной точностью определить биологическую специфичность изучаемых форм. Однако многие исследования последних лет (преимущественно по экологической физиологии и функциональной морфологии), выполненные в разных странах, ясно показали, что по мере роста и развития животных, а также в процессе их приспособления к изменению условий среды особенности видов изменяются в различной степени, а нередко и в различном направлении. Это утверждение сейчас кажется почти тривиальным. Важно, однако, что подобные различия могут

быть настолько существенными, что они сами по себе выступают в качестве наиболее важных биологических (в широком понимании этого слова) особенностей видов, даже в тех случаях, когда последние по абсолютным выражениям отдельных признаков между собой существенно не отличаются. Привлечение динамики признака (или комплекса признаков) для характеристики отдельных форм существенно обогатит наши представления об их биологической специфике и позволит подойти к анализу различий между ними с новых теоретических позиций (Шварц и др., 1965).

Как это ни парадоксально, но морфология, которая несколько десятилетий назад была главным инструментом познания закономерностей филогенеза, до последнего времени находилась в стороне от решения проблем микроэволюции. Это отчасти объясняется тем, что в центре внимания «классического» морфолога находился отдельный организм. Однако сравнительно-анатомические исследования этого плана, установившие сам факт эволюции, не могли дать объяснения механизмам эволюционного процесса. Говоря об этом, не следует забывать, что историзм в решении центральных биологических проблем — заслуга прежде всего морфологии. В лице своих крупнейших представителей, среди которых особое место принадлежит А. Н. Северцову, морфология поставила на материалистическую основу решение таких мировоззренческих по своей сути проблем, как биологический и морфофизиологический прогресс, темпы и формы эволюционных преобразований и др. Учение А. Н. Северцова об араморфозах — это, по существу, первая серьезная попытка в истории биологии ликвидировать разрыв между экологическими и морфологическими критериями в понимании эволюционного прогресса, что определяет современное представление о развитии живой природы как о неразрывном единстве морфологических и экологических изменений.

Наиболее интенсивно морфологические исследования развиваются сейчас в морфоэкологическом плане. Основная цель их — установление соответствия морфологических особенностей животных их образу и условиям жизни. Хотя исследования этого направления дают возможность решать некоторые вопросы, конкретизирующие представления о механизме эволюционных преобразований, однако, исходя из современных взглядов и опираясь на задачи экологии, в ближайшем будущем главное направление экологической морфологии будет лежать в русле исследования механизмов приспособления и преобразования популяций. Таким образом, экологическая морфология приобретает характер популяционной морфологии, обладающей специфическим объектом исследования (популяция) и своеобразным методом (Шварц, 1966; Яблоков, 1966, 1970, 1974, 1976). Поскольку популяция в настоящее время рассматривается как элементарная эволюционирующая единица, популяционная морфология в ближайшие годы должна занять одно из первых мест в ряду наук, в центре внимания которых находится эволюционная проблематика. Важно подчеркнуть, что популяционная морфология характеризуется динами-

ческим подходом к анализу морфологических различий между близкими формами и к анализу морфологических закономерностей (Добринский, 1981).

Подведя итог исследованиям, выполненным с применением метода морфофизиологических индикаторов, можно констатировать, что они дали возможность С. С. Шварцу и его ученикам сделать ряд обобщений принципиального характера, касающихся проблемы вида у наземных позвоночных, эволюционной экологии и путей приспособления животных к различным условиям существования.

Вклад С. С. Шварца в развитие экологических методик не ограничивался лишь разработкой рассмотренного выше метода морфофизиологических индикаторов. Им показано, что, используя динамические характеристики морфофизиологических показателей и других признаков, можно найти пути изучения направления изменчивости в природных популяциях животных. Это дает в руки эколога эффективный метод изучения микроэволюционных процессов. По этому вопросу С. С. Шварц в 1966 г. писал: «В настоящее время для экологической и морфофизиологической характеристики природных популяций животных пользуются средними показателями (с учетом возраста, пола и физиологического состояния изучаемых животных). В относительно редких случаях используется также общий диапазон изменчивости по отдельным признакам. Средние показатели и диапазон изменчивости дают представление о современном состоянии популяции, являющемся результатом ее длительного исторического развития, ее приспособления к конкретным условиям среды. Однако ни средние показатели (а тем более отрывочные данные по отдельным особям), ни диапазон изменчивости не дают представления о направлении развития популяции в текущий момент ее истории. Между тем вряд ли можно сомневаться в том, что если в отдельных случаях относительная стабильность морфофизиологических свойств популяции поддерживается отбором, то в других случаях популяция находится в стадии направленных преобразований, в стадии приспособления к специфическим условиям среды. Разработка методов изучения этого процесса (на самых ранних его этапах) дала бы возможность подойти к изучению таких вопросов, как продолжительность существования популяции в данных условиях среды, степень ее изоляции от соседних популяций, эффективность естественного отбора, скорость формирования специфических морфофизиологических показателей и т. п. На микроэволюционном уровне все эти вопросы решаются в настоящее время преимущественно теоретически, без твердого фактического фундамента.

При разработке методов решения поставленного вопроса мы исходили из следующих предпосылок. Если фиксируемое состояние популяции на данном этапе ее развития стабильно и эта стабильность поддерживается отбором, то изменчивость отдельных признаков животных данной популяции должна подчиняться закону нормального распределения, отклонения от средней в сторону

плюс- и минус- вариантов должны в пределах статистических ошибок встречаться одинаково часто. Если же в текущий момент истории популяции отбор стремится изменить среднюю норму ее изменчивости, то кривые, характеризующие изменчивость отдельных признаков, не будут симметричными, так как прогрессивные (в данных условиях) варианты будут элиминироваться отбором в относительно меньшем числе, и наоборот. Таким образом, изучение симметричности кривых изменчивости отдельных признаков дает основание для суждения о направлении отбора, т. е. дает возможность судить о том, в какой степени фиксируемые нами свойства популяции стабильны и каковы вероятные изменения популяции в будущем.

Анализ направления изменчивости отдельных признаков в популяциях животных показывает, что примененный метод помогает углубить наши представления об их биологическом своеобразии. Совершенно аналогичные данные были получены в нашей лаборатории Л. Н. Добринским при изучении географических изменений направления внутрипопуляционной изменчивости полярной крачки, В. Н. Большаковым — красной полевки.

Это дает нам основание для вывода, что описанный метод может быть с успехом использован для изучения самых первых стадий микроэволюционного процесса, исследования темпов преобразования популяций в разных условиях среды. Создается также возможность для исследования очень важного вопроса о скорости эволюционных изменений отдельных признаков животных. Естественно, что детальное обсуждение этой проблемы выходит за рамки настоящей статьи. С другой стороны, примененный метод может иметь очень важное значение и при решении некоторых практических вопросов. В частности, он дает возможность обнаружить самые первые морфофизиологические сдвиги, происходящие у животных в процессе акклиматизации, еще до того, как изменятся средние показатели» (с. 1479).

Накопленный материал по интерьерным особенностям различных видов наземных позвоночных позволил С. С. Шварцу прийти к убеждению, что один из важнейших путей к познанию специфики вида как основной категории животного мира лежит через познание морфофизиологических особенностей отдельных конкретных видов (Шварц, 1954, 1959а). В основу анализа данного вопроса был положен принцип сопоставления морфофункциональных, эколого-физиологических и биохимических особенностей близких видов и внутривидовых групп, что позволило выяснить биологическую сущность вида и подвида (при этом акцент делался не на разработку практического критерия для разграничения видов и подвидов, а на определение сущности понятий). С. С. Шварц убедительно показал, что имеются принципиальные различия в характере приспособлений у видов, с одной стороны, и у отдельных внутривидовых форм — с другой. Если реакция внутривидовых форм на сходные условия существования одинакова, то разных (даже близких) видов — в принципе различна. Иначе говоря, специфика

приспособления выступает как основная характеристика вида, а своеобразные отношения вида к среде — как исходный пункт его развития (Шварц, 1959а). Это дает право считать, что морфофизиологический ответ организма на условия существования — одна из важнейших характеристик вида и может быть применен в качестве критерия видовой самостоятельности отдельных форм (Шварц, 1954). В основе этих взглядов лежит представление о том, что приспособления внутривидовых форм затрагивают морфофункциональные особенности особей, а специализированные виды животных решают эту задачу на биохимическом уровне (тканевый тип адаптаций, более выгодный в энергетическом отношении).

Эти теоретические положения С. С. Шварца нашли признание не только среди отечественных экологов, но и за рубежом. В этой связи можно сослаться на высказывание профессора К. Петрусевича, который писал: «Еще с XIX в. в истории природы, а позднее в биологии были известны экологические правила Бергмана и Аллена. Они касаются экономии энергетического баланса в условиях низкой температуры среды (горы, Субарктика). Правило Бергмана говорит об увеличении тела, а правило Аллена — об уменьшении размеров хвоста и ушей по мере продвижения животных на север; это ведет к уменьшению соотношения между поверхностью и весом тела. Эти правила много раз подвергались критике, указывались исключения из них, многократно их уточняли, однако, пожалуй, нет учебника экологии, который бы эти правила опустил. Они стали прочным достоянием экологии.

С. С. Шварц со своими учениками в течение более чем двадцатилетних многосторонних исследований открыл и сформулировал закономерность, которая полностью заслуживает того, чтобы ее можно было возвести в ранг экологического правила Шварца. С. С. Шварц (1969) утверждает, что специализированный в определенных условиях *вид лучше приспособлен к окружающей среде по сравнению с любыми специализированными внутривидовыми формами (подвидом, популяцией) широко распространенных видов.* Эту закономерность он доказывает, сравнивая данные по изучению теплокровных животных (птиц и млекопитающих) районов умеренных широт с данными, полученными в Субарктике и горных районах (Шварц, 1959, 1963, 1969, 1973).

Базой для теоретических построений Шварца является давно известный тезис, что каждое изменение условий существования непосредственно или косвенно вызывает изменения способов реализации энергетического баланса организма. Так, например, Н. И. Калабухов показал, что перенос живущих в низинах представителей Apodemus в горы (Кавказ) приводил к тому, что вначале у них возникало ускорение дыхания. Спустя некоторое время содержание эритроцитов в крови увеличивалось до более или менее такого уровня, какой наблюдался у горных особей. Ускорение дыхания стало уже ненужным и исчезло.

Другой теоретической предпосылкой был тезис о том, что необходимость интенсификации метаболизма ведет к относительному

(т. е. по отношению к весу тела) увеличению органов, которые больше всех отягощены интенсификацией метаболизма,—к увеличению почек, сердца, содержания гемоглобина в крови и т. д. Поэтому можно ожидать, что у форм, живущих в экстремальных или трудных условиях, относительный вес сердца (по отношению к весу тела) будет увеличиваться.

В результате многолетнего изучения большого количества показателей органов, работа которых должна увеличиваться в экстремальных условиях окружающей среды (причем исследования проводились на многочисленных видах), С. С. Шварц (1969) сформулировал, по нашему мнению, полностью обоснованное правило: „Изменение образа и условий жизни животных вызывает значительно более резко выраженные морфофункциональные сдвиги в пределах вида, чем у разных видов". И наконец, ставя точку над „и", он пишет: „Приспособленность специализированного вида всегда выше приспособленности любой специализированной внутривидовой формы". Возникновение нового вида является приспособительным процессом, видообразование — этап приспособления, адаптации. Подвид или популяция может только приспособить свои уже существующие возможности к изменяющимся условиям жизни. Новый вид приспосабливается по-другому, качественно изменяя тип метаболизма и химических реакций на другие, энергетически более экономные.

Любая внутривидовая форма (подвид, популяция) приспосабливается к измененным условиям только в границах свойственных виду возможностей. Поэтому в более холодных зонах (Субарктика, горы) они должны увеличивать свой метаболизм, в связи с чем и наблюдается увеличение индекса сердца. Вид-автохтон адаптирован более радикально, у него свой способ жизнедеятельности, энергетически более экономный, и потому нет необходимости в интенсификации метаболизма.

С. С. Шварц со своими учениками собрал и обработал огромный материал, иллюстрирующий вышеприведенные тезисы. Обработка материала проведена очень старательно. За основу взяты многочисленные морфофизиологические показатели нескольких десятков видов. Все эти данные подтверждают тезис: *видообразование является отчетливым этапом адаптации, формированием нового, энергетически более экономного приспособления, поэтому специализированые виды всегда лучше приспособлены, чем специализированные внутривидовые формы.* Я считаю, что это явление имеет существенное общебиологическое значение. Поэтому оно заслуживает того, чтобы его возвести в ранг экологического правила Шварца» (Петрусевич, 1979, с. 8—11).

Основываясь на данной концепции, С. С. Шварц наметил оптимальную стратегию искусственного отбора, «работающего» в настоящее время преимущественно на морфофункциональной основе. Последнее ускоряет процессы специализации отдельных пород, но не обеспечивает совершенствование приспособительных реакций домашних животных. При отборе необходимо учитывать

не только функциональное совершенствование селекционируемых животных, но и ту энергетическую цену, которой эти качества достигаются (при искусственном отборе предпочтение должно отдаваться животным, у которых бóльшую относительную роль в функциональном совершенстве играет тканевый тип адаптации). Идя этим путем, селекционер получает возможность создания специализированных видов (видов, а не пород!) домашних животных, высокая продуктивность которых достигается с наименьшими затратами энергии (Шварц, 1969а, 1972б,в). Более детально эту проблему С. С. Шварц рассматривает в работе «Генетико-экологические исследования и теория искусственного отбора»: «Современное эволюционное учение, основанное на синтезе классического дарвинизма и генетики, развивалось в значительной степени путем обобщения опыта сельскохозяйственной практики, однако селекционная работа еще недостаточно использует достижения эволюционной теории. Более того, существует мнение, поддерживаемое некоторыми крупными теоретиками (Б. Клатт, А. Ремане, В. Херре и др.), что эволюция и доместикация — принципиально разные процессы. Такое мнение ошибочно: движущие силы эволюции диких и домашних животных относятся к одной и той же категории биологических явлений, различно их конкретное выражение. Это было установлено еще Дарвином и подтверждено многими исследователями. Достаточно в этой связи вспомнить классическую монографию Е. А. Богданова (1913) и серию обобщающих работ С. Н. Боголюбского (1936, 1937, 1959).

Анализ общего и специфичного в эволюции диких и одомашненных форм имеет большое общебиологическое значение и может оказаться полезным при разработке теоретических основ селекции и породообразования. Этот анализ должен базироваться на синтезе эволюционного учения, учения о морфологических закономерностях доместикации и экологической генетики как раздела популяционной генетики, исследующего зависимость генетического своеобразия популяций от конкретных условий их существования и взаимосвязь между экологической структурой популяции и ее генетическим составом...

Весь накопленный современной экологией материал показывает, что специализированные виды обладают качественно более высокой приспособленностью к определенным условиям поддержания энергетического баланса, чем наиболее специализированные внутривидовые формы. Видообразование оказывается в громадном большинстве случаев наиболее эффективным путем адаптации. Однако любое повышение продуктивности домашних животных означает изменение условий поддержания энергетического баланса независимо от того, заключается ли повышение продуктивности в повышении молочной или мясной продукции или в повышении выносливости к суровому климату или тяжелой работе. Отсюда следует, что возможность выведения новых видов домашних животных (не одомашнивание новых диких видов, а создание специализированного вида с заданными свойствами) означала бы

принципиальный прогресс животноводства. Исходя из развиваемой нами гипотезы, формирование новых видов должно основываться на новом типе селекции — селекции, в которой результаты повышения продуктивности сопоставляются с механизмами, их определяющими. Конкретно это значит, что отбору подлежат не самые продуктивные животные, а те, повышение продуктивности которых не сопровождается существенными морфофизиологическими сдвигами. Предлагаемый новый принцип отбора настолько прост, а его результаты могут быть столь значительными, что нам представляется целесообразным испытать его на практике» (Шварц, 1972в, с. 41, 47).

В последние годы жизни С. С. Шварц уделял большое внимание разработке проблемы эволюции биосферы и вопросам экологического прогнозирования: «Взаимоотношения человека с породившей его природой, взаимоотношения биосферы со сферой разума и труда — ноосферой — становятся одной из наиболее важных и трудно разрешимых проблем человечества. Возникающие на этой почве конфликты, совокупность которых нередко воспринимается как глобальный экологический кризис, бесчисленны и многообразны. Но при ближайшем рассмотрении оказывается, что большинство из них имеют общую основу, суть которой в противоречивом взаимодействии двух способных к саморегуляции систем — биосферы и человеческого общества.

Экологический кризис заключается не в том, что в результате непродуманных действий человека гибнут биологические природные ресурсы, а в том, что подрывается способность природных комплексов к саморегуляции или система саморегуляции начинает работать против человека и человечества. Возникновение социалистического общества создает объективные предпосылки к возникновению принципиально нового, гармоничного единства. Реализация этих предпосылок должна быть основана на познании законов развития биосферы. Основополагающие идеи в этой области были сформулированы В. И. Вернадским и В. Н. Сукачевым.

Длительное время эволюция рассматривалась почти исключительно как развитие организмов, как поток филогенезов. Сейчас, однако, стало ясно, что эволюция организмов и эволюция биосферы — взаимосвязанные процессы. Структура и функция биосферы не остаются постоянными, они изменяются по мере изменения морфофизиологических свойств организмов. При этом основные свойства живого и биосферы в целом остаются практически неизменными более 3 млрд. лет. Единство наследственного кода всех земных организмов, общий принцип трансформации энергии служат тому хорошо известной иллюстрацией. Принципиальная структура элементарных сообществ, способных к саморегуляции и развитию, также в полной мере дает себя знать уже на заре жизни» (Шварц, 1976б, с. 61—62). Далее он писал: «Анализ главных тенденций в развитии биосферы и отношений человека к проблемам биосферы позволяет дать самый общий экологический прогноз на ближайшие десятилетия. Если отвлечься от частностей,

то этот прогноз может быть сформулирован в нескольких фразах: существенное изменение структуры биогеоценозов Земли; увеличение роли популяционных процессов в поддержании биоценотического равновесия; развитие способных к самовозобновлению и саморегуляции специфических биогеоценозов антропогенных ландшафтов, отличающихся повышенной стабильностью и повышенной способностью к биологической очистке, а на территориях, допускающих лишь ограниченное антропогенное развитие,— биогеоценозов, отличающихся повышенной биологической продуктивностью; поддержание общего баланса биосферы на уровне, обеспечивающем оптимальное развитие человеческого общества.

Для решения этих задач необходимо внедрение экологической экспертизы в промышленное и сельскохозяйственное производство и промышленной культуры в практику природопользования. На смену пассивной „охране природы" должна прийти работа по созданию оптимальной природной среды, по созданию биогеоценозов, способных к саморегуляции в именной человеком среде» (Шварц, 1976б, с. 71—72).

Подход с энергетических позиций к объяснению целого ряда биологических явлений оказался очень плодотворным. В частности, С. С. Шварцу удалось вскрыть некоторые причины, лежащие в основе стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена. Конкретный фенотип животного формируется в соответствии с внешними условиями, которые канализируют развитие. Однако не все каналы развития организма равноценны в морфологическом и энергетическом отношении. Анализ обширного фактического материала позволил С. С. Шварцу прийти к заключению, что общий уровень энергетического обмена животных определяется степенью соответствия их фенотипических и генотипических особенностей. Каждому генотипу соответствует оптимальный фенотип (вынужденные отклонения от этого оптимального пути онтогенеза оплачиваются организмом добавочной затратой энергии). Отсюда можно заключить, что в основе развития животных лежит принцип, который был назван С. С. Шварцем (1968) принципом оптимального фенотипа..

Будучи по складу мышления теоретиком, С. С. Шварц всегда придавал очень большое значение планированию и осуществлению работ, связанных с получением конкретного фактического материала в поле и в процессе лабораторных экспериментов. Он организовал многочисленные экспедиции в Зауралье и на Крайний Север, в которых сам принимал непосредственное участие. По его инициативе в институте был создан виварий.

Более всего С. С. Шварца привлекала Субарктика. Уникальные природные условия и относительная простота северных биогеоценозов давали возможность к осуществлению многих его замыслов. Любимой «природной лабораторией» С. С. Шварца был остров леса среди тундры (Хадытинский стационар на Южном Ямале), где в непосредственной близости можно изучать и север-

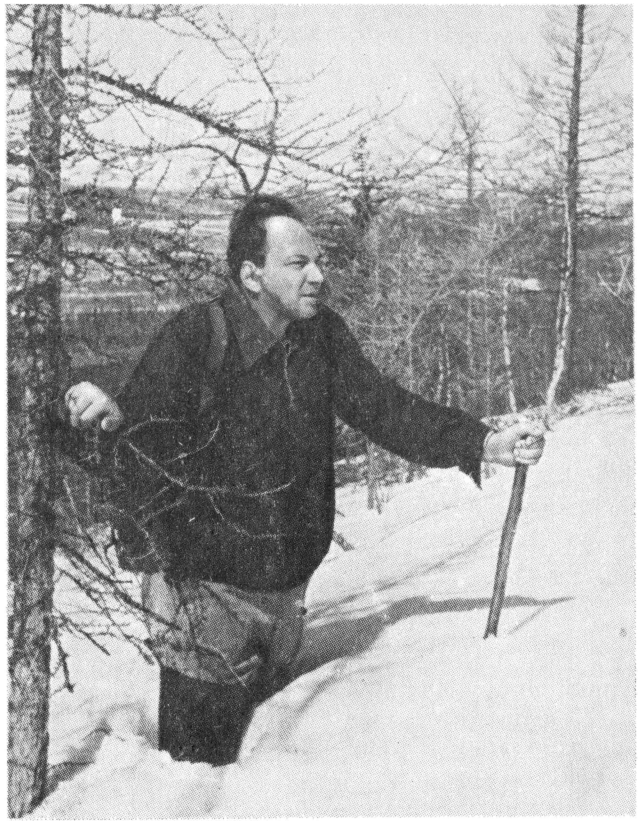

Рис. 2. С. С. Шварц на полевых работах в районе Полярного Урала (1967 г.)

ные популяции широко распространенных видов и типичных эварктов (Шварц, Добринский, 1966) (рис. 2).

Обширный материал по экологическим и морфофизиологическим особенностям животных субарктической зоны, накопленный в процессе северных экспедиций, лег в основу написания капитального труда «Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике» (Шварц, 1963; Шварц, Ищенко, 1971). Достаточно перечислить названия некоторых глав, чтобы составить представление о широте затронутых в работе вопросов: «Видовой состав фауны»; «Таксономическая характеристика популяций»; «Характер освоения субарктических территорий различными видами»; «Особенности питания»; «Биология размножения»; «Напряженность энергетического баланса и интенсивность обмена веществ»; «Сезонная ритмика жизнедеятельности» и т. п. С. С. Шварц убедительно показал, что освоение многими видами животных Субарктики происходит без заметных

изменений интенсивности обмена веществ, а уровень метаболизма типичных автохтонов Севера (обского лемминга, полевки Миддендорфа и др.) даже ниже, чем у родственных им форм, распространение которых ограничено более южными широтами. При этом имелось в виду, что у некоторых мелких млекопитающих в условиях Крайнего Севера повышение сопротивляемсти по отношению к низкой температуре должно рассматриваться в первую очередь как приспособление к низким летним (а не зимним!) температурам (Шварц, 1963).

Общебиологический интерес этой серии работ С. С. Шварца определяется тем, что удалось установить наличие сходных адаптаций у представителей разных классов (млекопитающих, амфибий, птиц). Это выражается в повышении способности создания в организме энергетических резервов, увеличении скорости развития, расширении ассортимента доступных кормов, повышении активности пищеварительных ферментов, что указывает на общие законы приспособления животных разных систематических групп к экстремальным условям существования (Шварц и др. 1964; Шварц, Ищенко, 1971).

Будучи зоологом широкого профиля, С. С. Шварц много внимания уделял и теоретическим вопросам в области биогеоценологии. Отметим лишь наиболее важные его исследования этого плана. Изучение продуктивности популяций разных видов в разных условиях среды дало возможность составить представление об эколого-популяционных закономерностях основных биогеоценотических явлений и процессов, что является необходимой предпосылкой к разработке теории функционирования биогеоценозов, в основе которой лежит представление о синэволюции слагающих их видов. С. С. Шварц резюмировал основные положения этой теории следующим образом: «Элементарными функциональными единицами биогеоценозов являются видовые популяции; биологическая специфика биогеоценозов определяется функциональным единством относительно немногих видов, виды-сателлиты не изменяют положения биогеоценоза в биосфере, но в значительной степени определяют эффективность той биогеохимической работы, которая определяется свойствами биогеоценотического ядра; продуктивность биогеоценоза определяется биологическим своеобразием видов-доминантов, его устойчивость — общей структурой; популяционные и биогеоценотические механизмы регуляции численности отдельных видов страхуют биогеоценоз от катастрофических нарушений его структуры; целостность биогеоценоза проявляется в том, что изменение одного из компонентов системы изменяет поведение системы в целом; не только между отдельными видами, но и между более крупными узлами ценотической сети существует система коррелятивных связей, страхующих биогеоценоз от дискоординации его функций и дискоординации функций его важнейших компонентов; в единстве живых и косных компонентов биогеоценоза активным началом является биогеоценоз» (Шварц, 1971, с. 485—494).

Выявление общих закономерностей, определяющих роль животных в биогеоценозах, привело С. С. Шварца к убеждению о необходимости разработки экологических основ управления продуктивностью биогеоценозов. Поскольку эффективность работы каждого звена трофической цепи определяется особенностями доминирующих видов и их конкретных популяций, а продуктивность последних связана с их структурой, то уже в настоящее время представляется возможным экологический путь повышения продуктивности биогеоценозов (через направленное изменение структуры популяций). В дальнейшем работы этого направления могут послужить предпосылкой для создания искусственных биогеоценозов, работающих эффективнее естественных (Шварц, 1967б, в, 1976б; Шварц, Данилов, 1972).

В последнее время особенно интенсивно стала развиваться новая ветвь экологии — химическая экология. Суть этого научного направления заключается в том, что в процессе своего роста и развития организмы выделяют в среду химические вещества (экзометаболиты), которые работают в качестве регуляторов популяционных процессов. С. С. Шварц придавал этим исследованиям очень большое значение (Шварц, Пястолова, 1970а, б, в; Шварц и др., 1974). Серия работ, проведенных под его руководством на личинках земноводных, личинках комаров и рыбах, позволила сделать обобщения, которые сводятся к следующему: накопление в среде экзометаболитов образует тот фон, который определяет как скорость развития популяций в целом, так и темпы роста отдельных животных; экзометаболиты быстро растущих животных тормозят рост и развитие более мелких; экзометаболиты отставших в росте и развитии особей или не оказывают на развитие более крупных индивидов никакого действия, или ускоряют их рост и развитие; экзометаболиты ускоряют процесс регенерации, стимулируют клеточное деление в тканях и интенсифицируют обмен веществ; специфика действия экзометаболитов, которые выделяются животными в среду, определяется спецификой их обмена веществ, который, в свою очередь, обусловливается общими свойствами генотипа (метаболический фон, создаваемый разными генотипами, различен); многоклеточные животные унаследовали от одноклеточных популяционные механизмы регуляции роста, развития и морфологических реакций, основанные на экзометаболической регуляции; метаболиты как регуляторы жизненных процессов и в популяции и в организме принципиально отличаются от гормонов и феромонов; метаболиты действуют в ничтожных концентрациях. Развернутое обоснование перечисленных положений дано в книге «Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология» (Шварц и др., 1976).

Расшифровка «химического кода», определяющего ход популяционных процессов, с одной стороны, и синтезирование аналогов соответствующих метаболитов — с другой, позволят разработать приемы, с помощью которых можно будет ограничивать в необходимых пределах численность вредных животных. Еще более важный

выход в практику химическая экология может дать на пути изыскания методов, с помощью которых можно будет подчинять развитие опухолевых тканей метаболическому фону организма (Шварц и др., 1974, 1976).

Большой вклад внес С. С. Шварц в развитие и конкретизацию проблем экологии человека (рис. 3). В последнее время в специальной литературе и популярных изданиях для широкой аудитории публикуются различные точки зрения, вкладывается разный смысл в понятие отрасли знания, именуемой экологией человека. Поэтому особенно важно знать точку зрения ученого, который стоял у истоков этого научного направления. С. С. Шварц в журнале «Вестник Академии наук СССР» (1976в) по этому поводу писал следующее: «Экология человека — наука, еще не получившая прав гражданства, не определившая своего предмета и метода исследования,— уже стала одной из популярнейших отраслей знания. При этом публицистические статьи резко преобладают над работами экспериментального и теоретического характера. Естественно поэтому, что в термин „экология человека" разные авторы вкладывают разное содержание. Главная задача большинства работ, имеющих отношение к проблеме экологии человека, заключается в демонстрации влияния урбанизации и индустриализации Земли, отдельных территорий и акваторий на состояние природной среды. Значение подобных исследований очевидно: человек должен знать не только непосредственные, но и отдаленные, косвенные последствия своей деятельности. Однако большинство работ этого направления страдает одним общим недостатком: в них практически отсутствует конструктивная программа действий. То, что промышленность оказывает на состояние природной среды серьезное влияние, несомненно. Несомненно и то, что любые меры предосторожности (совершенно необходимые) и любая степень совершенствования производства (замкнутые циклы и т. п.) лишь ослабят степень воздействия человека на природу, но не ликвидируют опасности ухудшения природной среды (хотя бы по одному тому, что само культурное производство изымает из биологического круговорота громадные территории и акватории). Мне кажется, что это положение должно быть очевидным для любого человека, не склонного к самообольщению. Но из этого отнюдь не следует, что человечество должно идти по линии свертывания производства. Тезис „назад к природе" всегда был по существу реакционен, а в настоящее время он и антинаучен. Борьба за прогрессирующее повышение уровня жизни людей требует неуклонного развития промышленности (и сопровождающей ее урбанизации). И дело здесь не только в том, что „индустриализация" (в широком смысле слова) повышает производительность труда с вытекающими отсюда благоприятными социальными последствиями. Не менее важно, что при современной численности населения неиндустриальные методы производства оказывают на развитие природной среды не менее пагубное воздействие, чем применение самых „грозных" (с точки зрения традиционного понимания охраны природы) индустриаль-

Рис. 3. С. С. Шварц на отдыхе в пути на полевые работы (Челябинская обл., 1972 г.). Фото Н. С. Гашева

ных комплексов. Эта сторона дела совершенно обходится „алярмистами“ , что создает ложные (нередко — опасные!) представления о путях развития ноосферы. В качестве иллюстрации приведем наблюдения одного из крупнейших современных натуралистов — директора зоопарка в Дрездене В. Ульриха. В своей книге „Казиранга — район животного мира на Брамапутре“, изданной в 1972 г., он сообщает данные, показывающие, какие последствия вызывает примитивное хозяйство индийского крестьянства.

Увеличение плотности населения сопровождается вытеснением лесов, их заменой степными и полевыми сообществами. В качестве топлива используется сухой помет коров (широко известные в Средней Азии „кизяки“). Ежегодно сжигается 300 млн т кизяков (энергетический эквивалент 68 млн т дров, или 35 млн т угля). Естественный круговорот веществ в природе оказался нарушенным: травоядные животные потребляют растения, но почве не возвращаются изъятые из нее вещества, они сжигаются. В этих условиях превращение громадных территорий „рая“ в пустыню — лишь вопрос времени. „Чертов круг“ (выражение В. Ульриха) замкнулся. Где же выход? Только в одном — в развитии промышленности, которая заменит „кизяки“ углем и нефтью, даст минеральные удобрения, способные возвратить обедненной почве ее плодородие.

Проблемы „охраны среды“ не столь просты, как это кажется „алярмистам“. Знаменитый препарат ДДТ (ныне запрещенный) вызвал гнев (гнев справедливый) со стороны всех людей, любящих

природу, всех, кто понимает грозную опасность нарушения природного баланса. Но в той же Индии на хижинах крестьян в долине Брахмапутры белой краской указана дата последнего применения ДДТ: препарат спас миллионы людей от малярии. Проблема оказалась неизмеримо сложнее, чем казалось в начале века. Стало ясным, что эмоциями нельзя заменить знания, что нужна наука, которая позволила бы согласовать интересы развития современного индустриального общества с поддержанием оптимальной природной среды. Очевидно, что подобной наукой могла бы стать экология человека. Поэтому необходимо попытаться определить ее специфику.

Прежде всего полезно задать себе „странный" вопрос: а является ли экология человека экологией? Этот вопрос странен лишь на первый взгляд: ведь говорим же мы об „анатомии буржуазного общества", хорошо понимая, что в данном случае слово „анатомия" — простое заимствование термина одним циклом наук у другого, не более чем facon de parler. Это предположение могло бы найти себе оправдание и в том, что на многих совещаниях (в том числе и на совещании „Круглый стол" в „Вопросах философии") профессиональные экологи оказываются в явном меньшинстве. Не было бы ничего страшного, если бы экология человека оказалась вполне самостоятельной наукой — не экологией. Но тогда неизбежно встал бы вопрос о роли экологии (в точном и привычном смысле слова) в решении глобальной проблемы „Человек и природа".

Поэтому нам представляется крайне важным определить роль экологии в изучении законов развития ноосферы и на этой основе определить содержание рождающейся на наших глазах науки — экологии человека.

Задача экологии заключается в изучении законов, которые управляют жизнью животных и растений в естественной среде обитания. Можно полагать, что в ближайшем будущем развитие экологии приведет к дальнейшей консолидации ее основных задач и экология трансформируется в науку о биологических системах надорганизменного уровня интеграции — популяций и биогеоценозов, однако в настоящее время экология четко распадается на три главы: факториальная экология, популяционная экология и биогеоценология. Пятая Всесоюзная экологическая конференция показала, что подобное понимание экологии в целом верно отражает современное состояние этой науки и удовлетворяет большинство специалистов. Поэтому при анализе соотношения понятий „экология" и „экология человека" целесообразно исходить из указанного определения.

Человек — живое существо, и любая констелляция внешних условий (изменение температуры, влажности, атмосферного давления и парциального давления кислорода, химизм воды и т. п.) отражается на его состоянии. Поэтому "факториальная экология человека" имеет, казалось бы, право на существование. Но прежде всего действие любого фактора внешней среды на человеческий организм опосредуется экономическими и социальными фактора-

ми. Вряд ли нужно доказывать, что человек, работающий на открытом воздухе в не очень хорошей одежде, воспринимает изменение температуры не так, как человек, работающий в помещении, оборудованном кондиционерами и другими благами цивилизации. „Факториальная экология человека" неизбежно потеряла бы свое экологическое лицо. Можно, конечно, возразить, что есть и такие факторы среды, „снять" которые современная техника и цивилизация не в силах. Однако соответствующие главы физиологии человека (физиология труда, физиология сна и отдыха, спорта и т. п.), медицины и социологии справятся с возникающими здесь проблемами несравненно лучше, чем экология человека. Естественно, что, изучая, например, влияние климата на организм человека, современная курортология или другая частная медицинская дисциплина будет опираться на опыт экологии (чем в большей степени — тем лучше), но использование одной наукой выводов другой — не причина для провозглашения новой науки.

Я убежден, что внедрение экологического мышления в теорию и практику медицины, экономики и социологии более плодотворно, чем создание „факториальной экологии человека", основное содержание которой неизбежно сведется к анализу медицинских, экономических и социологических проблем.

Если сомнение в целесообразности развития „факториальной экологии человека" как самостоятельной науки возникает у меня преимущественно по мотивам практическим и организационным, то сомнения в „популяционной экологии человека" имеют принципиальную сторону.

Главное содержание популяционной экологии заключается в изучении ею пространственной структуры, генетического состава, механизмов динамики численности, соотношения разных возрастных групп, факторов ранжирования и группообразования, внутрипопуляционных средств сигнализации и связи, консолидирующих популяцию в единое целое, и т. п. В этом отношении популяции человека и популяции животных — принципиально разные явления, подчиняющиеся разным законам: первые — социальным, вторые — биологическим. Нельзя же в самом деле серьезно обсуждать вопрос о том, не играет ли химическое маркирование территории роль регулятора пространственной и возрастной структуры популяции не только у животных, но и у человека. Подобных отнюдь не риторических вопросов можно было бы поставить немыслимое множество. Анализ любого из них показал бы, что прямой перенос эколого-популяционных закономерностей с животных на человека приводит к абсурду, нередко отнюдь не безвредному. Если такой великий мастер эколого-этологических исследований, как К. Лоренц, пытаясь экстраполировать на человека выводы, полученные на животных, пришел к заключению, которое можно обобщить в двух словах „агрессия — фактор прогресса", то нетрудно себе представить, к чему может привести широкое распространение зоологического подхода к анализу законов, которым подчиняется жизнь популяций человека, жизнь общества.

Сказанное отнюдь не означает, что закономерности, вскрытые популяционной экологией, не должны учитываться науками, изучающими человека. Никто лучше эколога не знает, как много популяционных явлений в поведении человека. Явления импринтинга, несомненно, дают себя знать в поведении каждого из нас. Много переформированных проявлений „эффекта группы" и в общественной жизни людей. Психология „популяционного доминанта" дает себя знать чаще, чем мы это себе представляем (особенно в спорте и в детских коллективах). Различные формы стресс-реакций играют в жизни человека едва ли не большую роль, чем в жизни животных. Взаимосвязь динамики территориальной структуры популяций с динамикой ее генетического состава заслуживает тщательного изучения социологов и демографов. Не меньший интерес представляет и исследование взаимосвязи между возрастной структурой популяции и динамикой народонаселения. Все это так. Подобных примеров можно было бы привести много.

Тем не менее нет оснований говорить о популяционной экологии человека, ибо главная задача популяционной экологии (ее конечная цель, придающая ей самостоятельность) заключается в исследовании законов динамики численности, законов становления и саморегуляции популяций как элементарных форм существования вида. Изучение вопросов, ряд которых мы назвали выше, служит решению этой основной задачи.

Жизнь человеческих популяций подчиняется социальным, а не экологическим законам. Поэтому нам представляется, что популяционная экология человека не заслуживает выделения в самостоятельный раздел науки, хотя социология, социальная психология, демография и другие науки о человеке не могут не учитывать выводов популяционной экологии. Но и при этом нельзя забывать, что между структурой и функцией популяций животных и человека различия принципиальные, неизмеримо большие, чем между физиологией человека и животных. Этому утверждению могла бы быть дана развернутая аргументация, нам же оно представляется самоочевидным.

Третий раздел современной экологии — биогеоценология (экология сообществ, учение об экосистемах; в данном случае дело не в названии) — заслуживает в плане определения задач экологии человека пристального внимания. Суть учения В. Н. Сукачева о биогеоценозах заключается в обосновании единства живых и косных составляющих (компонентов), в котором ведущим, активным началом является живое. Здесь не место входить в детали учения В. Н. Сукачева, но последнее обстоятельство должно быть подчеркнуто особо, хотя бы по одному тому, что оно слишком часто забывается. В развитых сообществах развитие биогеоценоза подчиняется прежде всего биологическим закономерностям (изменения неживых его компонентов, имеющие характер катастроф,— извержение вулканов, землетрясения и т. п.— не учитываются).

В эволюции биосферы активное начало принадлежит живому. Основополагающие работы В. И. Вернадского ясно показали, что

развитая жизнь стала ведущим фактором геологического развития планеты. Развитие жизни привело к созданию принципиально нового элемента Земли — биокосного вещества — почвенного покрова. Биологические, а не физико-химические и геологические закономерности определяют темпы и формы трансформации вещества и энергии на нашей планете. Вот почему представление об экологии как науке о структуре и функции природы (Е. Одум) находит себе оправдание.

С появлением человека и развитием человечества положение вещей в корне изменяется. Деятельность человека все в большей степени определяет структуру и функцию биогеоценотического покрова Земли, функцию биосферы и тем самым становится фактором планетарного значения» (с. 80—84).

Большинство работ С. С. Шварца носит теоретическую направленность. Однако он всегда стремился найти практическую точку приложения своим теоретическим концепциям. Это было главной стратегией его научной деятельности. Достаточно в этой связи указать на цикл исследований, имеющих непосредственное отношение к охотничьему хозяйству (Шварц, 1959б, 1969б, 1970в; Павлинин, Шварц, 1961; и др.). Тому, что в настоящее время достижения популяционной экологии берутся на вооружение биологами-охотоведами, мы во многом обязаны С. С. Шварцу. Сейчас уже мало у кого возникает сомнение в том, что с точки зрения охотоведения популяция — это элементарный объект промысла. Получают права «гражданства» такие важные для практики охотничьего промысла понятия, как «экологический резерв» популяции, «популяция оптимальной экологической структуры», «экологический вакуум» и др. Работы С. С. Шварца показывают, что с новых теоретических позиций необходимо подходить и к вопросам акклиматизации животных (Шварц, 1959б; Павлинин, Шварц, 1961).

Постоянное внимание С. С. Шварц уделял не только популяционной экологии сегодняшнего дня, он намечал и перспективы развития этой науки в будущем. Поэтому особое значение он придавал перспективному планированию экологических исследований. Анализ современного состояния экологии дал возможность С. С. Шварцу считать, что ближайшие двадцать лет будут периодом создания развернутой экологической теории, основным содержанием которой явится синтез идей популяционной экологии и биоценологии (Шварц, 1972а). К числу важнейших проблем, разработке которых необходимо уделить наибольшее внимание, С. С. Шварц относил следующие: создание рабочей экологической классификации важнейших в хозяйственном отношении видов животных на основе представления о популяционной структуре вида; развитие исследований по изучению закономерностей популяционной регуляции биогеоценотических процессов; углубленное изучение динамики экологической структуры популяций разных видов в разных условиях среды; исследование экологических механизмов эволюционного процесса; изучение географической изменчивости экологических особенностей важнейших видов животных разных таксо-

номических групп; изучение метаболической регуляции популяционных явлений и процессов и разработка принципиально новых методов регуляции численности животных в природе; математическое моделирование популяционных процессов (Шварц, 1972а).

Залог будущих успехов экологии С. С. Шварц всегда видел в подготовке высококвалифицированных научных кадров. Его ученики плодотворно работают в Якутии и Карелии, на Урале и Украине, в Средней Азии и на Кавказе.

Мы попытались наметить лишь наиболее важные вехи в научной деятельности С. С. Шварца. В действительности круг его интересов в области зоологии был значительно шире.

Тех, кому выпало счастье хорошо знать Станислава Семеновича и работать с ним, всегда поражали его талант к широким обобщениям, огромная эрудиция, скромность и большое трудолюбие.

2. Антропические факторы в микроэволюции животных

Одной из важнейших задач в советской биологии может быть, несомненно, названа проблема влияния хозяйственной деятельности общества на эволюцию организмов в естественной природе. Речь идет в первую очередь о неумышленном влиянии человека на микроэволюционный процесс в результате изменения хозяйственной деятельностью условий существования многих видов животных, а также при воздействии непосредственно на численность, состав и структуру их популяций.

Идеи, развиваемые в данной главе, возникли у авторов в первую очередь под влиянием исследований и обобщений академика С. С. Шварца (1966а, 1980 и др.), трудов по эволюции организмов академика И. И. Шмальгаузена (1969, 1983), а также в результате многолетних исследований авторов этой книги, их учеников и сотрудников реакций популяций многих видов животных на разнообразные антропогенные воздействия в различных районах нашей страны и, следовательно, при весьма различных условиях обитания этих организмов.

С середины XX столетия изменение среды обитания огромного большинства видов животных хозяйственной деятельностью людей происходило и происходит в очень широких масштабах. В больших масштабах, в первую очередь в процессе промысла, спортивной охоты и истребления вредных животных, осуществляется непосредственное воздействие общества на популяции этих организмов. Повсеместно интенсифицирующееся рекреационное использование обширных территорий также изменяет условия существования многих животных и приводит к непосредственному истреблению некоторых из них, т. е. к изменению (сокращению) их численности, границ ареалов некоторых видов, к изменению структуры их популяций.

Противоположные результаты, т. е. увеличение численности и расширение ареалов, могут, видимо, иметь некоторые природоохранные и особенно акклиматизационные мероприятия, получившие широкое развитие в современном мире.

Опираясь на современные представления о микроэволюции организмов, изложенные, например, в трудах И. И. Шмальгаузена (1983), Н. В. Тимофеева-Ресовского с соавт. (1969, 1977), С. С. Шварца (1969а, б, 1980) и других исследователей, можно уверенно утверждать, что все перечисленные воздействия человека на среду обитания и популяции животных должны иметь какой-то,

а возможно и значительный, эволюционный результат. Факты такого рода известны давно.

Так, в 60—80-х годах текущего столетия появились работы, свидетельствующие о том, что постоянно вводимые человеком в среду обитания многих организмов разнообразные химические соединения: различные промышленные и транспортные загрязнители, пестициды и удобрения — могут давать и нередко дают существенный мутационный эффект (Лекявичус, 1978; Буевич, Павленко, 1979; Зимина, 1979; Иличкина и др., 1979; Водянова, 1981; Бахитова, Паршин, 1982; Бигалиев, 1982; Кирилова и др., 1982; Курдюков, 1982; Захаров, 1984; Крапивко, Ильенко, 1988; Bodenberg, 1982). Весьма вероятно, что мутационный эффект могут давать и другие достаточно резкие изменения среды обитания многих организмов, вызванные человеческой деятельностью, если принять во внимание, что «вопрос об источниках мутаций еще не решен, но не может быть сомнений, что и в этом случае изменение вызвано не учтенным нами действием факторов внешней среды» (Шмальгаузен, 1983, с. 15). Это утверждение И. И. Шмальгаузена в существенной мере сохраняет свое значение и в настоящее время.

Несомненно, что какой-то эволюционный эффект должны иметь и изменения человеком численности и состава популяций многих видов организмов, причем нередко изменения очень резкие и глубокие в направлении как падения численности, так и последующего ее полного или частичного восстановления, которое, как правило, сопровождается перераспределением организмов. Со времен С. С. Четверикова (1915, цит. по: Четвериков, 1980) известно, что флуктуации численности в естественной природе способны существенно изменять генетическую структуру популяций, направление и интенсивность естественного отбора. Именно поэтому флуктуации численности организмов рассматриваются в современной эволюционной теории в качестве одного из важнейших элементарных эволюционных факторов (Тимофеев-Ресовский и др., 1969, 1977; Георгиевский, 1985). Вместе с тем значение деятельности человека в этом процессе до сих пор почти не исследовалось.

Нередко сопряженное с движением численности изменение границ популяционных и даже видовых ареалов может, по-видимому, значительно усиливать эволюционный эффект этого процесса в целом, поскольку выводит некоторые генотипы в новую для их носителей среду обитания (Тимофеев-Ресовский и др., 1969), а резкое падение численности популяций, которое часто бывает следствием направленных действий людей, не только повышает давление отбора, но и вызывает в генофонде сдвиги в сторону аллелей, выгодных в условиях возрастающего в такой ситуации инбридинга (Майр, 1968).

Как показали исследования авторов данной книги, одним из следствий деятельности человека в природной среде нередко является существенное повышение биотопической расчлененности пространства, что иногда обусловливает усиление пространственной, а соответственно и репродуктивной, изоляции популяций или каких-то частей ранее единой популяции (Кубанцев, 1978; Кубан-

цев, Маркова, 1976; Вахменина, Кубанцев, 1978). Пространственная изоляция же, как известно, немаловажное (Дарвин, 1935; Тимофеев-Ресовский и др., 1969, 1977; Майр, 1974), хотя необязательное (Шмальгаузен, 1983) условие эволюционного процесса, особенно на его начальном этапе. Теоретические расчеты А. Н. Колмогорова (1935, цит. по: Тимофеев-Ресовский и др., 1977) показали, что наиболее высокими темпами эволюция идет у видов, распадающихся на полуизоляты, т. е. временами полностью изолированные группы, а в другие периоды частично репродуктивно связанные друг с другом. Именно такие условия создает нередко деятельность человека.

Давно известны и примеры существенного ускорения и изменения вектора естественного отбора неумышленной, т. е. не направленной на эти цели, деятельностью людей. Классическим примером этого процесса стало явление промышленного механизма, впервые обнаруженное у березовых пядениц в Англии более 100 лет назад, а в 40—80-х годах текущего столетия явление резистентности многих видов насекомых к различным ядохимикатам (Дубинин, 1966; и др.). Весьма вероятно, что устойчивость насекомых к ядохимикатам, во всяком случае у отдельных особей некоторых видов, появилась как мутация под действием тех же химикатов, т. е. как следствие антропогенного фактора, и была затем подхвачена естественным отбором как имеющая селективное значение в условиях широкого использования данного химического средства борьбы (Захаров, 1984).

Известно также, что результатом деятельности человека может быть создание новых экологических ниш в самых различных биотопических условиях и в разных биоценозах, которые заселяются достаточно пластичными членами этих сообществ (Захаров, 1984). Освоение видом новой экологической ниши, во-первых, всегда представляет собой элементарный эволюционный акт — необратимое изменение генофонда группы особей на основе изменения вектора отбора адаптивно к новым условиям их существования. Во-вторых, освоение новой экологической ниши антропогенного происхождения в большинстве случаев обеспечивает возможность расселения и быстрого увеличения численности популяции со всеми вытекающими отсюда эволюционными последствиями. Хорошим доказательством реальности этих процессов может служить, например, судьба европейского сурка на Дону, в Поволжье и на Южном Урале в последние 30—40 лет (Бибиков, Дежкин, 1988).

Однако долгое время такого рода процессы рассматривались лишь как единичные, чрезвычайные или случайные.

Таким образом, к настоящему времени накопились достаточно обширные, но отрывочные и разрозненные материалы, свидетельствующие о том, что хозяйственная деятельность, отнюдь не направленная на изменение эволюции организмов в природе, тем не менее оказывает весьма заметное влияние на многие стороны эволюционного процесса, в первую очередь на микроэволюционном уровне. Именно поэтому в конце 70-х — первой половине 80-х годов текущего столетия было опубликовано довольно много работ

различных авторов, рассматривающих антропогенные влияния на природу в качестве одного из важных факторов органической эволюции (Шварц, 1974а, 1976в; Большаков, Смирнов, 1978; Юсуфов, 1978, 1985; Федоренко, 1982; Захаров, 1984; Моисеев, 1984; Голубец, 1986; Киселев, 1986; и др.). Понятно, что общество чрезвычайно заинтересовано в глубоком и всестороннем познании закономерностей этой антропогенной (или антропической) эволюции организмов. Практическая важность прогностических возможностей такого познания совершенно очевидна на уже упоминавшемся примере использования ядохимикатов в борьбе с вредными насекомыми. Результатом сельскохозяйственного использования ядовитых веществ было, к сожалению, непредусмотренное появление многочисленных рас насекомых, устойчивых к ядам, в том числе и весьма высокой токсичности. Прикладное значение изучения в природоохранных целях микроэволюционных процессов, развивающихся в первую очередь под влиянием деятельности общества, достаточно четко и убедительно показано в ряде работ различных авторов (Шварц, 1974а; Соколов, Орлов, 1985; Яблоков, 1985; и др.).

Тем не менее в мировой экологической и эволюционной литературе до сих пор нет сводок, обобщающих имеющиеся сведения по данной проблеме и тем самым способствовавших бы ее дальнейшей разработке. Проблема же эта в целом находится на самом начальном этапе ее изучения даже в общетеоретическом отношении (Мозелов, 1983).

Именно по этой причине авторы не претендуют на полный охват всех аспектов проблемы антропогенной эволюции на современном этапе ее изучения. Более того, в связи с недостаточной изученностью проблемы и первой попыткой ее обобщения в печати многие аспекты проблемы в нашем изложении, вероятно, спорны и требуют дальнейшего исследования. Опираясь на современные представления о биологической эволюции, авторы стремились лишь обобщить имеющиеся в научной печати сведения и собственные материалы по данной проблеме и на этой базе проанализовать, как хозяйственная деятельность человека в природе может влиять на некоторые элементарные эволюционные процессы, на направленность и результативность естественного отбора. Весьма вероятно, что концепция, представленная авторами на страницах этой книги, не удовлетворит многих исследователей. Многое из того, о чем говорится ниже, действительно спорно и нуждается в экспериментальной проверке, в дальнейшей теоретической проработке. Однако авторы надеются, что материалы и соображения, изложенные ниже, послужат стимулом для дальнейших наблюдений, экспериментальных и теоретических исследований. К сожалению, базисные понятия в теории эволюции, которыми нам придется оперировать в дальнейшем, нередко недостаточно определены и допускают различные их трактовки. Неопределенность же базисных понятий в любой теории — трудноустранимый недостаток, часто приводящий к бесполезным спорам, которые лишь отвлекают их участни-

ков от разработки проблем по существу. Поэтому мы считаем полезным сформулировать в этой части данной работы наши представления о сущности некоторых эволюционных и экологических понятий, на которые нам придется опираться в последующем тексте книги и сущность которых трактуется не всегда однозначно.

Мы не стремимся в данном случае к доказательству правильности наших суждений по терминологическим и понятийным проблемам, а имеем в виду (во избежание разночтения в дальнейшем) лишь определить наши представления о содержании ряда базисных понятий экологии и теории эволюции, которые используются нами в этой работе.

По мнению авторов данной книги, эволюция — это непрерывный и необратимый, в какой-то мере естественно направленный процесс исторического развития органического мира, слагающийся из четырех взаимосвязанных и взаимообусловленных этапов: микроэволюции или эволюции популяций, мезоэволюции или видообразования, макроэволюции, т. е. надвидовой эволюции, и эволюции биогеоценозов.

Главная сущность микроэволюции организмов, т. е. процесса, о некоторых причинах и формах которого будет идти речь в этой книге, заключается, по мнению авторов, в необратимом изменении генофонда популяции в пределах его видовой специфики и в фенотипическом адаптивном проявлении этих генотипических изменений. Микроэволюция предшествует видообразованию — следующему этапу эволюционного процесса, но далеко не всегда необратимые изменения генофонда популяции, т. е. микроэволюция, завершаются видообразованием (Майр, 1974; Шварц, 1974б). С. С. Шварц писал, например: «...необратимость микроэволюционного процесса характеризуется теми особенностями преобразуемой популяции, которые определяют своеобразие ее реакций на изменение среды». Эту точку зрения на сущность микроэволюции мы считаем достаточно обоснованной. Поэтому нам представляется вполне вероятной ситуация, когда популяция приобретает новые для ее членов генетические детерминированные особенности, повышающие адаптивность популяций к конкретной среде, и тем не менее все эти изменения происходят в пределах видовых критериев, характеризующих именно данный вид. Процесс формирования и усиления фенотипической специфичности популяции может продолжаться неопределенно долго, но при сохранении межпопуляционных контактов возникновения нового вида, т. е. новой относительно замкнутой эколого-генетической системы, может и не произойти.

Кроме того, существенна специфика причин и механизмов видообразования, так же как масштабов и сущности генетических и обусловленных ими фенотипических преобразований, лежащих в основе этого процесса, в сравнении с преобразованиями на популяционном, т. е. на внутривидовом, уровне (Шмальгаузен, 1961; Большаков, 1972; Шварц, 1974а, б, 1977, 1980; Дубинин, 1985; Барсуков, 1986; Шкорбатов, 1986; Simpson, 1944).

Поэтому мы считаем, что есть все основания рассматривать видообразование (мезоэволюцию) как особый этап эволюции биологических систем. Мы останавливаемся на определении нашего отношения именно к этим двум этапам эволюционного процесса потому, что все содержание данной книги посвящено микроэволюции в нашем понимании этого термина и не затрагивает процесса видообразования.

Наша трактовка термина «популяция» была рассмотрена нами ранее в ряде работ (Кубанцев, 1973; Большаков, Кубанцев, 1984), она в своей основе совпадает с точкой зрения на это понятие С. С. Шварца (1960, 1969а), а также Н. В. Тимофеева-Ресовского с соавт. (1977) и многих других, как отечественных, так и зарубежных, биологов. Современное содержание этого понятия достаточно подробно рассматривается, например, в работе А. В. Яблокова и Н. И. Лариной (1985) и особенно в работе А. В. Яблокова (1987). Все это избавляет нас от дальнейшего обсуждения содержания данного понятия. То же самое можно отнести и к понятию «микропопуляция», наше представление о котором достаточно подробно изложено в работе В. Н. Большакова и Б. С. Кубанцева (1984).

Несколько слов следует, видимо, сказать о терминах «антропогенные воздействия» и «антропогенные, или антропические, факторы». Не вдаваясь в анализ этимологической обоснованности употребления в биологических работах выражений «антропогенный» и «антропический», мы считаем синонимами оба эти термина, которые достаточно прочно вошли в лексикон биологов. Оба они обозначают результаты действия человека в природе. Однако есть разница по существу между понятиями «антропогенное воздействие» и «антропогенный, или антропический, фактор» (Кубанцев, 1978). Если первое из этих понятий, т. е. «антропогенное воздействие», обозначает в первую очередь какое-то хозяйственное мероприятие, осуществляемое человеком в природе (строительство гидроэлектростанции и создание при этом водохранилища, посадка лесополос или распашка целины и т. п.), то второе понятие («антропический фактор») имеет экологический смысл и представляет собой некий элементарный результат антропогенного воздействия, т. е. хозяйственных действий человека в природе. Так же как биотические и абиотические факторы, каждый антропический фактор становится элементом среды обитания организмов, но привнесенным в природу человеком. Таким образом, почти каждое антропогенное воздействие на природу чревато множеством антропогенных, или антропических, факторов, т. е. факторов, «рожденных человеком» в процессе его хозяйственной деятельности.

Авторы надеются, что материалы и соображения, изложенные в этой работе, будут полезны для дальнейшего развития эволюционной теории, и в первую очередь для понимания сущности микроэволюционных процессов, возникающих в природе под влиянием хозяйственной деятельности общества.

О вероятной роли в микроэволюционном процессе антропогенного изменения численности животных

Одним из элементарных факторов эволюционного процесса, как это известно еще с 1905 г., является изменение численности организмов, или «волны жизни» (Четвериков, 1980).

Сам С. С. Четвериков «волны жизни» рассматривал в первую очередь в качестве фактора, влияющего на направление и давление отбора. Однако дальнейшие исследования показали, что не меньшее значение периодические изменения численности, или популяционные волны, имеют в динамике концентрации разных мутаций и генотипов в популяции. Кроме того, значительное возрастание численности популяции нередко имеет следствием расширение границ популяционного ареала. В результате этого часть особей популяции оказывается в новых для них условиях, как естественных, так и возникающих вследствие деятельности общества (например, на урбанизированных и сельскохозяйственных территориях), и при этом некоторые мутации и генотипы, не имевшие ранее существенного значения для популяции и присутствующие в ее генофонде в малых концентрациях, могут приобретать в новых условиях решающую селективную роль (Тимофеев-Ресовский, 1958; Шварц, 1969а, 1980). Эволюционное значение всех этих популяционных процессов у самых различных организмов, как и связанной с колебаниями численности природных популяций динамики границ их ареалов, неоднократно и детально рассматривалось разными авторами в ряде фундаментальных работ и даже учебников, в том числе и в течение последних двух десятилетий в рамках современной синтетической теории эволюции (Тимофеев-Ресовский и др., 1969, 1977; Майр, 1968; Шварц, 1969а, 1980; Грант, 1980; Георгиевский, 1985; Курышев, Чернявский, 1988; и др.). Это избавляет нас от необходимости подробно останавливаться на рассмотрении примеров эволюционной роли популяционных волн в природных популяциях и на анализе всех упоминавшихся выше аспектов данной проблемы.

Однако для дальнейшего обсуждения специфики эволюционной роли изменений численности популяций, возникающих в силу антропических причин, необходимо, видимо, не вдаваясь в подробности, сказать несколько слов о генетико-эволюционной сущности популяционных волн в природных популяциях животных. Как уже упоминалось выше, популяционные волны совершенно случайно изменяют концентрацию редко встречающихся в генофонде популяций мутаций и генотипов.

Случайность этих изменений обусловливается, во-первых, тем, что периодические падения численности природных популяций животных происходят в силу влияния на популяцию в естественных условиях самых различных факторов среды, сочетаний этих факторов и действия популяционных регуляционных механизмов. В результате под элиминирующее действие этих факторов случайно

попадают самые различные генотипы, если они не обладают повышенной устойчивостью к данному фактору или совокупности таких факторов. Кроме того, численность популяции на разных участках популяционного ареала снижается при этом в разной мере, а редко встречающиеся мутации и генотипы бывают распределены в популяционном ареале случайно и поэтому, как правило, неравномерно. Таким образом, одни из животных — носителей редких мутаций и генотипов — могут случайно оказаться под действием элиминирующих факторов, а другие — вне их действия. В результате первые становятся еще более редкими и могут даже полностью исчезнуть из генофонда популяции, а вторые сохраняются в составе популяции. Более того, в условиях общего снижения численности концентрация этих последних генотипов будет возрастать, и в дальнейшем именно они становятся основной базой естественного отбора в процессе восстановления и последующего движения численности популяции.

Однако в естественной среде полная элиминация большинства даже редко встречающихся в популяции мутаций и генотипов, как следствие популяционных волн, обычно не происходит, и в первую очередь именно в силу случайного распределения в пространстве особей — носителей этих генотипов. Полная утрата каких-то мутаций популяцией в результате колебаний ее численности возможна, видимо, лишь в том случае, если изменение генофонда при колебаниях численности будет происходить в одном и том же направлении в ряду последовательных поколений, что, разумеется, можно рассматривать в естественных условиях как явление хотя и возможное, но достаточно редкое. Таким образом, в природной популяции почти всегда сохраняется база повышения концентрации многих из редко встречающихся и не имеющих селективного значения мутаций. В следующем цикле падения численности «счастливая карта» выпадает другим генотипам и, следовательно, в силу случайности и периодичности процесса полностью исключается какая бы то ни было направленность его действия, а динамика численности в естественных условиях играет преимущественно роль механизма, «подставляющего» те или иные генотипы под воздействие естественного отбора. Кроме того, как это известно еще из работ С. С. Четверикова и многих более поздних генетиков-эволюционистов, изменения численности природных популяций имеют существенное значение в определении интенсивности давления естественного отбора, снижающегося при росте и возрастающего при падении численности популяции. Таким образом, интенсивность действия отбора на редкие мутации и генотипы в значительной мере определяется уровнем падения и в целом диапазоном колебаний численности популяции. В целом же, как об этом свидетельствуют, например, многолетние наблюдения Ю. И. Новоженова за изменением фенооблика популяций ряда видов насекомых (1987), естественные колебания численности не нарушают, как правило, сложившуюся стабильную генетическую структуру этих популяций.

В настоящее время в качестве одной из важнейших причин, обусловливающих изменения численности очень многих видов животных, выступает хозяйственная деятельность человека (Лек, 1957; Викторов, 1967, 1973; Кудряшов, 1975; Кучерук, 1976; Поляков,1976; Гладкина, 1980; Максимов, 1984; Максимов, Ердаков, 1985; Насимович, 1985; Ивантер, 1987; Ищенко, 1987; Elegg, 1975; и др.). Нередко изменения численности животных под влиянием хозяйственной деятельности принимают периодический характер. Постоянно повторяющаяся борьба с насекомыми и грызунами, вредными в сельскохозяйственном или опасными в медицинском и ветеринарном отношении, повсеместно практикуется в огромных масштабах. Быстрому восстановлению численности насекомых при этом может способствовать одновременно истребление животных, контролирующих их размножение, и смертность в естественных условиях (Викторов, 1967). Промысел и спортивная добыча многих видов рыб и некоторых других животных-гидробионтов регулярно и периодически осуществляются во всех без исключения водных бассейнах планеты; периодически промышляются и добываются в качестве объектов спортивной охоты многие виды млекопитающих и птиц. Иногда существенно влияют на колебания численности различных видов животных время от времени повторяющиеся загрязнения среды их обитания промышленными или транспортными загрязнителями (например, нефтью, периодически поступающей в некоторые водные бассейны в процессе ее перевозок и добычи на шельфе), как и другие формы деятельности в природной среде (покосы; периодический выпас скота; рекреационный пресс, интенсивность которого в каждом конкретном месте существенно изменяется по сезонам и годам, и т. п.).

Более того, сельское хозяйство в целом, с его сезонностью и периодической сменой сельскохозяйственных культур, резко изменяющими условия существования грызунов и насекомых иногда на значительных площадях сельскохозяйственных полей, является существенным фактором, определяющим движение численности ряда видов грызунов и членистоногих. Еще в 1964 г. зоолог А. А. Максимов писал по поводу причин изменения численности некоторых видов мышевидных грызунов: «Наличие в земледельческой зоне массовых размножений именно у тех видов грызунов, условия существования которых созданы хозяйственной деятельностью человека, является хорошим подтверждением ведущей роли антропогенных факторов в формировании и развитии описываемого явления», т. е. динамики численности этих животных. Аналогичные материалы содержатся и в известной работе Г. А. Викторова (1967), посвященной всестороннему анализу динамики численности вредной черепашки.

Видимо, нет необходимости рассматривать масштабы различных форм деятельности общества и обусловливаемых этой деятельностью процессов в естественной природе и на сельскохозяйственных угодьях. Очевидно, что масштабы эти очень значительны,

а их последствия в той или иной степени ощутимы на громадных территориях большинства стран всех континентов планеты и на огромных пространствах Мирового океана.

Примеры каждой из перечисленных форм деятельности человека общеизвестны, бесконечно многочисленны и многообразны; останавливаться на их рассмотрении нет необходимости. В данном случае важно лишь то, что изменения численности популяций животных, являющиеся следствием деятельности человека в природной среде, имеют много общего с естественными популяционными волнами. Так, введение в среду обитания животных химических препаратов с целью борьбы с вредными для человека грызунами или насекомыми и как следствие промышленных выбросов вызывает, как правило, массовую гибель организмов и падение численности их популяций. Затем следует восстановительный период, когда численность каждого вида организмов, подвергшихся действию химических агентов, растет, поскольку принимаются меры по предотвращению дальнейших промышленных выбросов в губительных масштабах, а использование ядов для борьбы с вредными организмами при их низкой численности в большинстве случаев становится экономически нецелесообразным, да и излишняя химизация среды нежелательна с санитарно-гигиенических и природоохранных позиций. При достижении же организмами-вредителями более или менее высокой численности ядохимикаты используются вновь. Особенно характерна такая организация истребительных работ в борьбе с сравнительно медленно размножающимися и расселяющимися вредными животными, например грызунами. Конкретные примеры такой периодичности антропогенных изменений численности животных достаточно многочисленны. Интересные материалы, свидетельствующие о необходимости периодической дератизации животноводческих помещений в Северном Казахстане, содержатся, например, в сообщении А. Н. Козлова. По данным этого автора, численность серой крысы в помещениях свиноводческих ферм в Северном Казахстане возрастает в течение года в несколько раз и за 4 года может достигать 700 особей в одном свинарнике. С увеличением плотности заметно падает интенсивность размножения и численность стабилизируется, но на весьма высоком уровне, в результате чего возникает потребность в дератизации. Последняя резко снижает численность крыс (на 95—98%), но при этом нарушается популяционная структура, формируются новые брачные пары, вследствие чего интенсифицируется размножение, увеличивается прирост и происходит восстановление численности как за счет размножения, так и за счет иммигрантов, если дератизации подвергаются отдельные помещения фермы. При использовании крысида, когда выживала часть молодняка, численность крыс уже за 5—6 мес возрастала в 3—4 раза. В зависимости от использовавшегося препарата и масштабов дератизации восстановление численности происходило или преимущественно за счет размножения выживших особей, или за счет вселения животных, но, видимо, всегда в равной мере

имели место оба эти процесса. Во всех случаях численность восстанавливалась в течение 2—4 лет, что в основном совпадает с темпами естественных флуктуаций численности многих видов мышевидных грызунов в различных естественных биотопах и сельскохозяйственных угодьях (Максимов, 1964; Голенищев, 1980; Стадухин, 1980; Тестов, 1984; и др.). Аналогичные сведения содержат и многие другие работы, посвященные изучению процессов восстановления численности грызунов после истребления их ядохимикатами. Так, по данным Г. В. Крыловой и соавт. (1984), в Азербайджане в 1979—1982 гг. после обработки территории приманками с фосфидом цинка в течение короткого срока погибло 90% краснохвостых песчанок, а восстановление численности до исходной происходило за 6—8 мес. Еще одним конкретным примером периодичности колебаний численности животных в результате истребительных работ при помощи ядов и бактериальных препаратов может служить неоднократное истребление обыкновенных полевок на полях зерновых культур и многолетних трав в ряде районов Волгоградской области, осуществлявшееся в производственных условиях в 70-х годах при консультативном участии одного из авторов данной работы и при непосредственном участии одного из его учеников (Дьяконов, Кубанцев, 1976, 1978; Кубанцев, Дьяконов, 1980). В этом случае восстановление численности полевок происходило в течение 2—6 мес, в зависимости от способа истребления, сельхозкультуры, на которой уничтожались полевки, от состояния популяции и времени истребительных работ. Подобные же материалы содержатся в работах И. З. Климченко с соавт. (1972), П. П. Дмитриева, В. С. Лобачева (1973), Н. Г. Евдокимова (1979) и многих других исследователей. При этом нередко истребительные работы повторяются неоднократно в течение многих лет. Периодичность изменений численности вредной черепашки в результате использования химических средств борьбы с ней подробно рассматривает, например, Г. А. Викторов (1967). При использовании ядов в борьбе с этим сельскохозяйственным вредителем численность черепашки снижается, и иногда значительно, но при этом уменьшается и численность ее паразитов и яйцеедов. Вследствие этого через сравнительно короткие сроки численность черепашки, не сдерживаемая естественными биоценотическими факторами, нередко возрастает вновь, что и вызывает необходимость в повторном использовании химических средств борьбы с ней. Не менее характерны и обычны вызванные антропическими факторами периодические изменения численности некоторых других насекомых. Например, регулярное, в течение многих лет, истребление непарного шелкопряда на облесенных участках Волго-Ахтубинской поймы и в прилегающих населенных пунктах, включая Волгоград, чередуется с вспышками численности здесь этого вида насекомых.

Периодичность истребительных работ, направленных против грызунов на сельскохозяйственных полях, предусмотрена методическими указаниями Всесоюзного института защиты растений ВАСХНИЛ 1985 г.

Производственные выбросы в окружающую среду также, к сожалению, нередко повторяются, и иногда неоднократно, и следствием этого являются периодические изменения численности многих видов животных, особенно гидробионтов, обитающих в зонах влияния этих «залповых» загрязнений среды их обитания. В качестве иллюстрации периодичности этих процессов приведем лишь один пример из статьи начальника «Нижневолжскрыбвода» И. А. Сухопарова, свидетельствующий о том, что в бассейне Нижней Волги в 70-х годах имели место четыре случая массовой гибели рыб от промышленного загрязнения водоемов и два случая интенсивного загрязнения здесь нерестилищ рыб и массовой гибели их кормовых объектов (Сухопаров, 1977).

Периоды интенсивной добычи некоторых промысловых животных в отдельных регионах чередуются с периодами запрета или снижения интенсивности изъятия, и это последнее стимулирует подъемы численности популяций промысловых объектов после периодов снижения их численности интенсивным промыслом (Смирнов, 1965; Зубов, 1977; Нефедов, 1981; Монахов, 1983; и др.).

Изменение уровня водоемов и температурного режима воды в водохранилищах по годам определяет колебания численности и биомассы некоторых видов рыб (Делицин, Бедро, 1977; Аведикова и др., 1981; Воскобойников и др., 1981; Ахмедбаева, 1984; и др.), некоторых других гидробионтов (Кузнецова, Тющина, 1977) даже некоторых полуводных млекопитающих. Поэтому совершенно справедливо более 20 лет назад А. С. Мончадский (1962) писал, что деятельность человека наряду с некоторыми естественными факторами может иметь решающее значение в колебании численности отдельных видов животных. В результате их влияния колебания численности могут быть очень существенными.

Нередко численность некоторых животных, например насекомых-вредителей, постоянно удерживается на низком уровне посредством регулярного использования ядохимикатов. В этих случаях флуктуации численности отсутствуют, и этот факт перестает играть какую бы то ни было эволюционную роль. Но ядохимикаты, регулярно вводимые в среду обитания животных, получают значение мощного антропического фактора, постоянно поддерживающего отбор резистентных к ним особей и способного вследствие этого быстро, существенно и направленно изменять состав и концентрацию генотипов в генофонде популяции (Г. Росс и др., 1985). Более подробно этот аспект проблемы будет рассмотрен далее.

Судя по приведенным выше примерам, многие формы антропогенных влияний на популяции животных и среду их обитания имеют следствием периодические колебания численности этих популяций, аналогичные популяционным волнам при естественном течении процессов. Аналогичное естественным изменение численности популяций должно, по-видимому, иметь и аналогичный эволюционный эффект.

Однако динамика численности животных, которую создает человек своими действиями в природной среде, не является в полной мере воспроизведением естественного процесса. Важнейшие особенности периодических антропогенных изменений численности природных популяций животных сводятся, видимо, к следующему.

1. Падение численности каждой конкретной популяции в естественных условиях и ее последующее восстановление являются следствием совокупного действия многих популяционных процессов и местных внешних абиотических и биотических факторов (Башенина, 1947; Рубцов, 1947, 1953; Викторов, 1955, 1967; Максимов, 1964; Поляков, 1976; и др.). Генетические результаты их действия носят, как уже упоминалось выше, случайных характер, тем более что эффект действия многих из этих факторов определяется не только генетической структурой популяции, но и ее экологической структурой, т. е. возрастным составом, соотношением полов, этологическим и пространственным устройством популяции.

Снижение численности популяции под влиянием деятельности человека обычно происходит в результате действия на популяцию одного, но губительного для данных животных фактора (пестициды, химические соединения промышленных выбросов, отстрел и т. п.).

В результате кривая динамики численности принимает несколько иной характер по сравнению с естественным процессом. Падение численности происходит, как правило, в очень короткие сроки, и нисходящая часть кривой изменения численности занимает почти вертикальное положение, особенно если причиной падения численности являются какие-то ядохимикаты, поступающие в среду обитания популяции с достаточно высокой концентрацией (пестициды, промвыбросы и т. п.).

Выживают в условиях достаточно интенсивных антропогенных воздействий, как правило, лишь те немногие из членов популяции, которые случайно имеют в генотипе какие-то особенности, обеспечивающие их носителям большую устойчивость к действию данного антропического фактора или же устойчивые к этому фактору в силу демографических, например возрастных, особенностей. В последнем случае термин «устойчивый» может иметь как буквальный смысл, так и сугубо условный (например, мальки «устойчивы» к вылову рыбы крупноячеистой сетью и т. п.). Однако во всех этих трактовках имеется в виду четко выраженная избирательность действия фактора. Кроме того, дейстие фактора в этих случаях, особенно при использовании ядохимикатов, оказывается в значительной мере унифицированным в пространственном отношении, и поэтому случайности хорологического распределения редких мутаций и генотипов не могут играть заметную роль в их элиминации или сохранении в популяции. Таким образом, в этом случае на нижнем пределе численности популяции, обусловленном действием антропического фактора в высокой и даже в

очень высокой концентрации, будут присутствовать генотипы, устойчивые к действию этого фактора.

Если же падение численности под воздействием антропических факторов происходит за счет изъятия из популяции каких-то возрастных групп, то следствием этого будет существенное изменение генофонда популяции, учитывая при этом специфику генофонда каждой возрастной группы (Шварц, 1969, 1980).

Аналогичные процессы могут, видимо, иногда возникать и в естественных условиях, если численность популяции снижается вследствие действия какого-то чрезвычайно губительного для данного вида животных фактора. Об определенной направленности в перестройке генофонда природных популяций животных в результате действия мощных элиминирующих природных факторов писал еще С. С. Шварц (1977, 1980). Весьма показательные материалы по этой проблеме содержатся, например, в работе Боаг и Гранта. По данным этих авторов, на Галапагосских островах в результате жесточайшей засухи в 1977 г. погибло от бескормицы 85% всех вьюрков, но все выжившие были крупнее погибших. Сами по себе крупные размеры не могли иметь селективное значение во время засухи. Оказалось, что возможность выжить определялась в этих условиях размерами клюва и силой челюстных мышц. Крупные клювы и сильные мышцы обеспечивали возможность потребления крупных семян с твердой скорлупой, недоступных большинству этих птиц. Это существенно расширило кормовую базу крупноклювых особей в период бескормицы, вызванной засухой. В обычных условиях при изобилии семян эти особенности не имели селективного значения. Размеры клюва, как и общие размеры птиц, в решающей мере детерминированы генетически. В результате резкого падения численности вьюрков во время засухи и бескормицы генотипы, определяющие большие размеры тела и клюва, ранее встречавшиеся в популяциях галапагосских вьюрков лишь изредка, оказались в генофонде выживших птиц в очень высокой концентрации. Таким образом, лишь один засушливый год обеспечил генетически детерминированное увеличение размеров тела и клюва вьюрков за счет резкого снижения численности популяции как процесса, направленного в данном случае на сохранение лишь определенных генетических вариантов.

Эффект отбора в условиях засухи и движения численности в данном случае полностью совпадают. Но, поскольку засуха такого уровня на Галапагосских островах — явление исключительное, а крупноклювые вьюрки, по всей вероятности, в достаточной мере генетически гетерозиготны, при их дальнейшем размножении в ряду поколений популяция вьюрков на островах, по-видимому, восстановит обычный для нее в этих условиях генетический и фенотипический полиморфизм.

Более результативными в этом смысле могут быть аналогичные процессы, являющиеся следствием действия антропических факторов. Если в природе такие процессы единичны и возникают лишь в исключительных обстоятельствах, то действие антропичес-

кого фактора в каждом конкретном месте может, как мы пытались показать выше, неоднократно повторяться, в результате чего возникает направленный процесс необратимого изменения генофонда, обусловленный антропогенно индуцированными колебаниями численности популяции, совпадающими с вектором естественного отбора в этих условиях.

При использовании ядохимикатов для борьбы с вредными животными или при действии промышленных выбросов ядовитых веществ невозможно установить, какой процесс выживших особей сохраняется в результате генетически детерминированной резистентности к данному антропическому фактору, а какая часть популяции выживает за счет случайных причин. Поэтому для теоретического расчета изменения доли резистентных особей в популяции, подвергающейся действию антропического фактора, можно, например, предположить, что при 97% падения численности популяции, генофонд которой включает N генотипов, 1% особей выживают за счет резистентности животных, а еще 2% сохранившихся составляют случайно выжившие особи, лишенные гена или генов, обеспечивающих резистентность. При таком допущении в остаточной популяции резистентные особи будут составлять около 33% всех выживших. Наиболее вероятно, что резистентные к данному антропическому фактору особи и восприимчивые к нему животные в дальнейшем будут размножаться с одинаковой интенсивностью и суммарная доля последних в восстановленной популяции несколько возрастет. Но повторное действие фактора вновь резко снизит численность и опять приведет к росту доли резистентных особей. Если число одновременно рождающихся особей обозначить M, промежуток времени между последовательными поступлениями яда в среду обитания популяции — Δt, а коэффициент численности — β, то число рожденных животных за время $\triangle t$ будет $\triangle M$, а при $t=0$ — M_0. Долю же резистентных особей в популяции можно представить как

$$P_{n+1} = P[(1-t) + t/P_n(1-C^{\beta t}) + q],$$

где P — процент выживших резистентных животных, а q — случайно выживших.

При вполне реальном допущении доминантного наследования признака резистентности на основе приведенных выше данных программирование процесса изменения доли резистентных особей в популяции с флуктуирующей под влиянием антропогенного фактора численностью и реализация программы с помощью машины Искра-226 дали следующие результаты. При восстановлении численности популяции до исходной в результате только размножения сохранившихся особей после однократного действия ядохимикатов доля резистентных животных возрастает до 25%, при двукратном использовании ядохимикатов — до 77%, при трехкратном — до 93%, при четырехкратном — до 98%, и в дальнейшем их доля удерживается в популяции на уровне 99%. По экспериментальным данным Н. Н. Киселева (1986), у комнатной мухи устойчивую

к ДДТ расу можно получить за девять поколений. При этом устойчивость популяции возрастает в 100 раз. Т. П. Крапивенко и А. И. Ильенко на основе эксперимента пришли к заключению, что популяция лесных мышей (Apodemus sylvaticus) переходит через сорок поколений на более высокий уровень резистентности к загрязнению среды стронцием-90. Четырехкратное восстановление численности мышевидных грызунов до исходных показателей в наших расчетах соответствует примерно этим цифрам. Приведенные расчеты, однако, отражают лишь общий характер (тенденцию) нарастания доли резистентных особей как следствие популяционных волн жизни, обусловленных действием мощного антропического элиминирующего фактора. Реальное накопление резистентности в популяции бывает обычно более медленным, так как устойчивые к антропическому фактору генетические варианты могут встречаться в исходной популяции в гораздо меньшей доле, чем 1%, меньшим может быть общий уровень снижения численности, резистентность может, вероятно, наследоваться как рецессивный признак, да и восстановление численности, как правило, происходит не только за счет размножения сохранившихся особей, но и в результате вселения животных. Кроме того, антропогенные влияния могут не только снижать численность популяции, но и изменять ее демографическую структуру в направлении, неблагоприятном для размножения выживших особей. Не исключаются на 100% при этом и случайности в изменении концентрации в популяции мутаций и генотипов, не адаптированных к антропическому фактору, периодически снижающему численность популяции. Однако в условиях интенсивного и периодического действия антропического фактора значение любых не адаптивных к данному фактору генетических вариантов в эволюционной судьбе популяции неизбежно будет несопоставимо с ролью устойчивых к данному фактору генотипов — как единственного генетического варианта, обеспечивающего в этих условиях селективный успех.

2. Падение численности популяции, вызванное действиями человека, всегда неожиданно для популяции, поскольку не обусловливается логикой внутрипопуляционных процессов и не зависит от естественных изменений среды обитания животных. Элиминирующий антропический фактор всегда действует внезапно и на любом этапе естественного процесса динамики численности популяции. Известно (выше об этом говорилось), что динамика численности популяции изменяет давление естественного отбора. На восходящей части кривой численности давление отбора бывает минимальным и происходит увеличение разнообразия генотипического состава популяции (Ford, Ford, 1930, цит. по: Тимофеев-Ресовский и др., 1977). В этих условиях, т. е. на верхних отрезках кривой численности, при максимальном генетическом разнообразии популяции и минимальной концентрации редких мутаций и генотипов в ее генофонде резкое и не обусловленное естественным процессом снижение численности животных действием антропического фактора обеспечивает, видимо, возможность случайного сохра-

нения в популяции редких генотипических вариантов, не адаптивных к антропическому элиминирующему фактору, даже принимая во внимание направленное и пространственно унифицированное действие этого фактора. На нисходящем же отрезке кривой численности, и особенно на нижнем участке этого отрезка, генетическое разнообразие популяции снижается, в связи с чем заметно и случайно возрастают в популяции концентрации некоторых обычно редких генетических вариантов.

Ускоренное падение численности в результате действия антропического фактора на этом этапе ее естественной динамики может резко изменить соотношение и концентрацию редких генотипов в популяции; поскольку многие генотипические варианты, случайно повысившие свою концентрацию в генофонде популяции при естественном падении ее численности, могут оказаться недостаточно устойчивыми к антропогенному элиминирующему фактору, они подвергаются действию этого фактора и «выбывают из игры». Изменение генофонда при снижении численности популяции действием достаточно мощного антропического фактора векторизируется. Об этом свидетельствует направленное изменение количественного соотношения генетически жестко детерминированных морф в популяциях ряда видов животных под воздействием анропических факторов — явление, установленное у бурых лягушек (Ищенко, 1978), у водяной полевки (Мошкин и др., 1984) и у некоторых других животных.

Кроме того, ускоренное падение численности под действием антропического фактора приводит к дополнительному возрастанию давления отбора на сохранившиеся генетические варианты, т. е. резко усиливает роль устойчивых к данному антропическому фактору генотипов в дальнейшей эволюционной судьбе популяции (Юсуфов, 1978). Роль случайности в перестройке генетической структуры популяции как следствия изменения ее численности сведена к минимуму, и процесс приобретает направленный характер, причем изменение численности по эволюционному эффекту совпадает с направлением действия естественного отбора.

3. В процессе естественного изменения численности животных, как правило, происходят изменения и в структуре их популяций. Изменяется при этом возрастной состав популяций у многих видов (Тимофеева, 1974; Зубов, 1977; Немченко, 1979; Зимин, Кузьмин, 1980; Кубанцев, Дьяконов, 1980; Мартынов, 1980; Шварц, 1980; Ширяев, 1987). Изменяется соотношение полов как в популяции, так и в каждой возрастной группе (Тимофеева, 1974; Леонтьев, 1979; Макарова, 1979; Писаренко, 1980; Кубанцев, 1983; Большаков, Кубанцев, 1984; Sinsch et al., 1980; Spencer, Barrett, 1980). Изменяются распределение особей и их пространственные взаимоотношения (Клименко и др., 1972, 1975; Флинт, 1977; Евдокимов, 1979; Поле, 1980; Корытин, 1981; Dabrowska-Prot, 1973), а иногда и фенотипический состав популяции (Корытин, 1985). Роль динамики популяционной экологической структуры в эволюционном процессе изучена в настоящее время еще плохо, однако существенное

значение изменений возрастной и пространственной структуры популяции в микроэволюции сомнений не вызывает, а определенная роль в этом динамики половой структуры популяции весьма вероятна. Изменение экологической структуры популяции в процессе динамики численности и эволюционное значение таких структурных перестроек рассматривает, например, С. С. Шварц в упоминавшихся выше работах 1969 и 1980 гг., а также в работе 1973 г. по физическим материалам многих исследователей. Но из этих же материалов следует, что при изменении численности популяций под действием антропических факторов экологическая структура этих популяций претерпевает наиболее существенные перестройки. Видимо, это и заставило С. С. Шварца использовать для анализа эволюционной роли динамики возрастной и пространственной структуры популяций в первую очередь примеры антропогенного изменения этих структур. Таким образом, и в этом отношении специфика эволюционных результатов антропогенной динамики популяции животных достаточно очевидна.

4. Поскольку естественные колебания численности животных, или популяционные волны, являются как следствием внутрипопуляционных процессов, так и результатом изменений, которые происходят в среде обитания данного вида в регионе, они, как правило, охватывают значительные территории, т. е. целиком популяцию на всей площади ее обитания, а нередко и многие смежные популяциии (Лек, 1957; Максимов, 1984).

Хотя при этом численность животных на разных участках популяционного ареала изменяется не в одинаковой степени, направленность изменения численности на каждом отрезке времени бывает однотипна для всей популяции. В результате общего снижения численности животных на значительной площади ее последующее восстановление происходит почти исключительно или главным образом за счет размножения сохранившихся особей, и именно поэтому концентрация тех или иных генотипов и мутаций в сохранившейся части популяции имеет решающее значение для ее дальнейшей эволюционной судьбы. В этом случае решающее значение имеет дрейф генов как следствие популяционных волн, а поток генов из-за пределов популяционного ареала играет второстепенную роль.

Действие каждого конкретного антропического фактора, способного резко снижать численность животных, бывает, как правило, гораздо более локальным (Шилов, 1988). Нередко оно охватывает лишь часть территории, занятой популяцией, хотя на этой части популяционного ареала, как это уже упоминалось ранее, действие антропического фактора на особей популяции бывает обычно максимально унифицированным и хорологически относительно равномерным. Например, губительному действию химических выбросов с промышленного предприятия подвергнутся лишь земноводные, заселяющие водоем, в который поступили эти химические соединения. Соседние же водоемы, даже близко расположенные, но изолированные от загрязняющего источника участка-

ми территории и не подвергающиеся непосредственному загрязнению, как и обитатели этих последних водоемов, окажутся вне действия данного антропического фактора. При этом земноводные некоторых видов, заселяющие все эти близко расположенные друг к другу водоемы, могут быть членами единых популяций. Таким образом, численность каждой популяции в одно и то же время может возрастать в водоемах, не подвергающихся действию антропического фактора (в данном случае загрязнение промышленными выбросами), и резко падать в загрязняющемся водоеме.

Аналогичная картина возможна и при действии на популяцию пестицидов или других форм умышленного истребления животных. Так, истребительные мероприятия с использованием ядовитых приманок, проводившиеся в производственных масштабах с участием одного из авторов данной работы в Западном Казахстане против малого суслика (Поляков и др., 1957; Кубанцев, 1959) и в Волгоградской области против обыкновенной полевки (Дьяконов, Кубанцев, 1976, 1978; Кубанцев, Дьяконов, 1980), охватывали значительные площади.

Но при этом оставались необработанными не менее значительные прилегающие к этим площадям территории, заселенные теми же грызунами, хотя, как правило, и с меньшей плотностью по сравнению с обработанными. Несомненно, что необработанная территория составляла какую-то часть ареала популяций, подвергающихся истреблению.

Аналогичные примеры можно привести в отношении действия антропических элиминирующих факторов на другие виды грызунов (Дмитриев, Лобачев, 1973; Евдокимов, 1979; Крылова и др., 1984; и др.), на птиц (Зимин, Кузьмин, 1980) и особенно на насекомых (в любом дачном и садоводческом поселке, например, одни сады обрабатываются ядохимикатами в борьбе с вредителями, а другие в то же время не обрабатываются).

Известно, что в малочисленных популяциях, каковыми в большинстве случаев как раз и становятся популяции многих животных после действия на них антропических факторов, дрейф генов может играть в эволюционном процессе большую роль, чем естественный отбор, но лишь при условии изоляции этих популяций (Грант, 1980). Такая ситуация нередко возникает и как следствие антропогенных воздействий (см. гл. 3 данной работы). Однако столь же часто имеет место и иная ситуация, т. е. восстановление численности в первую очередь за счет интенсивного вселения на освободившуюся территорию особей данного вида с соседних территорий, не подвергавшихся действию антропического элиминирующего фактора, как это и имело место в приведенных выше примерах. В этих случаях в восстановлении генетической структуры популяции решающее значение приобретает поток генов из-за пределов территории, подвергшейся действию антропического фактора.

Генетическая структура популяции на восходящем отрезке кривой численности при этом будет определяться, с одной сто-

роны, генетическим составом сохранившихся особей с высокой концентрацией в их генофонде генотипов, устойчивых к действию элиминирующего фактора, а с другой — генетическими особенностями вселенцев и интенсивностью процесса освоения ими новой для них территории. Последнее же опять-таки в значительной мере зависит от того, на каком этапе естественной динамики численности находились популяции (или части популяций), как подвергавшиеся истреблению, так и смежные с ней этого же вида животных.

Таким образом, нам представляется вероятными два варианта перестройки эколого-генетической структуры популяции в результате популяционных волн, являющихся следствием действия антропических факторов на среду обитания или непосредственно на особей популяции. В том случае, когда популяционный ареал целиком оказывается в зоне действия антропического фактора, снижающего численность животных, а популяция в существенной мере пространственно изолирована от других популяций того же вида, популяционные волны, возникающие в результате действия антропического фактора, могут обусловливать быструю и направленную перестройку экологической, а затем и генетической структуры популяции, создавая тем самым базу для интенсивного процесса микроэволюции. Если при этом действие антропического фактора, снижающего численность популяции, происходит на нисходящем участке естественного движения численности популяции, т. е. процесс генетической перестройки популяции ускоряется максимально, то роль случайности в количественном и пространственном распределении генетических вариантов будет существенно снижена, а направленность процесса перестройки генофонда популяции в сторону накопления генетических вариантов, адаптивных действию антропогенного фактора, получит максимальное выражение. Изменение генофонда в результате движения численности популяции и вследствие действия отбора будет при этом полностью совпадать.

Если же антропический фактор, понижающий численность животных данного вида, вступает в действие на восходящем отрезке кривой естественной динамики численности популяции, т. е. при достаточно высокой и возрастающей гетерогенности популяционного генофонда, падение численности популяции под действием антропического фактора будет, видимо, менее интенсивным, а направленность процесса изменения генофонда популяции менее четкой, поскольку большое генотипическое многообразие процветающей популяции в этих условиях обеспечивает большие потенциальные возможности случайного сохранения, а следовательно, и повышения концентрации генотипов, не адаптивных к действию антропического фактора. Генетическое преобразование популяции как следствие популяционных волн, стимулированных действиями человека, в этом случае не будет иметь четкую направленность, и для формирования популяции, устойчивой

к данному фактору, потребуется его действие в качестве фактора отбора в течение достаточно большого числа поколений.

В том случае, когда популяция или ее часть, подвергающаяся действию антропического элиминирующего фактора, не изолирована и восстановление популяции и ее генофонда осуществляется в значительной или преимущественной мере за счет потока генов, т. е. вселения животных из тех частей популяционного ареала, которые не подвергались влиянию антропического фактора, или за счет особей соседних популяций, направленность процесса перестройки структуры популяции как следствия популяционных волн численности оказывается завуалированной влиянием вселенцев и процесс принимает в основном случайный характер.

Направленность процесса в этом случае будет определяться в основном естественным отбором, а изменение численности под действием антропических факторов приобретает классическое значение «поставщика мутации» для естественного отбора и средства, влияющего на давление отбора. Более того, в этом случае движение численности будет направлено против вектора отбора, сохраняющего в условиях регулярно повторяющегося действия антропического фактора в первую очередь мутантов, устойчивых к действию этого фактора.

Такой процесс делает невозможным или крайне замедляет формирование популяций животных, устойчивых к антропическому фактору, вызывающему снижение их численности, даже при регулярном на больших временных промежутках возобновлении действия данного фактора. Видимо, в этом кроется одна из причин того, что среди многих видов грызунов, да и среди некоторых видов насекомых пока еще нет рас и популяций, адаптивных к каким-либо ядохимикатам, несмотря на регулярное и длительное использование некоторых из ядохимикатов в борьбе с этими животными.

Это предположение косвенно подтверждается еще и тем, что в отдельных случаях, когда восстановление численности популяций грызунов происходит преимущественно в результате размножения животных, выживших после истребительских работ, а вселение чужих особей на территорию популяционного ареала невозможно или ограничено, у грызунов вырабатывается определенная устойчивость к регулярно используемому для истребления химическому препарату. Так, некоторыми зарубежными авторами в 1972—1974 гг. были обнаружены на ограниченных урбанизированных территориях популяции серых, черных и бенгальских крыс с повышенной устойчивостью к варфарину (Федоренко, 1982). Кроме того, принципиальная возможность получения в ряде поколений форм, устойчивых к некоторым инсектицидам, в том числе и к ДДТ, показана экспериментально для лабораторных мышей, кроликов и даже некоторых видов птиц (Федоренко, 1982).

Таким образом, в тех случаях, когда численность популяции восстанавливается главным образом за счет вселения особей

из-за пределов территории, подвергшейся антропогенному воздействию, процесс микроэволюции, обусловленный движением численности, не приобретает какой-либо четкой направленности. Однако еще С. С. Шварц (1980) писал, что при заселении территории с резко сниженной плотностью населения будет формироваться новая экологическая система на основе скрещивания с выжившими особями старой популяции, как, впрочем, и в результате территориального перераспределения самих вселенцев неизбежно возникновение новых генетических комбинаций, т. е. в конечном итоге существенное и необратимое изменение генофонда, а следовательно, микроэволюция.

В случае резкого снижения численности популяции в результате антропогенных воздействий на нее и последующего заселения территории со сниженной численностью животных со смежных с этой территорией площадей специфика генофонда вновь формирующейся популяции будет, видимо, большей, чем при аналогичном естественном процессе, поскольку в формировании нового генофонда примут участие и специфические генотипы, обеспечивающие их носителям выживание в условиях действия элиминирующих антропических факторов. Несколько большей может быть при этом и скорость эколого-генетического преобразования популяции, так как антропические факторы могут снижать численность популяции очень быстро и до весьма низких показателей, чем и обеспечивается возможность интенсивного вселения «чужих» особей.

Антропогенная изоляция популяций и биотопическая дифференцировка экосистем как вероятные причины микроэволюции

В предыдущих разделах этой книги мы упоминали, что в настоящее время в качестве основной и глобальной причины интенсивного изменения очень многих как наземных, так и водных экосистем выступает деятельность человека и антропогенные воздействия на экосистемы могут вызывать эволюционные преобразования как в целом этих экосистем, так и отдельных популяций различных организмов в их составе.

Еще в 1975 г. А. В. Яблоков и Л. П. Познанин писали: «Развитие исследований в области эволюции биогеоценозов имеет большое значение в связи с быстротой антропогенных изменений различных участков биосферы и является, по-видимому, одним из основных направлений среди эволюционных работ ближайшего будущего». В этой связи решающее значение имеет, видимо, изучение эволюции популяций разных видов в экосистемах, подвергающихся интенсивным антропогенным воздействиям, поскольку совокупность взаимодействующих популяций организмов разных видов как раз и составляет наиболее изменчивую как собственно в экологическом, так и в эволюционном отношении часть любой

экосистемы нашей планеты. Несмотря на то что эволюция биоценозов не может рассматриваться лишь как эволюция совокупности отдельных популяций организмов разных видов (Шмальгаузен, 1974), тем не менее важное значение эволюции популяций в целостном процессе эволюции сообществ сомнений не вызывает (Пианка, 1981).

Экологические результаты антропогенных воздействий на конкретные экосистемы и животные компоненты этих экосистем в различных регионах рассматриваются в огромном множестве отечественных и зарубежных работ, особенно опубликованных в течение 70—80-х годов (Абрамов, Пикунов, 1973; Куренцов, 1973; Андриевский, 1975; Алейникова, 1976; Виноградов, Чернявская, 1976; Воронов, Реймерс, 1976; Гладков, Рустамов, 1976; Казанская, 1976; Карасева и др., 1980; Куликова, 1982; Выскушенко и др., 1984; Доценко, 1984; Соколов В. Е., 1987; Шилов, 1988; Кубанцев, Дьяконов, 1980; Watt, 1973; Bibelriether, 1975; Courtneg, Fenton, 1976; и др.). Значительное число работ последних лет посвящено изучению изменений в животном компоненте экосистем под влиянием урбанизации (Константинов, Бабенко, 1976; Чернобай, Шведов, 1982; Зукопп и др., 1981; Lankaster, Reev, 1979; Geis, 1976; Hohtola, 1978; и др.). В некоторых работах на большом фактическом материале анализируются конкретные изменения в экосистемах как следствие многообразной деятельности общества на огромных территориях и влияние этих изменений на отдельные компоненты многих экосистем (Динесман, 1960; Куренцов, 1973; Владышевский, 1975). Делались и неоднократные попытки систематизировать или даже классифицировать антропогенные воздействия на естественную природу или ее отдельные компоненты (териофауну, например) как по характеру самих антропогенных воздействий, так и по результатам их влияния на экосистемы или популяции организмов. Такая систематизация имела целью, во-первых, доказать принципиальную унифицированность этих процессов и на этой основе возможность их типизации и прогнозирования результатов воздействия, несмотря на огромное многообразие их конкретного проявления; во-вторых, иллюстрировать большую сложность этих процессов и подтвердить всеобщность преимущественно разрушительного влияния деятельности общества на природу, на среду нашего собственного существования, особенно на биологические системы всех уровней (Лаптев, 1970, 1975; Дарлингтон, 1971; Данилов 1973; Эренфельд, 1973; Кубанцев, 1976; Сутт, 1979; Самарский, 1984; и др.). Некоторыми авторами делались даже попытки разработать критерии для дальнейшего исследования направленности и темпов антропогенного изменения экосистем (Виноградов, 1980).

Все это избавляет нас от необходимости дальнейшего анализа или каких-то обобщений по безгранично широкой проблеме влияния человека на различные экосистемы планеты. Вместе с тем в подавляющем большинстве работ этого направления совершенно игнорируется или упускается из поля зрения исследователей не-

избежность влияния антропогенного изменения экосистем на эволюцию популяций тех видов организмов, которые сохраняются и находят свое место в измененной человеком экосистеме. Лишь в очень небольшом числе из известных нам работ микроэволюция популяций рассматривается как один из важнейших результатов воздействия общества на природные экосистемы (Шварц, 1974а; Большаков, Смирнов, 1978; Кубанцев, 1978; Сутт, 1979; Северцов, 1980; Яблоков, Ларина, 1985).

Из совокупности названных выше и многих других работ, в которых анализируются результаты антропогенных влияний на экосистемы и популяции животных, очевидно, что по отношению к каждой популяции возможны разнообразные и в значительной мере альтернативные последствия хозяйственной деятельности человека в природной среде, например: гибель популяции; расчленение популяции на полностью или в значительной мере изолированные части, развивающиеся в дальнейшем в несколько различных условиях, в том числе и измененных человеком; объединение ранее изолированных популяций в естественной для них или измененной человеком среде; существенное изменение структуры, численности и плотности популяции при непосредственном воздействии на нее без существенного изменения экосистемы в целом и условий существования популяции.

Эволюционное значение изменений численности и структуры популяций животных под влиянием антропических факторов было рассмотрено нами в гл. 1 этой книги. Но и все остальные перечисленные выше варианты воздействий человека на популяции животных, кроме первого, неибежно должны привести к преобразованию генетической структуры популяции, проявляющемуся в дальнейшем в изменении фенотипа ее особей или в приобретении популяцией и ее членами каких-то новых экологических особенностей. Известно, например, что к микроэволюционным результатам ведет выселение популяции за пределы ее экосистемы, т. е. в несколько иные условия (Тимофеев-Ресовский и др., 1969).

Примером микроэволюционных преобразований как следствия объединения разных популяций может служить искусственное вселение в оз. Севан сига (Coregonus lavaretus) из Чудского озера (многотычинковая форма) и малотычинковой формы этого же вида из Ладоги. В результате в оз. Севан сформировалась специфическая популяция сига, достоверно отличающегося по некоторым признакам от обеих родительских форм (Шапошников, 1977). Как уже упоминалось, изменения популяционных характеристик, обусловленные преобразованием генофонда популяции, не могут быть безразличными для других организмов данного биоценоза в силу многообразных и сложных биоценотических связей, существующих в любой, даже самой простой, экологической системе. Таким образом, изменения экосистемы и эволюции популяций, составляющих ее биоту, взаимосвязаны и взаимообусловлены, а скорость эволюции популяций в решающей мере определяется степенью и интенсивностью изменения среды их

обитания, т. е. экосистемы, в состав которой входят эти популяции (Грант, 1980).

Из работ многих исследователей известно, что в естественных условиях при изменении среды обитания популяции, т. е. экосистемы, к которой она принадлежит, эволюция популяции ускоряется в пределах ее видовой специфичности, если изменения в среде не вызывают неизбирательной гибели ее особей и не стимулируют переселения популяции за пределы изменившейся экосистемы. Впрочем, в последнем случае, как говорилось выше, микроэволюционные преобразования популяции также весьма вероятны как результат почти неизбежного изменения вектора естественного отбора в новых условиях. Если среда, в том числе и измененная деятельностью людей, приобретает относительную стабильность, например, в результате постоянства течения каких-то антропогенных процессов, то после того, как популяция достигает достаточно высокой степени адаптивности к этим факторам и к новым условиям существования в целом, процесс ее эволюции замедляется, и в первую очередь потому, что новые мутации и рекомбинации в подавляющем большинстве отклоняют популяцию от оптимального для данной среды состояния и поэтому отсекаются стабилизирующим отбором. В этом отношении процессы, протекающие в среде, измененной деятельностью человека, по-видимому, ничем не отличаются от естественных.

Темп эволюционных преобразований определяется, таким образом, скоростью изменений в среде обитания популяции, ее видовой спецификой, в частности способностью отдельных генотипов изменяться в темпе изменений экосистемы в целом, а также численностью особей популяции и ее динамикой.

Все это достаточно хорошо известно в отношении естественных процессов, и есть все основания полагать, что изменения экосистем под влиянием деятельности общества должны иметь аналогичный эффект. Однако скорость изменений в среде обитания животных в результате антропогенных воздействий, как правило, бывает значительно больше, чем в результате естественных процессов. Нередко действия человека в природной среде могут и существенно усиливать движение численности популяций. Таким образом, темп эволюционных преобразований популяций животных под влиянием антропогенных воздействий может быть, видимо, значительно большим, чем в естественной среде.

Наиболее вероятный эволюционный результат могут иметь, видимо, следующие три формы антропогенного изменения среды обитания животных: а) переселение животных в новые для них места обитания и их акклиматизация в этих новых условиях при полной или почти полной географической изоляции вселенцев от их первоначальной популяции; б) более или менее значительное однонаправленное изменение всей экосистемы, в состав которой входит данная популяция животных; в) биотопическая антропогенная дифференцировка экосистемы, обусловливающая расчленение ранее единой популяции животных на несколько в значи-

тельной мере изолированных микропопуляций, обитающих в разнонаправленно измененной деятельностью человека среде.

Изменение векторов и интенсивности естественного отбора в результате антропогенного изменения экосистем мы рассмотрим в гл. 3. Но, как известно, существенную роль в микроэволюции играет изоляция популяций или частей популяции (Майр, 1974), и эту роль, по-видимому, может играть изоляция, возникающая в результате деятельности общества.

Одну из наиболее широко распространенных форм антропогенной групповой пространственной изоляции животных многих видов представляет собой их искусственная неумышленная (а нередко и умышленная) акклиматизация. В СССР, например, начиная с конца 20-х годов объектами акклиматизации в различных регионах страны были некоторые виды беспозвоночных (Зенкевич, 1956; Чапский, 1957); многие виды рыб (Зенкевич, 1956; Чапский, 1957; и др.); некоторые виды птиц, например кавказский фазан в Нижнем Поволжье и в ряде других регионов; очень многие виды пушных и копытных млекопитающих (Чапский, 1957; Яблоков, 1984). В больших масштабах умышленная и особенно неумышленная искусственная акклиматизация животных в течение многих лет осуществлялась и в других регионах планеты, например заселение европейскими видами Австралии, Новой Зеландии и Океании. Однако, несмотря на чрезвычайно широкие географические границы искусственной акклиматизации животных, вовлечение в этот процесс огромного числа видов и их большое таксономическое разнообразие, массовость материала и нередко значительные, иногда измеряемые столетиями, сроки антропогенной акклиматизации, эволюционное значение этого процесса изучены пока что совершенно недостаточно. Нам не удалось отыскать ни одной обобщающей работы, которая была бы специально посвящена исследованию эволюционных результатов искусственной акклиматизации животных и тем более роли изоляции в процессе микроэволюции животных при их искусственной акклиматизации. Лишь в монографии В. В. Хлебовича (1981), посвященной акклиматизации животных, эволюционным аспектам этого процесса уделяется должное внимание с позиций современной генетики и на основе анализа и обобщения результатов значительного числа конкретных исследований. Однако в этом случае речь идет именно об акклиматизации, т. е. об изменениях, возникающих в организме в ответ на длительное отклонение какого-то одного фактора в среде обитания от его первоначального состояния. При искусственной же акклиматизации не только возникает, как правило, высокая степень изоляции акклиматизируемых животных, но в какой-то мере изменяются все факторы, составляющие условия их существования и в целом среду их обитания. Причем изменения эти происходят обычно резко и неожиданно для акклиматизируемого организма в отличие от естественных, чаще всего постепенных, изменений одного из факторов среды, обусловливающих акклиматизацию животных. Кроме того, при

искусственной акклиматизации существенную роль в преобразовании генофонда популяции играет «принцип основателя», поскольку в любом случае генетический состав относительно ограниченной группы искусственно акклиматизированных организмов не может быть точной копией генофонда популяции, из которой ведут свое происхождение взятые для акклиматизации особи.

Вместе с тем генетические механизмы акклиматизации, детально описанные как весьма вероятные в упомянутой выше работе В. В. Хлебовича (1981), могут, видимо, рассматриваться в качестве генетической основы эволюционных изменений, возникающих у животных в процессе их искусственной акклиматизации. Мы не предлагаем рассматривать в данной книге дискуссионную проблему экологической обоснованности и экономической полезности искусственной акклиматизации животных, хотя считаем такое «преобразование» живой природы делом весьма сомнительным. Более того, само понятие акклиматизации животных трактуется разными авторами далеко не однозначно (Чесноков, 1988). Несомненно, и об этом уже упоминалось выше, что всякое как искусственное, так и естественное внедрение любого вида в новые для него места обитания чревато изменениями всей структуры и системы материально-энергетических процессов в биоценозе в целом. Но и этот аспект проблемы не является предметом нашего исследования. В данном случае нас интересует лишь факт широкого искусственного расселения многих видов животных в новые для них условия и места обитания и непосредственный микроэволюционный результат этого процесса.

Следует заметить, что сущность и масштабы эволюционных генетических преобразований в популяциях в природе всегда чрезвычайно трудно изучать, поэтому ориентировочное суждение о них, как правило, составляется в результате исследования их фенотипических проявлений. Фенотипические же изменения у животных, подвергшихся даже в сравнительно недалеком прошлом искусственной акклиматизации, в ряде случаев хорошо известны, и некоторые из них приобрели к настоящему времени почти классическое значение. Широкую известность, например, получили наследственные изменения некоторых черт биологии и морфологии двух видов кефали (Mugil auratus и M. saliens), переселенных в начале 30-х годов текущего столетия из Азовского моря в Каспийское (Зенкевич, 1956); севанской форели (Salmo ischchan), икра которой в 1930, 1935 и 1936 гг. была перевезена в Иссык-Куль (Расс, 1983); сазана (Cyprinus carpio), расселенного человеком из европейских водоемов по всей Евразии, Северной Америке и Австралии (Расс, 1983) и др. По данным Г. В. Бурмакина (1956), например, у сазана, акклиматизированного в Балхаше в конце прошлого века, существенно изменилось число жаберных тычинок — признак, наследуемый обычно в узких рамках индивидуальной и популяционной изменчивости, изменился ряд других морфологических признаков, произошло разделение балхашской популяции на дельтовую р. Или и озерную микропопуляции. У севанской

форели в Иссык-Куле (форма гегеркуни), под данным Б. П. Лужина (1956), заметно изменились темпы роста и характер питания, окраски тела и многие пластические признаки. Различие с собственно севанской форелью, по мнению данного автора, достигло подвидового уровня. В этом случае также произошло разделение популяции на две четко различимые расы, или микропопуляции,— крупную мигрирующую форму и более мелкую речную, напоминающую внешне ручьевую форель.

Результаты сравнительного анализа морфологии леща, акклиматизированного в оз. Байликуль, и его исходной формы — полупроходного леща из низовьев р. Урал показали, что эти две формы леща достоверно различаются по 19 признакам из 23 исследовавшихся.

Подобные примеры приводятся в монографиях Г. В. Никольского (1980) и М. В. Мина (1986), посвященных изменчивости и микроэволюции рыб, в статье Стернса (Stearns, 1983), изучавшего эволюционные результаты акклиматизации гамбузии с 1905 г. в изолированных водоемах на Гавайских островах, и в других источниках. Аналогичные процессы известны и у животных других классов. Так, по данным И. В. Муркиной (1976), в популяции дальневосточной чернопятнистой лягушки (Rana nigromaculata), интродуцированной в Каракумы, за сравнительно короткий срок произошло изменение ротового аппарата и увеличились размеры личинок.

Общеизвестны наследственные изменения в меховом покрове белки (Sciurus vulgaris), акклиматизированной в 1940 г. на юге Крымского полуострова и в 1977 г. в лесах Кавказа (Тебердинский заповедник) (Соколов В. Е., 1977). Уже через 10 лет после переселения в Тебердинский заповедник у белки здесь произошло существенное огрубление и укорочение меха, утолщение мездры и поредение шерстного покрова примерно на 20%. К сожалению, непосредственные генетические доказательства эволюционной роли искусственной акклиматизации, т. е., по существу, наследственной адаптации животных к резкому изменению условий их существования при высокой степени изоляции, в настоящее время еще довольно редки. А. С. Голубцовым и И. И. Ильиным (1985) показано, например, что ротан (Perccottus glehni), интродуцированный в 1916 г. с Дальнего Востока в водоемы под Ленинградом и в 1940 г. в Московскую область, в настоящее время заметно отличается от естественных дальневосточных популяций по составу двух ферментных локусов (СОД — 8 аллелей, ОДГ — 2 аллели). В европейских популяциях заметно выше доля гетерозигот, значительно реже аллель Д и нередко встречаются популяции с преобладанием других аллелей, тогда как на Дальнем Востоке аллель Д в популяциях этого вида рыб стойко имеет частоту 0,8—0,9. У белого амура (Ctenopharyngodon idella), у белого и пестрого толстолобиков (Hypophthalmichtus molitrix и Aristichtys nobilus) рыбы, интродуцированные в различных регионах СССР, отличаются от рыб, обитающих в Амуре, не только феноти-

пически, но и по частотам аллелей полиморфных белковых локусов мышечной астеразы и лактидегидрогеназы печени и др. В значительной мере различна и теплоустойчивость тканей этих рыб в местах их искусственной акклиматизации (Паюсова, 1985; Паюсова, Целикова, 1985). Аналогичные материалы получены и при исследовании генетических результатов некоторых других объектов, например рыбы-белки (Holocentrum rubrum), проникшей из Красного моря в Восточное Средиземноморье в результате создания Суэцкого канала жабы-аги (Bufo marinus), акклиматизированной в пяти разобщенных пунктах Австралии и на Гавайских островах (Easteal Simon, 1985), и др. Таким образом, эволюционная роль искусственной акклиматизации очевидна, несмотря на явно недостаточную ее изученность. Более того, очевидны и весьма высокие темпы изменчивости животных при их искусственной акклиматизации, как правило значительно превыщающие скорость естественного течения микроэволюционных процессов. Этому способствует то обстоятельство, что при искусственной акклиматизации животных, как правило, достигается наивысшая степень изоляции, поскольку объекты акклиматизации нередко переводятся на огромные расстояния от мест своего естественного обитания. А чем выше степень изоляции, тем реальнее эволюционный процесс (Майр, 1974). Причем в случае искусственной акклиматизации изоляция происходит в форме резкого «скачка», нацело прерывающего внутрипопуляционные связи организмов, тогда как без участия человека изоляция отдельных чстей популяции, как правило, происходит гораздо более постепенно.

Однако значение изоляции акклиматизированных объектов в их микроэволюции оценить очень сложно. Дело в том, что искусственная акклиматизация всегда представляет собой не просто изоляцию части популяции какого-то вида животных, но в первую очередь адаптацию акклиматизируемых организмов к новым для них условиям существования. По мнению М. В. Мины (1986), например, решающее значение в микроэволюции рыб при их искусственной акклиматизации имеет как раз не изоляция акклиматизируемых объектов от их исходной популяции, а адаптация вселенцев к новым условиям, особенно формирующимся в результате хозяйственной деятельности человека. По мнению данного исследователя, новые морфы, возникающие в условиях интенсивного действия антропических факторов и адаптивные к ним, всегда имеют в этих условиях решающее селективное преимущество перед естественными фенотипическими вариантами и поэтому достаточно быстро вытесняют последних.

В связи со сложностью оценки эволюционного значения изоляции при акклиматизации существенный интерес представляет анализ микроэволюционных последствий изоляции разных частей единой популяции различных видов животных без существенного изменения условий существования каждой из возникающих при этом микропопуляций. Хозяйственная деятельность нередко приводит к тому, что первоначально единая популяция расчле-

няется на полностью или в значительной мере изолированные группировки животных, т. е. распределение организмов под влиянием хозяйственной деятельности принимает островной характер без существенного изменения условий их существования. Примеры такого действия антропических факторов в настоящее время весьма многочисленны и встречаются в самых различных литературных источниках (Сабилаев, 1978; Бурделов и др., 1986; Ушаков, 1980; Горелов, 1983; Соколов В. Е., Орлов, 1985; Климов, 1987; и др.).

Аналогичное явление, т. е. изоляция отдельных группировок вида, происходит иногда и в естественных условиях существования, хотя, как правило, с гораздо большей постепенностью, чем при антропогенной инсуляризации. Важная эволюционная роль пространственной естественной изоляции микропопуляций животных различных видов даже в одних и тех же физико-географических условиях и в границах одного региона показана давно, например в работах С. С. Шварца (1965, 1974б), Ю. И. Новоженова (1969) и других авторов. Как уже отмечалось, примеров антропогенной инсуляризации, не сопровождающейся изменением условий существования организмов, в настоящее время достаточно много, и их единственное отличие от аналогичного естественного процесса заключается, видимо, в том, что инсуляризация под действием антропических факторов происходит, как правило, в гораздо более короткие сроки. По мнению некоторых авторов, в этих случаях значение пространственной изоляции проявляется в микроэволюционном процессе достаточно четко, и ее давление определяется взаимодействием пространственных преград, разделяющих микропопуляции, и величиной радиусов индивидуальных перемещений животных (Яблоков, Ларина, 1986). Базой для относительно быстрого преобразования в результате антропогенной биотопической дифференцировки популяционного ареала, изолированных частей ранее единой популяции служит генетическая эколого-морфологическая этологическая дискретность каждой популяции любого вида животных, показанная, например, на многих видах птиц Г. Н. Симкиным (1988). Поскольку неизбирательная элиминация в каждой из микропопуляций, возникающих в результате расчленения первичной популяции на ряд изолированных отдельностей, осуществляется на базе конкретного фенотипического и генетического материала, даже в относительно одинаковых условиях это в конечном итоге не может не привести к генетической и фенотипической специфичности таких микропопуляционных новообразований. Более того, по мнению некоторых исследователей, основанному главным образом на палеонтологическом материале, именно популяции малой численности в условиях изоляции оказываются способными к максимально ускоренной эволюции. При этом следует, видимо, иметь в виду, что некоторое генетическое своеобразие каждой из образующихся таким образом микропопуляций возникает уже в результате самого процесса расчленения популяционного ареала на изоляты в силу

случайного и поэтому неравномерного распределения генотипов в первичной популяции. Первичное генетическое своеобразие каждой из микропопуляций будет определяться также вполне обычной неоднородностью условий существования первичной популяции в пределах занимаемого ею пространства. В этом случае исходное генетическое своеобразие формирующихся при действии разобщающих факторов микропопуляций, видимо, зависит от соотносительных темпов естественной перемешиваемости генотипов в популяции и от скорости пространственной изоляции ее отдельных группировок. Темпы антропогенной изоляции, как правило, превышают скорость течения естественных процессов и поэтому в большей мере могут обеспечить первичное генетическое своеобразие вновь формирующихся микропопуляций. Последнее же служит базой для дальнейшего усиления специфики микроэволюционного процесса в каждой изолированной микропопуляции. Например, анализ по 14 размерным признакам рыжей полевки (Clethrionomys glariolus) двух популяций, обитающих изолированно друг от друга лишь в течение 10 лет в результате создания Куйбышевского водохранилища, показал весьма существенные расхождения по многим из изучавшихся признаков, причем у самок в большей мере, чем у самцов (Ушаков, 1980). Генетическое своеобразие изолированных популяций малой численности, возникающих в результате хозяйственной деятельности человека в природе, отмечают В. Е. Соколов и В. Н. Орлов (1985). Такая изоляция, по мнению этих авторов, приводит к генетическому обеднению популяции, снижению ее гетерозиготности и адаптивных возможностей, изменениям некоторых популяционных характеристик. Но очевидно, что при достаточной стабильности условий в изоляте эти же процессы могут быть базой векторизации микроэволюции и соответствующей фенотипической изменчивости.

Одним из авторов данной работы (Б. С. Кубанцевым) при активном участии И. А. Городничевой изучался в условиях Нижнего Поволжья генетический полиморфизм популяции озерной лягушки (Rana ridibunda) по вариациям окраски туловища этих животных. Известно, что некоторые варианты окраски бесхвостых земноводных генетически детерминированы в узких рамках изменчивости и могут использоваться в качестве маркеров генетической специфичности этих организмов (Ищенко, 1978). Исследовались, в частности, две микропопуляции лягушек в одной и той же местности, в значительной мере изолированные друг от друга во время исследования (1985—1986 гг.), но ранее, около 30 лет назад, составлявшие единую популяцию. Изоляция возникла как следствие создания гидротехнических сооружений. Лягушки одной из микропопуляций заселяли запруды водохранилища, а другой — русло небольшой р. Щербаковки в этом же районе.

Изучалось, во-первых, количественное распределение лягушек со светлой дорсомедиальной полосой (striata) и без нее (maculata), а во-вторых, особей со светлым и пигментированным горлом и брюшком (albos и nigros соответственно). Количественные

Таблица 1. Соотношение морф striata maculata в двух изолированных группах лягушек первоначально единой популяции (частота морф, %)

	S		*m*	
	♂	♀	♂	♀
Запруды водохранилища	74,9	71,1	25,1	28,9
р. Щербаковка	68,2	71,4	31,8	28,6

Таблица 2. Соотношение морф albos и nigros в двух изолированных группах лягушек первоначально единой популяции (соотношение морф, %)

	a		*n*	
	♂	♀	♂	♀
Запруды водохранилища	42,6	43,0	57,4	57,0
р. Щербаковка	24,1	35,7	75,9	64,7

Таблица 3. Коррелятивная зависимость различных морф в двух изолированных группах лягушек первоначально единой популяции (частота совместной встречаемости морф, %)

Окраска нижней стороны тела	Наличие или отсутствие спинной полосы	
	striata	maculata
nigros	47,6	25,4
albos	9,5	17,5

результаты этого исследования представлены в табл. 1, 2 и 3.

Как видно из табличных материалов, генетическая структура исследованных группировок лягушек оказалась одинаковой по признаку дорсомедиальной полосы, однако по частоте встречаемости морф с разной окраской брюшка и горла микропопуляции достоверно отличаются друг от друга, что косвенно свидетельствует об их генетической специфичности. Есть все основания полагать, что антропогенное расчленение и изоляция этих двух микропопуляций играют ведущую роль в формировании их генетической специфичности.

Следует, однако, иметь в виду, что почти всегда инсуляризация популяций, обусловленная хозяйственной деятельностью, сопровождается и некоторым изменением условий существования каждой из этих изолированных частей первоначально единой популяции, что, конечно, усложняет оценку собственно изоляции в микроэволюционном процессе. Значительно чаще антропоген-

ная инсуляризация бывает сопряжена с существенным изменением условий существования каждой или части возникающих в этом процессе изолированных группировок животных. Если при этом биотопически разные части экосистемы изменяются разнонаправленно и не в одинаковой мере, уже это может привести к относительной изоляции частей ранее единых популяций животных и соответственно обусловить разнонаправленную и несинхронную эволюцию этих частей. Разнонаправленность и несинхронность эволюционных преобразований неизбежно будут усиливать изоляцию формирующихся таким образом микропопуляций, что, в свою очередь, обусловит их независимое дальнейшее эволюционное преобразование. Дело в том, что нередко следствием хозяйственной деятельности человека в природной среде бывает расчленение ранее относительно единых природных комплексов или отдельных экосистем на территориально более мелкие системы, часто сильно измененные человеком и существенно отличающиеся друг от друга по многим характеристикам, обусловленным назначением каждой такой экосистемы в экономике общества и формами воздействия человека на каждую из этих «вторичных» экосистем. Другими словами, хозяйственная деятельность нередко ведет к биотопической дифференцировке территории в результате разнонаправленного использования человеком отдельных смежных участков первоначально одного биома или даже одного биогеоценоза. Такую биотопическую мозаичность создают, например, лесомелиорация сухих степей, строительство водохранилищ на равнинных реках, сельскохозяйственные поля разного назначения в степи или на искусственно облесенных территориях и т. д. Каждая из новых экосистем, формирующихся в результате хозяйственной деятельности (например, поля сельскохозяйственных культур), как правило (за редким исключением), имеет более бедный и существенно измененный видовой состав организмов по сравнению с первоначальной природной экосистемой. В то же время некоторые наиболее пластичные виды нередко оказываются членами биоценозов нескольких из этих новых, возникших в результате хозяйственной деятельности экосистем. При сохранении пространственной общности вновь формирующихся систем обычно сохраняется возможность частичного перемешивания особей одного вида, встречающегося в составе биоценозов разных экосистем, и тем самым поддерживается единство вида в условиях антропогенной биотопической мозаичности. Однако антропогенная биотопическая дифференцировка всегда в той или иной (а иногда и весьма существенной) мере ослабляет перемешивание особей, а соответственно и поток генов, обеспечивающий нивелирующий генетико-эволюционный эффект в естественных популяциях животных. Как правило, это приводит к внутривидовой дифференцировке многих организмов адекватно специфике заселяемых данным видом биотопов.

В настоящее время достаточно хорошо известно, что эволюционный процесс, а точнее, внутривидовая дивергенция и даже видо-

образование возможны и в тех случаях, когда пространственная изоляция внутривидовых групп не является абсолютной, однако лишь при условии, что их локальные места обитания сильно отличаются друг от друга (Лекявичюс, 1986). Но не менее известно и то, что как раз деятельность человека в природной среде нередко приводит к мозаичности очень высокой степени ранее однородных экосистем. Кроме того, из работ Б. Б. Родендорфа (1980), В. В. Жерихина, А. Н. Ресницына (1980) и некоторых других исследователей известно, что реальная эволюция видов протекает гораздо медленнее потенциально возможной, рассчитанной по частоте мутирования и смене поколений. По мнению названных выше авторов, темпы эволюции видов сдерживаются и направляются системой взаимодействия видов и популяций в экосистеме. А если это так, то, следовательно, нестабильность системы может, видимо, быть стимулом к адаптивной радиации как на видовом, так и на популяционном уровне (Лекявичюс, 1986). В современных условиях важнейшей причиной, вызывающей нарушения во взаимодействиях организмов разных видов и популяций в экосистемах, нестабильность и перестройку экосистем, в том числе и их биотопическую дифференцировку, несомненно, является воздействие человека на природные сообщества и условия их существования. Исходя из сказанного выше, следствием может быть заметное ускорение в первую очередь микроэволюционного процесса. В этой связи С. С. Шварц в 1976 г. писал, что ускоренная внутривидовая дифференцировка — это одна из форм приспособления вида к антропогенным преобразованиям среды его обитания. О морфологической (размеры тела, его отдельных частей и органов; соотношение этих размеров) и экологической (структура популяций, сроки и темпы размножения, динамика численности и др.) внутривидовой дифференцировке некоторых видов животных в результате антропогенной дифференцировки среды их обитания и частичной изоляции при этом особей различных антропогенных экосистем писали в течение 70—80-х годов многие авторы: в отношении насекомых — В. А. Миноранский и З. Р. Кузина (1986); в отношении рыб — Г. Н. Лягина (1984), Ю. Б. Вирбицкас и А. С. Астраукас (1985); в отношении грызунов — В. А. Попов (1971), С. И. Золотухина (1980), Г. В. Крылова и В. К. Мельникова (1980), С. Р. Лисин (1983) и ряд других исследователей. Например, дрейссены (Dreissena polymorpha polymorpha) из дельты Волги, из водоемов-охладителей Костромской ТЭС, Куйбышевского и Рыбинского водохранилищ статистически достоверно различаются по организационной теплоустойчивости, солеустойчивости и потреблению кислорода одноразмерными особями, несмотря на некоторую перемешиваемость особей из разных мест обитания в результате сноса личинок течением и перемещения взрослых особей на днищах судов. Эколого-физиологической дифференцировке дрейссены в Волжском бассейне соответствует и некоторая морфологическая специфика дрейссен из разных участков бассейна, измененных деятельностью человека (Шкорбатов, 1986).

Таблица 4. Фенетические дистанции (показатель дифференциации — Д) между внутривидовыми группами полевой мыши на территории г. Горького (по: Лисин, 1983)

Популяция	Бугровская	Щелоковская	Приокская	Шуваловская	Автозаводская
Бугровская	—	0,04	0,022	0,16	0,09
Щелоковская	0,013	—	0,023	0,092	0,063
Приокская	0,015	0,011	—	0,125	0,043
Шуваловская	0,036	0,024	0,035	—	0,115
Автозаводская	0,023	0,015	0,017	0,027	—

Г. Н. Лягина (1984), изучавшая морфологическую изменчивость плотвы (Rutilus rutilus) как следствие создания Иваньковского и Истринского водохранилищ в Подмосковье, установила по ряду признаков существенные различия особей, обитающих в водохранилище и в русловой части реки. По некоторым признакам, например по относительной длине головы, эти различия, по мнению автора, достигают подвидового уровня.

С. Р. Лисину, изучавшему на территории г. Горького результаты антропогенной изоляции и биотопической дифференцировки мест обитания лесной (Apodemus sylvaticus) и полевой (A. agrarius) мышей, удалось показать по некоторым морфометрическим интерьерным и экстерьерным характеристикам существенные различия между изолированными на территории города внутривидовыми группировками мышей обоих полов, а косвенно и генетическое своеобразие некоторых их этих внутривидовых группировок (табл. 4). Существенно различными оказались сезонная динамика численности мышей разных внутривидовых группировок, сроки и интенсивность их размножения.

Под руководством одного из авторов данной книги — Е. К. Маркова в течение ряда лет изучали разнонаправленную морфологическую изменчивость леща (Abramis brana) в четырех относительно изолированных экосистемах некогда единого природного комплекса Нижнего Дона, сформировавшихся в результате создания более 30 лет назад Цимлянского водохранилища и двух частей Пролетарского. Эти водохранилища существенно отличаются друг от друга и от русловой части Дона по многим характеристикам. Плотины обусловили значительную степень изоляции группировок леща в каждом из этих водоемов. Изоляция и в этом случае в большой мере способствовала формированию морфологической специфичности леща в своеобразных условиях каждого из названных выше водоемов (Кубанцев, Маркова, 1976).

Подробнее процессы морфологической дифференцировки популяций этого вида рыб в водоемах Нижнего Дона в результате антропогенного изменения и расчленения среды его обитания будут рассмотрены в следующей главе данной книги.

Таким образом, антропогенная биотопическая дифференциров-

ка, сопровождающаяся обычно полной или частичной, но достаточной изоляцией частей первоначально единой популяции, весьма способствует разнонаправленной микроэволюции животных.

В заключение данной главы следует, видимо, констатировать, что в настоящее время антропогенная изоляция популяций или каких-то частей популяций многих видов животных — явление достаточно обычное и многообразное по своим конкретным проявлениям. Изоляция, обусловленная действиями человека, отличается от аналогичного естественного процесса, во-первых, тем, что она возникает, как правило, в кратчайшие сроки, т. е. «скачком», и нередко сопровождается резким и существенным изменением среды обитания изолированной части популяции.

Во-вторых, антропогенное преобразование среды, вызывающее расчленение популяции, нередко обусловливает и разнонаправленную множественную дифференцировку территории, служащей популяционным ареалом какого-либо вида животных. В этом случае популяция расчленяется частично, а иногда и весьма существенно на несколько изолированных друг от друга группировок, каждая из которых оказывается обитателем в значительной мере специфических условий среды. Все это в совокупности способствует ускоренному процессу преобразования антропогенно изолированных популяций или частей популяций и обусловливает разную направленность их микроэволюции.

Таким образом, антропогенные воздействия на природу, вызывающие биотопическую дифференцировку природных комплексов, можно рассматривать как относительно быстродействующую причину адаптивной микроэволюции многих организмов, увеличивающую полиморфизм вида в данном природном комплексе и соответственно повышающую потенциальную устойчивость данного вида к дальнейшим неблагоприятным условиям его обитания.

С. Р. Лисин считает, что различия между изолированными группами мышей в ряде случаев настолько значительны, что эти группировки следует рассматривать как самостоятельные популяции при высокой степени их изоляции друг от друга. Изоляция большинства из этих внутривидовых групп мышей на территории города достигла уровня, при котором их исследовал С. Р. Лисин около 30 лет назад.

3. Проблемы популяционной экологии животных

Популяционная экология амфибий

В результате обобщения опыта развития экологии в СССР С. С. Шварц (1972) пришел к убедительному заключению, что одной из наиболее важных проблем, разработка которой может в наибольшей степени содействовать развитию экологической теории, является «углубленное изучение динамики экологической структуры популяций разных видов в разных условиях среды», ставящее конечной целью определение экологического резерва важнейших видов животных разных таксономических групп и развитие общей теории популяционной структуры применительно к доминирующим формам из различных биомов. Это наиболее общее положение в равной мере распространяется на все более или менее многочисленные группы животных независимо от утилитарной ценности их с точки зрения человека. Одной из таких групп организмов, бесспорно, являются амфибии.

Необходимость пристального внимания к земноводным как к компонентам биоценозов стала очевидной после ставшей уже классической работы С. С. Шварца (1948), показавшего, что по крайней мере в лесных сообществах амфибии играют достаточно специфическую роль, используя по сравнению, например, с птицами криптически окрашенные формы жертв. В дальнейшем эти результаты получили надежное подтверждение в специальных исследованиях, проведенных в разных ландшафтных зонах (Иноземцев, 1969; Глазов, 1975; Булахов, Макарова, 1981; Равкин, Лукьянова, 1976; Zimka, 1966).

Помимо явной биоценотической значимости, амфибии представляют собой исключительно благодарный объект при проведении популяционных исследований: в силу привязанности подавляющего числа видов к воде и нередкой ограниченности постоянных мест размножения, а также невысокой по сравнению с другими группами позвоночных миграционной способности границы природных популяций у амфибий могут быть в ряде случаев относительно легко определены. Кроме того, численность и биомасса популяций многих видов амфибий в ряде ландшафтно-географических зон нередко достигают высокого уровня, что позволяет без существенного ущерба для популяций проводить требуемые исследования. Весьма важным представляется то обстоятельство, что для большинства видов земноводных характерен сходный

жизненный цикл (Duellman, Trueb, 1986) и общие закономерности функционирования популяций могут быть изучены на небольшом количестве видов. С другой стороны, сложность жизненного цикла амфибий — прохождение особями водной фазы развития — затрудняет изучение механизмов регуляции популяций, так как на разных фазах популяционного цикла одни и те же особи оказываются под воздействием различных факторов среды; и не ясно, являются ли процессы, происходящие на стадии имаго, следствием популяционных процессов, характерных для личиночных стадий. Поэтому надежные представления о функционировании популяций амфибий могут быть получены лишь на основе исследований, затрагивающих весь сложный жизненный цикл (Wilbur, 1984). Это положение можно рассматривать как трюизм, но в то же время в наиболее полной по охвату проблем сводке по биологии амфибий отмечается, что, несмотря на обширное число исследований, посвященных различным аспектам популяционной экологии амфибий, всесторонние данные имеются лишь для нескольких видов (Duellman, Trueb, 1986). Поэтому актуальность проблемы, сформулированной С. С. Шварцем около двух десятилетий назад, остается в силе и в настоящее время.

В то же время проблема функционирования популяций земноводных интенсивно разрабатывается, причем большинством исследователей ставится вопрос, каким образом обеспечивается стабильное воспроизводство популяций земноводных в крайне нестабильной среде (Северцов, 1986; Kaplan, Cooper, 1984; Travis, 1983), поскольку для подавляющего большинства видов амфибий как в умеренной, так и в тропической зоне характерно прохождение личиночных стадий во временных водоемах, количество и длительность существования которых колеблются год от года и в норме мало предсказуемы. Поэтому вполне оправдан интерес к изучению изменчивости пластичности онтогенеза земноводных (Щупак, 1984, 1985; Kaplan, Cooper, 1980) и изменчивости характеристик жизненного цикла (скорость роста и развития личинок, размеры яйца и плодовитость, возраст достижения половозрелости и продолжительность жизни и т. д.). Эта изменчивость может быть не только следствием нестабильности среды (неповторяемость условий роста и развития для разных генераций), но и следствием обычной неоднородности среды, что наиболее ярко проявлялось во время формирования брачных скоплений и в период роста и развития личинок.

Несмотря на то что популяция всегда функционирует как единое целое (Шварц и др., 1972), в ее пределах обычно можно выделить более мелкие биохорологические единицы, не способные, однако, к воспроизводству неопределенно долгое время, т. е. не удовлетворяющие требованиям, предъявляемым к популяциям. Это могут быть и биотопические группировки, когда животные разного возраста или физиологически различные (половозрелые или неполовозрелые) заселяют разные биотопы в пределах территории, занятой популяцией (Кутенков, Перехрестова, 1985), и скопления

на зимовках, в разной степени подверженные заморным явлениям и, следовательно, имеющие разные шансы на выживание (Коротков, 1974). Однако при исследовании популяций амфибий наибольший интерес представляют именно пространственные группировки половозрелых животных, формирующиеся в период размножения. Это группировки, приуроченные к различным водоемам, от небольших луж до озер, как правило, комплексом условий существования личинок земноводных, различной выживаемостью их, разной скоростью роста и развития. Существенность изучения внутрипопуляционных группировок можно проиллюстрировать следующими примерами.

Одна из обследованных популяций малоазиатской лягушки (Rana macrocnemis) на Северном Кавказе, в среднем течении р. Черек, заселяет широколиственные леса на высоте 850—900 м над ур. м., и в период размножения животные распределяются по ряду водоемов. При проведении учетов численности было установлено, что в период с 1970 по 1972 г. количество размножавшихся самок варьировало слабо — от 2500 до 2642 особей, так же как слабо менялось и количество самок, размножавшихся в одних и тех же водоемах в разные годы (Ищенко, Молов, 1979). В то же время количество сеголеток, выходящих на сушу, в пересчете на одну самку варьировало от 18,8 до 71,9, а выраженное в процентах от числа отложенных яиц колебалось от 0,86 до 3,84%, причем большая часть этой изменчивости приходится на различия между пространственными группировками, а не на колебания смертности во времени.

Детальные исследования популяционной структуры были проведены на остромордой лягушке (Rana arvalis) на Среднем Урале, в Свердловской области, в 1976—1988 г. На территории 18—20 км^2 ежегодно весной образуется около 100 водоемов, причем постоянными оказываются не более 25% из них. Размеры их колеблются в пределах 200 м^2, хотя в результате разливов весной в отдельные годы площадь одного из самых крупных нерестилищ достигает 1—2 га (подробное описание территории см.: Ищенко, 1979; Ищенко, Леденцов, 1987). В период исследований численность размножающихся самок варьировала от 6632 до 22 024 особей (Ищенко, Леденцов, 1987). В разные годы распределение животных по территории, занимаемой популяцией, неравномерное (табл. 5). Существенно, что участок 10 — всегда высыхающая вырубка, и на этой территории размножаются особи, проходившие свое личиночное развитие в других водоемах, удаленных от этого нерестилища не менее чем на 1,5 км. Помимо этого, не менее 75% всех водоемов высыхает до завершения метаморфоза на участках 8 и 11, а на участке 3 и 4 — половина их. Таким образом, в разные годы не менее 23—56% особей размножаются в условиях, в которых их потомство заведомо обречено на гибель, и, следовательно, та же доля половозрелых особей проходила свое личиночное развитие в иных условиях.

На основе полных учетов сеголеток, выходящих на сушу из

Таблица 5. Количество кладок икры в популяции остромордой лягушки в Свердловской области в разные годы (по: Ищенко, Леденцов, 1987, с добавлениями)

Номер участка популяции	Год обследования							
	1980	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988
1	297	334	520	680	671	1 093	863	540
2	462	205	1 237	487	476	1 990	510	378
3	47	71	71	92	33	79	72	40
4	123	373	314	271	334	612	419	411
5	607	664	1 048	873	633	1 911	569	1 468
6	850	851	1 322	1446	1180	2 165	1 408	1 879
7	684	698	934	1904	1637	2 069	1 573	1 851
8	190	50	749	835	402	685	908	350
9	2 451	1 636	3 698	3 959	3907	3 912	2 618	2 145
10	921	1 742	8 431	11 477	7931	3 642	2 955	2 079
11	—	160	532	—	777	1 359	2 205	850
Всего	6 632	6 784	18 856	22 024	17 981	19 517	14 100	11 991

48 водоемов, проведенных в 1977—1980 гг., определено, что количество молодых, приходящихся на одну самку, варьирует от 0,6 до 200 особей (Ищенко, 1982) и в среднем составляет 35,9 особи, что при средней плодовитости в годы обследования 1040 яиц составляет 3,45% от числа отложенных яиц. Крайние оценки (0,05—19,6%) очень изменчивы и обусловлены многими факторами (Licht, 1974; Anderson et al., 1971), прежде всего изменчивостью микробиотопических характеристик территории. Особо следует подчеркнуть, что в одном и том же водоеме суммарная смертность эмбрионов и личинок в разные годы очень различна: количество молодых, приходящихся на одну самку в четырех водоемах в течение 4 лет, составляло 0,6—27,7 особи, 4—50, 1,7—45,3 и 8,0—84,7 особи, причем эти данные получены для ситуаций, когда пересыхание икры исключалось (Ищенко, 1982), а средняя эмбриональная смертность была равна 17,8%. Значительная изменчивость личиночной смертности в пределах различных пространственных группировок обнаружена недавно и у австралийских Philoria frosti (Malone, 1985).

Эти данные свидетельствуют о высокой лабильности популяций амфибий, прежде всего о сильной изменчивости среды обитания, и популяция, ежегодно размножаясь даже в одних и тех же водоемах, каждый раз оказывается в новых условиях. Поскольку успех выживания в любой конкретной микропопуляции нередко непредсказуем, так как малопредсказуемы изменения среды, вероятность стабильности популяции повышается с увеличением сложности ее пространственной структуры, в частности количества водоемов, используемых для размножения, поскольку это увеличение обычно сопровождается и повышением разнообразия среды, в которой происходит личиночное развитие. По-видимому, возник-

новение метапопуляции (Gill, 1978), когда большинство демов пополняется из главного репродуктивного центра,— явление достаточно редкое, и структурное ядро популяции, собирающее в себя наибольшее число размножающихся особей, далеко не всегда является функциональным и обеспечивающим рекрутирование в популяцию новой генерации.

Для любой группы животных, в том числе и для амфибий, исключительную важность представляет знание возрастной структуры популяции, так как на ее основе определяются темпы воспроизводства, смертности, роста, продолжительность жизни и многие другие популяционные характеристики (Шварц, 1965). Однако эти важнейшие характеристики популяции могут быть получены лишь на основе точного определения возраста на уровне особи. Оценка возраста, в свою очередь, может быть надежно определена либо на основе повторных выловов меченых особей уже известного возраста, либо на основе использования специальных методик. Мечение сразу после окончания метаморфоза (а именно в этот период возраст определяется безошибочно) требует мечения большого количества животных из-за высокой смертности молодняка и интенсивного его расселения, делающих повторный вылов в предельном возрасте крайне маловероятным, а возраст животных старше одного года по размерам тела определяется с большой ошибкой. Надежное определение возраста особи и, следовательно, возрастной структуры популяций амфибий (по крайней мере для видов умеренной зоны) стало возможным после того, как было установлено, что в качестве структуры, регистрирующей возраст, может быть использована кость (Schroeder, Baskett, 1986), но наибольшую ценность метод приобрел после того, как была установлена возможность использования фаланг пальцев (Смирина, 1972), позволяющая одновременно и прижизненно определять возраст и проводить мечение животных.

К настоящему времени определение возраста и продолжительности жизни на основе изучения срезов костей (метод скелетохронологии) используется для травяной лягушки (Смирина, 1972; Мина, 1974; Ryser, 1986; Gibbons, McCarthy, 1983, 1986), обыкновенной жабы (Gibbons, McCarthy, 1983, 1986; Hemelaar, van Gelder, 1980; Gittins et al., 1982), камышовой жабы (Gibbons, McCarthy, 1983), обыкновенного и гребенчатого тритонов (Hagström, 1977) и некоторых других видов. Большинство аналогичных исследований посвящено разовому обследованию популяции, при котором демонстрируются широкие возможности метода, пропагандируемого Э. М. Смириной, но применимость его в популяционных исследованиях все еще ограниченна (Мина, 1974; Ryser, 1986; Gibbons, McCarthy, 1983, 1986). Перспективность использования его в популяционных исследованиях амфибий следует из приведеных ниже результатов.

В течение ряда лет А. В. Леденцовым (Ищенко, Леденцов, 1985, 1987) проводилось определение возраста у размножающихся остромордых лягушек в упомянутой выше популяции. В течение

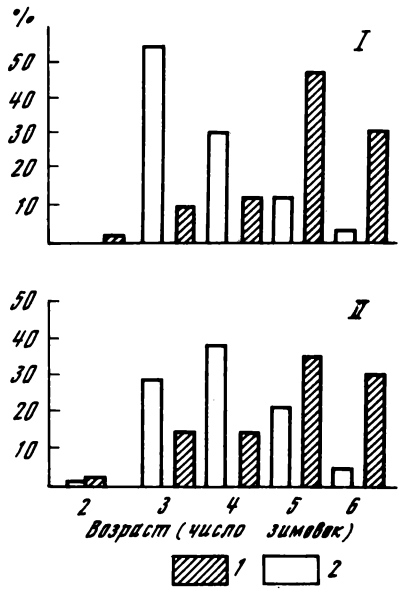

Рис. 4. Распределение возрастных групп по территории в популяции остромордой лягушки
1 — участок 10; *2* — остальная территория; I — весна 1980 г.; II — весна 1981 г.

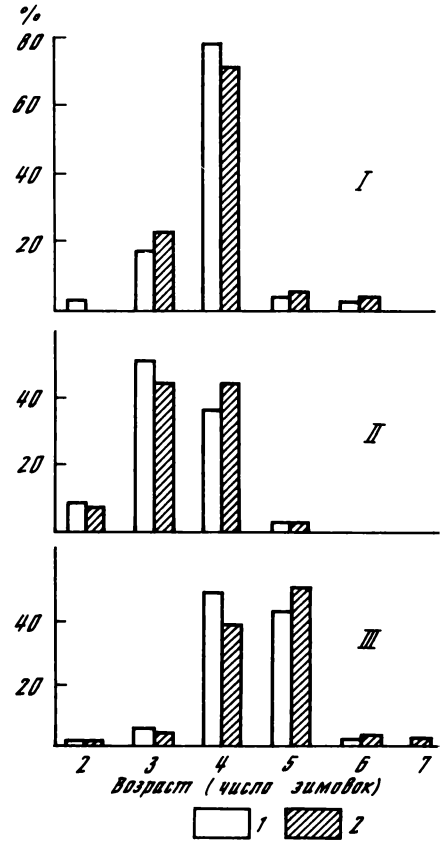

Рис. 5. Возрастной состав популяции остромордой лягушки в различные сезоны (половозрелые особи)
1 — самцы; *2* — самки; I — весна 1983 г.; II — осень 1983 г.; III — весна 1984 г.

1980—1987 гг. неизбирательно отлавливались брачные пары и у всех особей регистрировалась длина тела и брались фаланги пальцев. Полученные данные о возрастной структуре выборок проецировались на численность размножающихся особей, которая ежегодно определялась полным пересчетом кладок икры на всей территории, занимаемой популяцией. На основе этих данных была определена абсолютная численность разных возрастных групп размножающихся животных на несколько лет. При этом допускалось, что все половозрелые животные размножаются сразу по достижении половозрелости и в течение всей жизни. Второе допущение состояло в том, что соотношение полов в период размножения равно соотношению 1:1. Это допущение основано на том, что для многих лягушек обычна ситуация, когда в период размножения самцы держатся в водоемах дольше самок и создается впечатление о значительном преобладании самцов (Duellman,

Trueb, 1986). Действительно, на основе мечения и повторного отлова животных в период размножения было установлено, что в изучаемой популяции остромордой лягушки соотношение самцов и самок было равно 2,5:1 (Ищенко, 1979), однако в дальнейшем, используя ловчие канавки, удалось провести массовый отлов животных во время миграций на размножение и было определено, что соотношение полов равно 1:1 (Ищенко, Леденцов, 1987). В данном случае знание соотношения полов было важно для определения численности самцов в разных возрастных группах.

Есть основания считать, что при анализе возрастной структуры популяции необходимо учитывать возможное неравномерное распределение животных разных возрастов в пространстве. В частности, в исследуемой популяции остромордой лягушки в 1980 г. на одном из главных нерестилищ, где размножается часть популяции, мигрирующая наиболее далеко от мест размножения (участок 10), среди самцов преобладали животные старших возрастных групп, тогда как в других частях популяции — более молодые животные (рис. 4). Совершенно очевидно, что определение численности разных возрастных групп должно основываться на данных о возрастном составе отдельных пространственных группировок. Например, использование просто усредненных данных приводит к заключению, что в 1983 г. в популяции размножалось 1225 пятилетних особей обоих полов, а пересчет данных, учитывающих биотопическое распределение, дает число 1743. Более того, в разные периоды существования популяции распределение животных разного возраста по территории оказывается различным (см. рис. 3), и эту изменчивость также необходимо учитывать.

Разбираемый здесь пример позволяет использовать изучение возрастной структуры и в иных целях. В 1982 г. на всех обследованных участках доминировали трехлетние особи, т. е. генерация рождения 1979 г. В 1983 г. в период размножения доминировали уже четырехлетние особи, т. е. та же самая генерация. Это доминирование можно объяснить или тем, что не все особи генерации 1980 г. достигли полового созревания к 1983 г., или большой выживаемостью генерации 1979 г. Подобная ситуация проясняется следующим образом. Во-первых, как показал анализ животных, собранных вблизи нерестилищ в конце лета 1983 г., незадолго перед уходом на зимовку преобладали животные, пережившие три зимовки (рис. 5). Это позволяет предположить, что весной 1983 г. большая часть этой генерации еще не достигла половой зрелости и обитала в иных участках территории популяции. В течение лета особи, достигшие полового созревания, перекочевали ближе к нерестилищам, на которых они размножались весной 1984 г. Поражает почти идеальное совпадение возрастной структуры животных, расположенных близ нерестилищ осенью 1983 г., и особей, отловленных в тех же местах на размножении весной 1984 г.,— это практически одни и те же животные. Более того, такие данные позволяют увидеть, что в период зимовки возрастная структура

Таблица 6. Численность остромордых лягушек разных возрастов в период размножения (Средний Урал, Свердловская обл., по: Ищенко, Леденцов, 1987, с изменениями)

Год	Пол	Возраст (число зимовок)							
		2	3	4	5	6	7	8	Всего
1980	Самцы	9	3155	1821	1182	419	46	—	6 632
	Самки	—	2475	1971	1337	579	—	—	6 632
1982	Самцы	273	5088	842	378	203	—	—	6 784
	Самки	64	4910	1140	349	258	63	—	6 784
1983	Самцы	76	4094	13710	824	152	—	—	18 856
	Самки	—	3753	13809	919	301	—	74	18 856
1984	Самцы	106	993	10258	10347	320	—	—	22 024
	Самки	—	977	8485	12029	320	213	—	22 024
1985	Самцы	157	6113	1781	5712	4218	—	—	17 981
	Самки	51	4679	1854	6428	4721	247	—	17 981
1986	Самцы	58	8067	6283	1696	2608	805	—	19 517
	Самки	—	7185	5236	875	4503	1718	—	19 517
1987	Самцы	—	3028	8394	1710	410	426	132	14 100
	Самки	—	1851	8163	2005	518	940	623	14 100

по крайней мере половозрелых особей не претерпевает заметного изменения, т. е. в период зимнего оцепенения не наблюдается возрастно-специфической смертности. Однако надежное представление о времени созревания генерации могут дать лишь данные о численности различных возрастных групп в разные периоды размножения. Полученные расчетные данные приведены в табл. 6. Эти данные позволяют проследить изменения численности одной и той же генерации (группы особей, прошедших свое личиночное развитие в один год) по мере ее старения, откуда становится ясным, что полного созревания (поголовного) генерация достигает к четвертой зимовке и размножается на пятом году жизни, включая год, в который эти особи проходили свое личиночное развитие. Такой подход допускает и предположение, что вся генерация созревает раньше (так как в популяции в период размножения встречаются и двухлетние особи), но тогда приходится допускать, что не вся, а меньшая часть генерации размножается сразу по достижении половой зрелости, что, по-видимому, маловероятно. С другой стороны, только на основе такого подхода, т. е. анализируя популяции, можно составить надежное представление о времени достижения половой зрелости каждой генерации отдельно. Следует еще подчеркнуть, что надежное определение возрастной структуры популяции должно быть основано на детальном исследовании ее пространственной структуры (Ищенко, 1982; Ищенко, Леденцов, 1985, 1987).

Одной из важнейших характеристик популяции является скорость роста слагающих ее особей, и к настоящему времени все большее значение для описания ростовых процессов у амфибий

Таблица 7. Средние размеры (в мм) самок остромордой лягушки в разном возрасте в разные годы

Год	Возраст (количество зимовок)			
	3	4	5	6
1982	44,26	51,58	—	—
1983	44,38	46,21	—	—
1984	47,44	49,20	49,88	—
1985	48,76	51,30	52,92	53,63
1986	47,46	51,07	53,00	54,34

приобретает изучение возрастной структуры популяции. Примером тому могут служить две одновременно появившиеся публикации, в которых рассматриваются вопросы роста обыкновенного тритона (Triturus vulgaris). Анализируя полимодальные кривые распределения стандартной длины тела, Белл (Bell, 1977) выделил в популяции обыкновенного тритона на юго-западе Англии 11 возрастных групп и установил, что увеличение длины тела в возрасте от 4 до 11 лет происходит почти линейно в области 36—50 мм. В то же время изучение возрастной структуры этого вида на юго-западе Швеции, основанное на определении возраста по срезам костей (Hagström, 1977), позволило установить сходный предельный возраст (10 лет), но иную картину роста; средние размеры животных в возрасте 3—10 лет колебались в пределах 37,5—40 мм. Разумеется, такие расхождения могут быть связаны и с различными условиями роста, характерными для разных, особенно для географически удаленных, популяций, но в то же время Хэгстром приводит данные для гребенчатого тритона (Triturus cristatus), согласно которым наибольшие средние размеры характерны не для самых взрослых животных, и по размерам тела десятилетние самцы гребенчатого тритона не отличаются от шестнадцатилетних, тогда как особи промежуточных возрастных групп могут быть существенно крупнее. К настоящему времени достаточно хорошо известно, что до предельных размеров вырастают особи, для которых характерна относительно меньшая продолжительность жизни, а долгожители в популяциях амфибий в большинстве случаев не достигают предельных размеров тела (Hemelaar, 1983; Gibbons, McCarthy, 1986). Это обстоятельство делает невозможным изучение роста без определения возраста у животных разных популяций или в пределах одной популяции в разные годы, так как нет никаких оснований при анализе только размерной структуры относить одну и ту же размерную группу к разным возрастным. Рост в разные годы может проходить с разной интенсивностью, и в одном и том же календарном возрасте животные в разные периоды существования популяции могут иметь разные размеры (табл. 7). Отсюда становится совершенно ясным, что дальнейшее пропагандирование определения возраста по размерам тела, по Гончаренко, заведомо порочно.

Для правильного понимания функционирования популяций амфибий большое значение имеет изучение роста самок, поскольку с размерами тела самок в значительной мере скоррелирована плодовитость (Терентьев, 1960; Kuramoto, 1978; Salthe, 1969; Salthe, Duellman, 1973; и др.). Хотя эта зависимость проявляется наиболее четко при межвидовых сравнениях, она также наблюдается и при изучении внутрипопуляционной изменчивости плодовитости и размеров тела. В частности, в обсуждаемой здесь ситуации с остромордой лягушкой между размерами самки и плодовитостью есть совершенно четкая линейная корреляция (r=0,855; P<0,01). В то же время другими исследователями подчеркивается, что и такого рода зависимости в разные периоды существования популяции (разные периоды размножения) могут быть различными (Cummins, 1986). Исследования возраста и размеров самок остромордой лягушки в разные годы позволили установить, что средние размеры самок 4 лет в 1983 г. (генерация 1979 г.) были равны 46,2 мм, а таковые для четырехлетних в 1982 г. (генерация 1978 г.) были равны 51,6 мм. Средняя плодовитость самок длиной 45—47 мм была равна 687,3 яйца, а для самок длиной 51—53 мм — 949,7 яйца. Становится очевидным, что изменение условий роста в популяции может очень сильно сказываться на важнейших демографических характеристиках.

Исследования возрастной структуры играют первостепенную роль и при определении продолжительности жизни как на уровне популяции, так и на уровне вида. К сожалению, те немногочисленные данные, которые имеются в литературе, основаны на данных содержания в неволе (Duellman, Trueb, 1986), и использование их очень ограничено. В то же время и использование метода скелетохронологии для определения продолжительности жизни также ограничено как трудоемкостью самого метода (а именно большими затратами времени), так и различным ростом костной ткани даже в разных популяциях одного вида амфибий. Кроме того, вероятность поимки особи предельного для конкретной популяции возраста может зависеть от численности данной возрастной группы и размера территории, заселенной популяцией. Из приведенных выше данных (см. табл. 6) видно, что немногие десятки особей семилетнего возраста, рассчитанные для данной популяции, получены на основе единичных встреч семилетних особей на размножении (ежегодно определялся возраст 100—200 самцов и такого же количества самок), а восьмилетняя размножающаяся особь в течение нескольких лет была встречена лишь однажды. В то же время изначально высокая численность новой генерации 1979 г., обусловленная благоприятной абиотической обстановкой (при численности размножающихся самок около 3500 особей), обеспечила достаточно большую вероятность выживания и поимки семилетних особей в 1986 г. и 3 восьмилетних самцов и 13 восьмилетних самок в 1987 г., причем почти все они были добыты на участке 10, где размножаются только мигрирующие особи. Отсюда следует, что надежные данные о продолжительности жизни могут быть

получены только на основе длительных исследований возрастной структуры популяции. Для описанной ситуации очевидно, что достижение семилетнего возраста остромордой лягушкой на Среднем Урале — явление нормальное. В то же время изучение остромордых лягушек из других частей ареала сразу же обнаружило высокую частоту встречаемости более долгоживущих особей — 8 и 9 лет — как на северной границе ареала остромордой лягушки (низовья р. Енисея), так и в горах на высоте около 2000 м над ур. м. (на Алтае) (Леденцов, Ищенко, 1984). Несмотря на то что для обследованных популяций нет повторных данных, можно с уверенностью говорить, что в горах и на северном пределе распространения остромордые лягушки характеризуются большей продолжительностью жизни, что подтверждает сделанный ранее вывод (Шварц, Ищенко, 1971).

Такого рода данные имеют исключительный интерес, так как позволяют составить представление не только о предельном возрасте вида, но и о времени общей активности животных. Например, на Среднем Урале период активности остромордых лягушек составляет 4—4,5 мес. При условии, что к семилетнему возрасту обычно доживает небольшая часть популяции, многие особи живут пять сезонов, не считая сезона, в который они проходили личиночное развитие, и общая продолжительность их активной жизни на стадии имаго составляет 20—25 мес. Остромордые лягушки, обитающие в горах Алтая и в Заполярье, активны более короткий промежуток времени — 2,5—3 мес (Яковлев В. А., 1979, 1980; Шварц, Ищенко, 1971). Но, поскольку продолжительность жизни многих особей составляет 8—9 лет, т. е. не является исключением, суммарный период активной жизни равен 20—24 мес, и, таким образом, продолжительность жизни остромордых лягушек оказывается одинаковой. Такого рода данные, несомненно, представляют исключительную ценность для экологов и физиологов, но надежность их может быть основана только на обильных данных о возрастной структуре вида в разных частях ареала, полученных на точном определении возраста на уровне особи.

Одной из составляющих стабильности популяций амфибий, как и любых других организмов, является генетическая гетерогенность популяции, мерилом которой может быть хорошо известный полиморфизм. При обсуждении различных аспектов проявления полиморфизма у земноводных (Ищенко, 1978) отмечалось, что в ряде случаев генетическая структура популяции во времени колеблется слабо (среднепопуляционные частоты отдельных морф во времени не меняются; Ищенко, 1982). Естественно, встает вопрос об обеспечении стабильности генетической структуры популяции. Различия между популяциями могут быть обусловлены различной селективной ценностью разных морф и контролироваться отбором, хотя в природе давление селективных сил может быть и не определено (Hoppe, Pettus, 1984). Можно полагать, что ключ к пониманию механизмов, регулирующих состав популяций, может быть найден при изучении структуры популяций, т. е. при описании зависимо-

стей между экологической и генетической структурами популяции. Своеобразие внутрипопуляционных группировок, например возрастных групп, выражаемое в различных частотах одних и тех же генотипов, известно достаточно давно по крайней мере для амфибий (Шварц, Ищенко, 1971), однако, несмотря на сильную пространственную гетерогенность популяции по частотам одних и тех же морф, среднепопуляционные характеристики остаются малоизменчивыми (Ищенко, 1982). Эта ситуация определяется тем, что различия отдельных пространственных группировок по условиям роста и развития личинок приводят к тому, что даже при большом количестве размножающихся пар в водоемах, обеспечивающих более или менее полный охват гетерогенности популяции в пределах одной микропопуляции, каждая из последних оказывается специфичной (Ищенко, 1982), но благодаря непостоянству структуры популяции и нестабильности среды (комплекс абиотических и биотических условий) вклад в генофонд отдельных внутрипопуляционных групп случаен и нестабилен и общая средняя популяционная норма может длительно сохраняться. Но и в этом случае вытекает следствие: чем сложнее пространственная структура популяции, чем разнообразнее распределение взрослых в период размножения на территории, тем разнообразнее новая генерация, что приводит к повышению стабильности популяции в целом (Ishchenko, 1988). С другой стороны, разнообразие пространственной структуры популяции может в какой-то мере ограничивать гетерогенность популяции. Так, если исходить из того, что при организации брачных хоров у бесхвостых амфибий шансы на успешное спаривание у самцов выравниваются (Rand, 1985), то различные экологические ситуации могут снижать или усиливать эффективность брачных пар. Так, при исследовании ряда популяций малоазиатской лягушки было установлено, что в случае зимовки лягушек в водоемах образование брачных пар происходит непосредственно в воде и выходят со спячки животные уже в амплексусе. В таких ситуациях, особенно при нехватке самок, формирование брачных хоров холостыми самцами становится совершенно неэффективным. Напротив, когда животные зимуют на суше, шансы на спаривание при интенсивных брачных хорах сохраняются, вероятность панмиксии повышается, так же как и повышается вероятность формирования генетически гетерогенной генерации (Ищенко, 1980).

Одной из адаптивных характеристик популяции, обеспечивающих ее стабильное существование, является морфологическая разнородность популяции, выражающаяся прежде всего в изменчивости одной из важнейших характеристик организма — размеров тела (Шварц и др., 1968; Schmidt-Nielsen, 1984). В настоящее время становлению изменчивости размеров тела амфибий уже на ранних стадиях онтогенеза уделяется исключительно большое внимание, и громадное количество исследований посвящено изменчивости скорости роста и развития личинок амфибий, поскольку именно эти две составляющие определяют изменчивость размеров

тела новой генерации. Согласно широко распространенной модели (Wilbur, Collins, 1973), метаморфоз амфибий в нестабильной среде может успешно проходить при достижении определенных размеров тела, обеспечивающих жизнеспособность особи, а верхний предел определяется минимально допустимым соотношением размеров эндокринных органов и массы тела, делающим возможным метаморфоз. В пределах этих лимитов, которые являются видоспецифичными, фиттность особей примерно равна и определяется разными причинами. С другой стороны, разнообразие генерации по размерам тела может определяться внутрипопуляционной изменчивостью скорости дифференциации развивающихся особей. Подавляющее число исследователей единодушно сходятся во мнении, что для развивающихся личинок амфибий крупные размеры тела всегда дают преимущество при наличии конкуренции за ресурс в случае его ограниченности. Эта конкуренция может иметь плотностнозависимый характер (Wilbur, 1977; Travis, 1984), она может определяться действием продуктов метаболизма в окружающую среду (Rose, 1860; Шварц, Пястолова, 190а,б), размеерами яиц (Kaplan, 1985, 1987; Berven, Chadra, 1988). С равным обоснованием высказывается предположение о ведущей доли наследственных факторов (Berven, 1982, 1988) или же, напротив, средовых (Ищенко, 1982). В естественных условиях выделение ведущей роли какого-либо фактора затруднено из-за взаимодействия многих факторов (Wilbur, 1972, 1976) или в силу того, что не все действующие в природе факторы можно учесть (Travis et al., 1985). Однако при анализе ситуаций, наблюдающихся в природных условиях, акцент может быть сделан не на выявлении роли конкретных факторов, а на сравнительном анализе внутрипопуляционной изменчивости и межпопуляционных отличий. В то же время наиболее перспективно и исследование реализации изменчивости скорости роста и развития личинок при прохождении наземных фаз развития и роста.

Обычно принимается, что прохождение метаморфоза в сжатые сроки и при более крупных размерах тела для популяции предпочтительнее. Показано, что прохождение метаморфоза при больших размерах тела сопровождается снижением энергетических трат, обеспечивающим нормальный рост на суше (Crump, 1981). Это согласуется с достаточно известным правилом о большей конкурентоспособности более крупных особей в силу по меньшей мере более широкого спектра кормов при низкой пищевой специализации амфибий. Быстрое личиночное развитие при прочих равных условиях всегда предпочтительнее, так как позволяет избегнуть губительного действия пересыхания водоемов (Щупак, 1984, 1985), даже если ускоренное развитие не проходит в условиях пересыхания. Быстрое личиночное развитие высвобождает больше времени на рост перед первой зимовкой и повышает выживаемость на суше, хотя данные о дифференциальной смертности животных разных размеров на зимовке отсутствуют. В то же время животные одной генерации, но разных размеров характе-

ризуются различным относительным весом скелета и его отделов (Сюзюмова, Хайретдинов, 1982), кишечника и печени (Иванова, 1985), головного мозга и его отделов (Шварц, Пятых, 1978). Становится понятным, что большая изменчивость скорости роста и развития личинок амфибий может играть большую роль в дальнейшем выживании особи, хотя до недавнего времени данные по этому вопросу отсутствовали полностью.

Специальными исследованиями роста меченых особей установлено, что у большого числа видов, таких, как остромордая лягушка (Ищенко, Леденцов, 1985), травяная лягушка (Gibbons, McCarthy, 1984), обыкновенный и гребенчатый тритоны (Hagström, 1977), трехполосая квакша Pseudacris triseriata (Smith D., 1987), кротовая амбистома Ambystoma talpoideum, лесная лягушка Rana sylvatica (Berven, 1988), т. е. у всех изученных в этом плане, наблюдается общая тенденция сохранения различий в размерах по мере жизни на суше у особей, прошедших метаморфоз при разных размерах тела: исходно более крупные особи в среднем и в дальнейшем остаются более крупными. Это приводит к тому, что при достижении половой зрелости исходно более крупные особи имеют большую плодовитость, причем на долю размеров тела может приходиться до 53% дисперсии плодовитости. В то же время если достижение половозрелости определяется достижением определенных размеров тела, то особи, проходящие метаморфоз при более крупных размерах тела, могут созревать и размножаться впервые в более раннем календарном возрасте (Berven, 1988; Smith D., 1987). Кроме того, мелкие особи, характеризующиеся большей продолжительностью жизни, могут быть именно теми, кто созревал и впервые размножался позже по сравнению с исходно более крупными особями. На основе полученных нами данных о возрастной структуре размножающихся остромордых лягушек можно судить о том, как быстро и дружно генерация достигает половой зрелости (см. табл. 6). В двух случаях (генерации 1979 и 1980 гг.) наблюдалось резкое увеличение численности четырехлетних по сравнению с трехлетними животными, что, как уже отмечалось, свидетельствует, очевидно, о более позднем и неоднородном созревании в пределах одной генерации. Напротив, для генераций 1982 и 1983 гг. отмечено незначительное повышение численности при размножении у трех- и четырехлетних животных, т. е. половое созревание достигалось одновременно в пределах этих генераций и в среднем в более младшем возрасте. В то же время четырехлетние остромордые лягушки в 1983 г. были мельче (46,21 мм) по сравнению с четырехлетними в 1986 г. (51,07 мм), и, таким образом, генерация, созревающая полностью на год позже, была явно мельче. Трудно судить об обычности таких ситуаций в природе, так как аналогичные данные для других видов земноводных отсутствуют, но более нормальной представляется такая ситуация, когда новая генерация достаточно морфологически разнообразна исходно и в ее пределах половое созревание происходит неравномерно по разным причинам: и по неодинаковости времени

достижения половозрелости, и по изменчивости размеров тела. В таком случае животные, размножающиеся на год позже, могут быть или таких же размеров при первом размножении, что и особи, размножающиеся впервые раньше, или даже мельче их. Предварительный анализ данных, проведенный А. В. Леденцовым, позволил установить, что не только мелкие особи в пределах одной генерации размножаются впервые на год позже, но и что наиболее долгоживущие особи, судя по результатам ретроспективного анализа размеров тела по срезам фаланг пальцев, приступали к размножению также на год позже при относительно некрупных размерах тела.

Эти результаты позволяют удовлетворительно замкнуть круг проблем, обсужденных выше. Изменчивость важнейших репродуктивных характеристик популяции, определяющих воспроизводство и, следовательно, стабильность популяции, таких, как плодовитость, размеры яйца, время наступления половой зрелости, размер тела при первом размножении, продолжительность жизни и т. д., оказывается тесно связанной с изменчивостью размеров тела, при которых проходит метаморфоз особи. Изменчивость исходных размеров тела определяется, в свою очередь, условиями роста и развития личинок, а последние — сложностью пространственной структуры популяции и динамикой этой структуры во времени (Ищенко, 1982).

Развивая этот тезис дальше, можно прийти к выводу, что в случае возникновения в популяции генерации, прошедшей свое личиночное развитие быстро и при большой скорости роста, в дальнейшем она может относительно быстро достигнуть половозрелости и достаточно быстро исчезнуть, о чем свидетельствуют приведенные данные, характеризующие популяцию остромордой лягушки. Напротив, исходно мелкая генерация, даже достигнув половозрелости на год позже, будет размножаться большее количество раз в жизни при условии, что после достижения половозрелости все особи размножаются до конца жизни. Поскольку ситуации, когда происходит большая выживаемость генерации на личиночных стадиях развития, достаточно редки, исходно крупные особи на протяжении своей относительно короткой жизни имеют меньше шансов встретиться с условиями, благоприятными для развития их потомства. Например, особи генерации 1976 г. в популяции остромордой лягушки в большинстве случаев размножались дважды в жизни (в 1980 г. особи старше 5 лет на размножении были уже редкостью). Напротив, исходно мелкие генерации, хотя и имеющие более низкую среднюю плодовитость, живут дольше (особи генерации 1979 г. в большей части размножались 5 раз), соответственно имеют больше шансов столкнуться с условиями, обеспечивающими успешное выживание уже их потомства. Таким образом, условия роста и развития личинок оказываются непосредственно связанными с репродуктивным успехом особи, а следовательно, и с обеспечением стабильности популяции. Следовательно, разнообразие условий роста и развития личинок и разнообразие

репродуктивных характеристик на уровне имаго определяются сложностью пространственной организации популяции. Если учесть, что изменчивость репродуктивных характеристик явно адаптивна (Kaplan, Cooper, 1984; Berven, 1988), то следует признать, что сложная пространственная организация популяции также адаптивна. Эта адаптивность прослеживается и при колебаниях численности популяции.

Благоприятные ситуации, когда большая часть генерации успешно завершает метаморфоз, редки и малопредсказуемы и приводят к тому, что среди половозрелых особей наблюдается преобладание одной возрастной группы, имеющее следствием снижение возрастного кросса. Такие ситуации можно ожидать, если популяция пространственно не структурирована, размножение происходит в пределах одного репродуктивного центра (что нежелательно, так как неблагоприятное сочетание средовых факторов может привести к полной гибели новой генерации). Это же можно ожидать, хотя и с меньшей вероятностью, в сильно подразделенных популяциях, когда катастрофическое действие средовых факторов приводит или к повышенной выживаемости одной генерации, или же к гибели нескольких подряд. Обычно же в достаточно структурированных в пространстве популяциях часть потомства каждой генерации выживает, что приводит к разнообразному составу брачных пар (Мина, 1974), обеспечивающему высокую гетерогенность нового поколения, служащую залогом стабильности популяции.

В то же время усиление разнородности популяции на базе усложнения ее пространственной структуры может не давать селективного преимущества особям с крайними значениями характеристик жизненного цикла или репродуктивных характеристик. Наличие сложной пространственной структуры популяции создает основу для действия разнонаправленного отбора или смены его направлений на разных фазах популяционного цикла, обеспечивая поддержание разнородности и стабильности популяции.

Роль структурно-функциональных группировок грызунов в динамике ведущих популяционных параметров

С. С. Шварц считал возрастную структуру популяций млекопитающих общевидовым свойством, обеспечивающим высокую приспособляемость популяций к изменяющимся условиям среды. При этом характеристика возрастной структуры популяции не исчерпывается определенными численными соотношениями различных возрастных групп; ее специфичность определяется скоростью обновляемости популяции, биологической спецификой различных возрастных групп и генераций животных и своеобразием реакций

различных возрастных групп животных на периодические и непериодические изменения во внешней среде.

Из многих аспектов, касающихся возрастной структуры популяций грызунов, неоднократно обсуждавшихся С. С. Шварцем и его коллегами (обширная библиографическая сводка имеется в монографии С. С. Шварца (1980)), в данной работе мы выделяем вопрос о специфике сезонных генераций грызунов, имея возможность дополнить и развить его результатами своих работ (Оленев, 1980, 1981а,б, 1982а,б, 1987, 1988; и др.)

В последней из работ (Шварц, 1980) вопрос о специфике сезонных генераций ставился следующим образом: «...мы не всегда знаем, какие конкретно причины определяют морфофизиологические особенности конкретных генераций грызунов, но мы точно знаем, что все они могут быть сведены к двум принципиально различным факторам.

1. Морфофизиологическая специфика сезонных генераций — результат перестройки генетической структуры популяции.

2. Морфофизиологическая специфика сезонных генераций — результат прямой реакции организма на изменение условий среды».

Изменение экологической структуры популяций рассматривается в качестве важнейшего фактора микроэволюционного процесса. Все это позволяет говорить об особой роли возрастной структуры в динамике популяций, а в популяциях грызунов, структура которых отличается особой сложностью, является основой для широкого спектра преобразований популяционного уровня.

Материалы и методы

Проводилось многолетнее (1975—1987 гг.) стационарное изучение динамики основных популяционных параметров природной популяции рыжей полевки в Ильменском заповеднике им. В. И. Ленина (полоса сосново-березовых лесов предлесостепья Южного Урала). Использовалось массовое индивидуальное мечение. Во время регулярных ежемесячных отловов проводилось взвешивание зверьков, регистрировалось состояние генеративной системы по внешним признакам (наполненность эпидермиса, подсосные пятна, вагинальные пробки и др.), отмечалось начало созревания, вступления в размножение и беременности. Неоднократные отловы позволяли датировать возраст, сроки жизни и выявлять отдельные возрастные группы в течение всего периода постнатального развития. Все это позволяло четко определять функциональный статус животных и их роль в популяции.

Кроме метода мечения, в работе широко использовались сборы по забитым животным, добытым в сходных с участком мечения «сухих» биотопах (смешанный сосново-березовый лес с островками мертвокровного липняка с отдельными экземплярами осины). Аналогичный материал собирался и из других типов биотопов — «влажных» (слегка заболоченная долина лесного ручья с зарос-

лями черемухи, ольхи, смородины, хмеля). Оценка динамики интерьерных признаков проводилась методом морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968).

Было помечено более 1000 особей и методом индикаторов обработано около 6000 особей.

Методика определения возраста по степени возрастных изменений зубов с учетом функционального состояния животного (Оленев, 1989) позволила, существенно повысив точность определения возраста, выделять возрастные группировки и у немеченых животных.

В подавляющем большинстве работ, касающихся возрастной структуры, С. С. Шварц и его коллеги использовали термин «*генерация*» [1], причем в двух значениях. Рассмотрим оба эти значения: в первом случае под генерациями понимаются очередные массовые появления пометов, считая с начала весеннего размножения. В зарубежной литературе, а в последнее время и в отечественной используется термин «*когорта*», который наиболее полно соответствует своему назначению. Когорты вполне обоснованно можно считать элементарными структурно-возрастными единицами популяции.

Появление первых когорт происходит за сравнительно небольшой промежуток времени, примерно равный продолжительности беременности (20 дней). Животные, родившиеся в течение 20—25 дней после начала массового выхода первых пометов от зимовавших до массового появления вторых пометов (также от зимовавших), относятся к первой когорте. В последующий такой же период появляется вторая когорта.

Первые две когорты обычно являются потомством только перезимовавших особей — первым поколением. Одновременно с появлением *III* когорты от перезимовавших появляется и первое потомство от *I* когорты (второе поколение, внуки перезимовавших). К осени появляются *IV* и *V* когорты — в большинстве своем это потомки первых когорт сеголеток (второе поколение) и обычно незначительная часть потомков *III* когорты сеголеток, т. е. третье поколение. Вклад зимовавших животных в последние когорты обычно незначителен.

Надо сказать, что если не ведется индивидуального или какого-либо другого ежемесячного (массового) мечения (например, радионуклидами, тетрациклином и т. п.), в свою очередь имеющих свои ограничения, то четкое выделение когорт сопряжено со значительными трудностями, в основном обусловленными временны́ми наложениями сроков выхода отдельных когорт. Комплексный метод выделения когорт в какой-то степени позволяет справиться с этой задачей (Оленев, 1979), но достаточно трудоемок.

Выделение когорт значительно упрощается при наличии четко работающего возрастного маркера, пригодного для определения возраста животного с последующим расчетом даты рождения.

[1] Строго говоря, в биологической литературе этому термину соответствует термин «поколение».

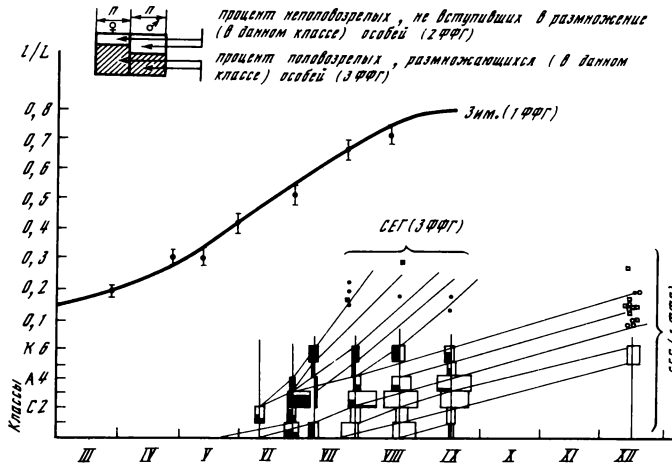

Рис. 6. Возрастные изменения зубов рыжей полевки разных группировок на примере выборки 1977 г. «влажные биотопы». Для группировки перезимовавших (1 ФФГ) кривая построена по многолетним данным

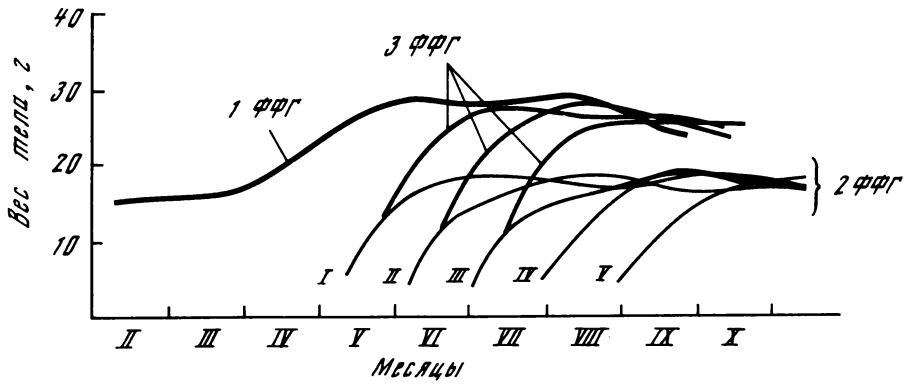

Рис. 7. Динамика веса тела особей отдельных когорт. Даны усредненные веса. Природная популяция, индивидуально помеченные животные
I—V — когорты; ФФГ — функциональные группировки

На основе предложенного нами функционального подхода (см. ниже) были детально изучены закономерности функционирования возрастных маркеров корнезубых полевок, устранены причины бытующих трудностей, что позволило существенно повысить точность определения абсолютного возраста полевок (Оленев, 1983, 1989). По крайней мере, в условиях уральской зоны стало возможным определять индивидуальный возраст особей с точностью, достаточной для выделения отдельных когорт.

Во втором случае использовался термин «*сезонная генерация*», иногда называющаяся просто генерацией (например, Шварц, 1962б). Под термином «сезонная генерация», вошедшим в литературу благодаря большой серии зоологических работ (Оленев, 1964; Шварц и др., 1964б; Покровский, 1967; Амстиславская, 1975; и др.), понимаются группы особей (сеголетки), родившиеся в разные сезоны года (обычно рассматриваются две — весенняя и осенняя), развивающиеся в разных условиях среды, обладающие определенными биологическими свойствами. Работа с сезонными генерациями осложняется тем, что, например, в весеннюю генерацию попадают не только сеголетки, участвующие в размножении (как мы покажем ниже) и создающие лицо данной сезонной генерации, но и их значительная часть, которая так и не вступает в размножение в год рождения, что обычно свойственно практически всем особям осенней генерации. В результате этого выделение «чистой» сезонной генерации существенно усложняется.

При анализе специфики сезонных генераций на наших материалах мы (Оленев, Леденцов, 1980) обратили внимание, что по динамике такого показателя, как скорость возрастных изменений зубов (ВИЗ), животные даже внутри отдельных когорт имеют существенные, а главное, закономерные отличия (рис. 6). Отличительной особенностью работы (ее основой) послужило то, что при анализе скорости ВИЗ учитывалось физиологическое, функциональное состояние животных, связанное со скоростью роста, полового созревания и временем вступления в размножение. Время перехода от первого класса ВИЗ к шестому (первая стадия формирования настоящих корней, см. рис. 6) оказалось у размножающихся сеголеток почти в 2 раза короче такового у неразмножающихся (осенних) когорт сеголеток. Качественный анализ этих двух групп животных показал, что высокая скорость ВИЗ свойственна быстрорастущим, быстроразвивающимся, рано созревающим и без какой-либо задержки вступающим в размножение. Комплекс морфофизиологических показателей (табл. 8) подтверждает это, свидетельствуя о высокой интенсивности обмена веществ, связанных с физиологическим состоянием животных этой группы. Таким образом, выявляется четкая связь скорости ВИЗ с функциональной ролью групп в воспроизводстве популяции: размножающаяся часть особей (большинство сеголеток родившихся весной) обеспечивает прирост численности популяции в текущем году, а неразмножающаяся (в основном это сеголетки, родившиеся во второй половине лета) — в следующем.

Таблица 8. Комплекс морфофизиологических показателей, характеризующих животных различного функционального состояния

Признак	Пол	Весенняя группировка (3 ФФГ)		Осенняя группировка (2 ФФГ)	
		n	$\bar{X}\pm m$	n	$\bar{X}\pm m$
Масса тела, г	♂♂	31	19,2±0,57	41	15,9±0,25
	♀♀	39	25,5±1,12	15	15,6±0,31
Индекс почки, ‰	♂♂	30	7,95±0,15	37	6,95±1,81
	♀♀	37	7,34±0,24	15	7,45±0,22
Индекс надпочечника, ‰	♂♂	30	0,177±0,007	40	0,186±0,006
	♀♀	39	0,40±0,02	14	0,17±0,008
Индекс тимуса, ‰	♂♂	24	1,47±0,23	40	3,43±0,15
	♀♀	29	1,33±0,22	14	3,45±0,21
Масса семенника, Мг	♂♂	31	317,4±15,0	41	28,4±3,97

Приняв за основу выделения групп функциональный статус входящих в них животных, их функциональное состояние, связанное со спецификой роста, развития, репродуктивного состояния, было предложено выделять три **физиологические функциональные группировки (ФФГ)** (Оленев, 1981б, 1982а, 1989). Каждую группировку составляют особи, как правило, из нескольких смежных когорт — определенные части каждой из когорт, связанные функциональным единством в воспроизводстве популяции.

Размножающиеся в год рождения сеголетки (3 ФФГ). Основная масса — из первых когорт (70—90%), быстро растут, достигая веса перезимовавших, и приступая к размножению. Свойствен однофазный рост (рис. 7). Начальная стадия формирования настоящих корней зубов отмечена на 65—75-й день. Комплекс морфофизиологических показателей (см. табл. 8) свидетельствует о напряженности процессов обмена. Свойственно быстрое старение, продолжительность жизни 3—5 мес. Их функция — наращивание численности популяции.

Не размножающиеся в год рождения сеголетки (2 ФФГ). Основная масса — представители последних когорт, но всегда имеются и неразмножающиеся в год рождения представители первых когорт (10—30%). На первом этапе онтогенеза рост идет аналогично 3 ФФГ, но примерно в месячном возрасте приостанавливается, завершается первая фаза роста (см. рис. 7). Не созревают в год рождения. Начальная стадия формирования настоящих корней зубов отмечается в 120—130 дней. Активность процессов обмена понижена (см. табл. 8). Старение замедленно по сравнению с 3 ФФГ почти в 2 раза, продолжительность жизни (с учетом пребывания в 1 ФФГ) 13—14 мес. Их функция — переживание зимнего периода в состоянии «законсервированной молодости» (термин С. С. Шварца) с наименьшими численными потерями.

Перезимовавшие животные, бывшая 2 ФФГ (1 ФФГ). Весной период консервации завершается кратковременным ростом (вторая фаза роста) и созреванием в течение 2—3 нед. Созревают практиче-

Таблица 9. Участие в размножении отдельных когорт из различных биотопических группировок и узловые моменты динамики абсолютной численности (индивидуально помеченные животные), особь/га

Год	Биологические группировки	Число участвующих в размножении когорт (3 ФФГ)	Начало размножения (1 ФФГ)	Исходная (весенняя) численность	Максимальная численность	Конечная численность
1975	Сухие	Полное неучастие	26,3	11,4	41,4	2,1
	Влажные	То же	5,4	—	—	—
	Сухие	I и часть II, в основном самцы	1,5	5,7	23,5	11,4
1976	Влажные	I и II	25,4	5	25,0	22,0
	Сухие	I, II и часть III	1,4	12,1	52,1	11,4
1977	Влажные	I, II и III	25,4	22	71,0	18,0
1978	Сухие	I и часть II	20,4	11,4	21,1	2,1
	Влажные	I и II	10,5	18,0	30,0	12,0

ски все перезимовавшие животные. Абсолютный возраст особей при этом различен. Активизировавшиеся процессы обмена близки по уровню обмена особям 3 ФФГ.

Особи, составляющие каждую конкретную группировку, несмотря на разный календарный возраст, физиологически едины,— это единство определено выполняемыми или в популяции функциями. Таким образом, в популяции каждая ФФГ выполняет специфическую функцию. *Специфика когорт* (генераций), входящих в ФФГ, есть следствие, отражение функций, которые выполняет в данное время ФФГ, поэтому физиологический возраст входящих в каждую группировку особей из разных когорт одинаков. Под *специфичностью функций* группировок в первую очередь понимается участие животных в размножении, это неизбежно отражается на большинстве биологических показателей, и в том числе на используемых в качестве индикаторов морфофизиологических показателях. В условиях разных лет функциональные нагрузки (доля входящих в конкретную ФФГ особей из разных когорт) могут меняться, отражая функциональную пластичность когорт (табл. 9).

Наличие в популяции животных, представляющих два альтернативных пути, онтогенетического развития, что нашло свое отражение в ФФГ (однофазный рост) — 3 ФФГ, двухфазный — 2 ФФГ), рассматривается нами как явление поливариантности развития у животных. Вероятно, мы имеем здесь дело с явлением поливалентности (подробно см.: Оленев, 1989).

Таким образом, популяции свойственна функциональная структурированность, а функции, и в первую очередь участие в воспроизводстве, являются связующим началом, определяющим специфику особей в группировках.

Разделение на ФФГ на основе функционального подхода позволяет проводить анализ не общей массы животных, например весенней сезонной генерации, куда попадают представители двух (3 и 2)

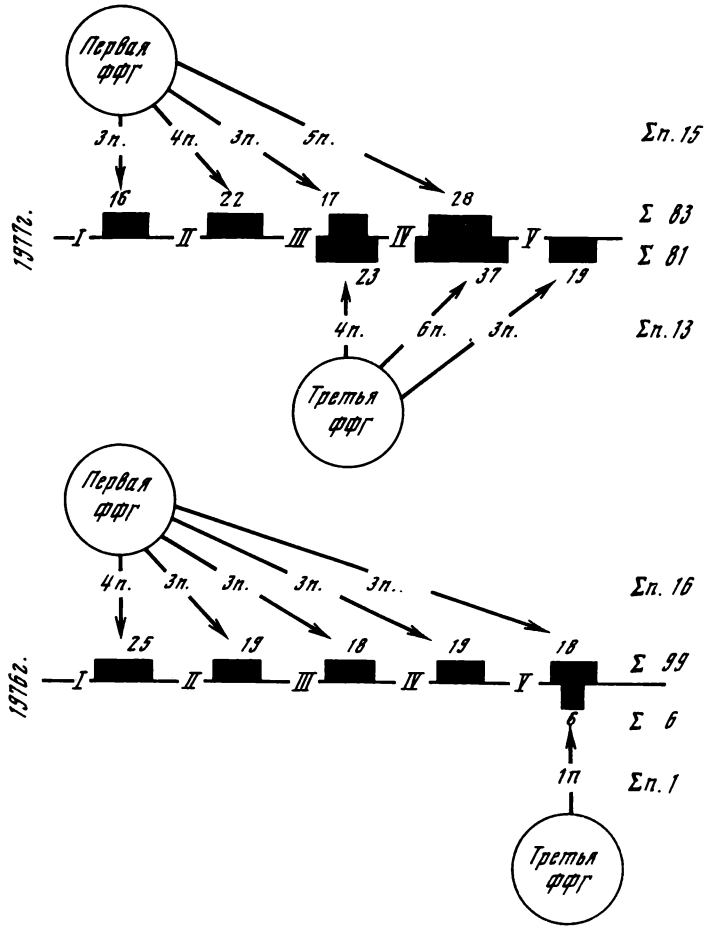

Рис. 8. Вклад различных ФФГ в наращивание численности популяции на уровне отдельных когорт по количеству рожденных особей. Природная популяция, меченые животные, пересчет на площадь 1 га
I—V — когорты; арабскими цифрами обозначено число родившихся, отражающее вклад ФФГ в каждую когорту; цифрами с буквой «п» обозначено количество пометов

ФФГ с разным физиологическим состоянием, а с «чистыми» группировками, что более логично и дает некоторые существенные преимущества.

Объединение когорт в ФФГ позволяет, кроме четкой оценки специфики генераций, более полно подойти к *оценке особенностей роста численности популяции* в конкретных условиях среды и к выяснению механизмов формирования структуры на основе функциональной пластичности группировок. На рис. 8 на уровне функциональных группировок показан вклад зимовавших (1 ФФГ) и сеголеток, участвующих в размножении (3 ФФГ), в динамику числен-

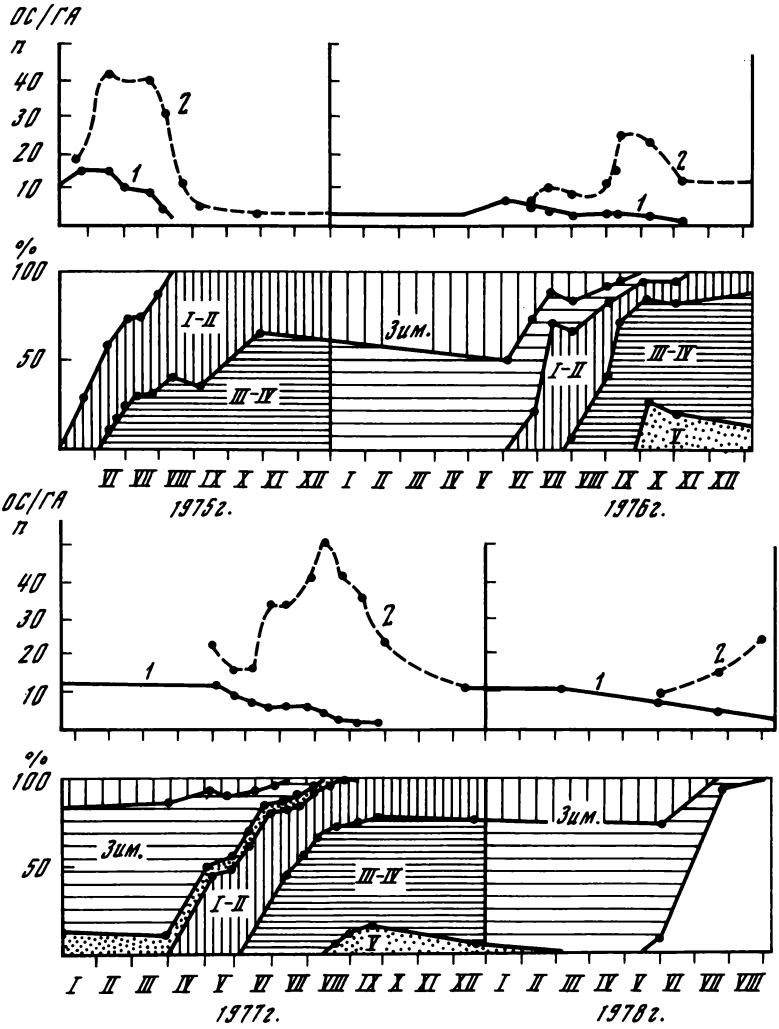

Рис. 9. Динамика численности и сопряженная с ней возрастная структура популяции рыжей полевки (индивидуальное мечение)

1 — зимовавшие зверьки, особей/га; *2* — зимовавшие и сеголетки суммарно; I—V — когорты; зим.— зимовавшие зверьки (1 ФФГ)

ности и структуру популяции. На примере меченых животных («сухие» биотопы) хорошо видно (все расчеты на 1 га), что в 1976 г. четыре перезимовавшие самки в течение сезона принесли соответственно шесть, пять, четыре и один помет, что составило около 100 молодых. Только один помет был отмечен у самки сеголетки. Таким образом, за счет 1 и 3 ФФГ прирост численности составил 100 и 6 особей. По сравнению с исходной численность возросла на 412%.

В 1977 г. (год пика численности) сеголетки *I* и *II* когорт активно размножались. Количество составляющих когорты пометов от 1 и 2 ФФГ распределялось следующим образом: *I* когорта — три помета от перезимовавших; *II* — четыре помета от перезимовавших; *III* и *IV* — восемь пометов от перезимовавших и 11 от сеголеток; *V* когорта — два от сеголеток. В итоге за счет 1 и 3 ФФГ прирост численности составил 83 и 81 особь. От исходной численность возросла на 430%.

На этих подробных примерах видно, насколько отличным по годам может быть вклад разных функциональных группировок в увеличение численности, их функциональная активность. Отмечена определенная *обратная зависимость между продолжительностью размножения этих двух групп: в год интенсивного размножения группировки перезимовавших слабо размножаются сеголетки, и наоборот* (Оленев, 1981б). Подобная закономерность установлена и у других видов полевок (Кошкина, 1965; Оленев, 1979).

Структура ФФГ в динамике численности имеет важное значение, о чем свидетельствует динамика ведущих популяционных параметров. *Группировка перезимовавших (1 ФФГ)* обычно рассматривается зоологами как однородная группа. Однако, по нашим данным (рис. 9), она *характеризуется значительной разнородностью*, являясь продолжением 2 ФФГ. Ранее считалось, что после перезимовки в весенней выборке зверьки первых когорт практически отсутствуют. Более того, даже к началу зимы они составляют 1—3% (Оленев и др., 1980). Точнее, путем анализа меченых животных нам удалось выявить в группе перезимовавших (1 ФФГ, весенние пробы) присутствие зверьков первых когорт прошлого года рождения, которые в год рождения в размножение не вступали и относились поэтому ко 2 ФФГ. Обычно они составляют 10—25%, а весной 1976 г., после действия сильной экстремы (засуха),— около 50%. Как уже говорилось, представители первых когорт — это первое поколение (дети перезимовавших, но прошлого года). Ощутимая доля представителей первого поколения в группировке перезимовавших меняет взгляд на фактическую степень разнородности 1 ФФГ и должна иметь большое значение в степени ее разнокачественности.

Надо полагать, что благодаря этому *создается возможность передачи генетической информации не только через последовательную смену поколений* в течение сезона размножения, *но и непосредственно от первого поколения одного года рождения к первому поколению следующего года.*

Из рис. 8 видно, что основную долю в группировке перезимовавших в условиях Урала всегда составляют особи *III* и *IV* когорт; пятая когорта этого вида обычно самая малочисленная (ее представители после перезимовки встречаются в популяции не каждый год).

Кроме того, показана чрезвычайная разнородность отдельных когорт по происхождению (см. рис. 8), так как «родителями»

одной когорты являются особи сразу из нескольких когорт, относящихся, как правило, к разным поколениям (Шварц, и др., 1964б). Степень этой разнородности существенно колеблется по годам. Проиллюстрируем это примерами.

В 1977 г. на фоне благоприятной экологической обстановки отмечался пик численности. Сеголетки первых трех когорт активно размножались, т. е. присутствовала 3 ФФГ. Кроме первого поколения (дети перезимовавших), в популяции имеется и второе поколение (дети сеголеток — внуки перезимовавших). Популяция этого года очень разнородна: первая и вторая когорты сеголеток — потомки пяти когорт перезимовавших, третья и четвертая когорты — потомки пяти когорт перезимовавших и двух когорт сеголеток (семи когорт), пятая когорта — в основном уже потомки *I, II* и *III* когорт сеголеток.

Сезон размножения 1975 г. характеризовался сильнейшей засухой; все четыре появившиеся когорты сеголеток составляли лишь 2 ФФГ (ни одна особь из когорт сеголеток не размножалась), являясь одним — первым поколением (дети только перезимовавших).

Разнокачественность сеголеток могла определяться лишь разнородностью их родителей (перезимовавшими 1974 г. рождения). Другими словами, здесь важно, что даже в редких случаях полного неразмножения сеголеток сами сеголетки могут являться потомками пяти когорт (уже имеющихся в группировке перезимовавших).

Можно заключить, что имеющаяся разнородность 1 ФФГ является своеобразным «буфером», наличие которого особенно важно в необычных условиях, когда сеголетки размножаются слабо или не размножаются совсем. *Разнородность группировки перезимовавших есть мощный резерв поддержания разнокачественности популяции.*

Особенности возрастной структуры 1 ФФГ определяются (формируются) в предшествующий сезон размножения. Причем соотношение когорт в течение осенне-зимне-весеннего периода, несмотря на смертность, существенно не меняется (т. е. процентное соотношение к лету обычно остается таким же, каким оно было после окончания размножения в прошлом году). Например, в октябре 1976 г. соотношение когорт было следующим (в %): *I* и *II* —13,6, *III* и *IV* — 68,2, *V* — 18,2; к маю 1977 г. оно стало соответственно 13,7; 70,1 и 16,2 (см. рис. 8). Таким образом, неизбежный «отход» особей в этот период происходил при сохранении численной пропорциональности соотношения когорт, т. е. по крайней мере на уровне когорт не наблюдается избирательной элиминации. Это также является свидетельством того, что все особи зимующих когорт, входящие в функциональную группировку (2 ФФГ→ 1 ФФГ), являются равноценными не только по выполняемым ими функциям, но и физиологически.

Само соотношение когорт 1 ФФГ является отпечатком (следствием) экологических условий (их особенностей) предшествую-

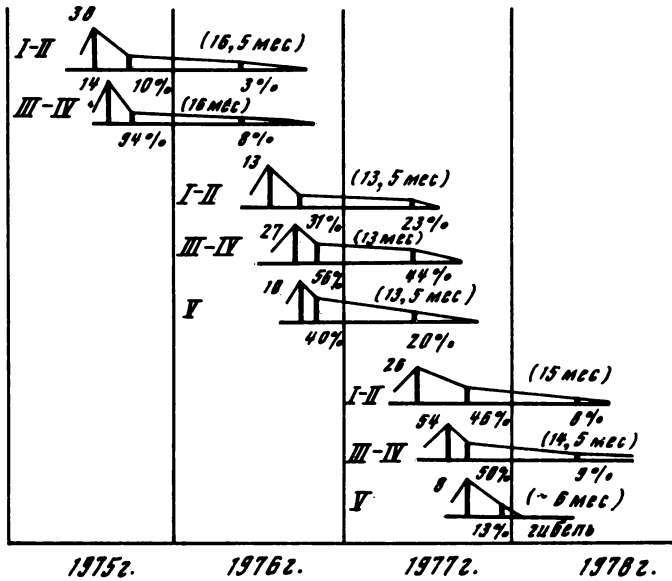

Рис. 10. Динамика некоторых популяционных параметров, связанных с возрастной структурой (меченые животные)

I—IV — когорты; цифры в скобках — продолжительность жизни когорт, которая соответствует протяженности горизонтального участка; цифры перед первыми вертикальными отрезками — максимальное число особей данной когорты (принято за 100%, пересчет на 1 га). Последующее сокращение численности когорт отражено в процентах

щего сезона размножения, определивших формирование конкретной возрастной структуры.

Выявлена важная закономерность, касающаяся продолжительности жизни зимующих когорт (2 ФФГ → 1 ФФГ). Отмечена хронографическая специфичность продолжительности жизни зимующих группировок и всех входящих в нее когорт. Продолжительность их жизни практически не различается между отдельными когортами, несмотря на разные сроки их рождения (рис. 10). Межгодовые различия весьма значительны. Так, например, когорты рождения 1975 г. прожили: *I, II* — 16,5 мес, *III, IV* — 16 мес; 1976 г.: *I, II* — 13,5 мес, *III, IV* — 13 мес, *V* — 13,5 мес; 1977 г.: *I, II* — 15 мес, *III, IV* — 14,5 мес, *V* — погибла.

Как видно из приводимых данных, зверьки разных сроков рождения, во-первых, элиминируют примерно в одном календарном возрасте, но в разные сроки («отход» когорт просходит последовательно, соответственно разнице в сроках их рождения, см. рис. 8, 9) и, во-вторых, продолжительность их жизни весьма заметно различается для особей, родившихся в разные годы.

Межгодовые и внутригодовые различия по степени выживаемости (смертности) когорт одного года рождения. Установлено, что степень выживаемости особей отдельных когорт 2 ФФГ→ 1 ФФГ одного года рождения близка между собой (см. рис. 9).

Межгодовые различия по выживаемости значительны. Так, например, различная степень элиминации отмечалась в весенне-зимне-осенний период 1975/76 и 1976/77 гг. На рис. 9 показано, что в 1976 г. к весне выжило от *I* и *II* когорт 3%, от *III* и *IV* —7%, а в 1977 г.— 23 и 44% соответственно. Равновероятны два предположения, которые могут служить объяснением этого факта. Если считать, что жизненность особей, слагающих каждую конкретную зимующую группировку, одинакова, то интенсивность элиминации будет определяться силой воздействия осенне-зимне-весенних условий среды. С другой стороны, при одинаковой жизненности особей, слагающих зимующую группировку данного года, между группировками разных лет может быть существенная разница по этому показателю. В этом случае и при одинаковой степени воздействия условий среды разных лет будет отмечаться разный уровень элиминации. Отловы грызунов давилками на контрольных участках и анализ с применением гепатосупраренального коэффициента (Корнеев, Карпов, 1978) подтвердили описанные выше закономерности (Оленев, 1988).

Таким образом, полученные в результате мечения материалы позволили высказать предположение о специфичности животных каждого года рождения.

Связь особенностей внутрипопуляционной структуры, численности популяции с точки зрения соответствия (сообразности) сформировавшейся возрастной структуры условиям среды. В 1975 г. отмечались дефицит влаги (сильная засуха), экстремальные условия во всех типах биотопов (Оленев, 1981). Осадков выпало менее трети от нормы. Для лесной зоны это явление чрезвычайно редкое.

Весна в этом году началась на месяц раньше обычного, уже в конце февраля у грызунов наблюдалось увеличение массы тела, в марте было отмечено увеличение семенников, а с конца апреля начался массовый выход молодняка. Дальнейший ход размножения был совершенно необычным. Уже в конце июля размножение перезимовавших прекратилось, а сеголетки (во всех типах биотопов) вообще не участвовали в размножении в течение всего сезона. Укажем попутно, что дифференцированное воздействие засухи на зимовавших и сеголеток, но для засушливых районов, неоднократно отмечалось рядом исследователей (Поляков, 1950; Гладкина, Мейер, 1963; и др.).

Произошло заметное упрощение возрастной структуры популяции: все четыре появившиеся когорты были представлены молодыми, родившимися только от перезимовавших особей, т. е. одним первым поколением. Все когорты этого вида вошли во 2 ФФГ, и полностью отсутствовала 3 ФФГ, т. е. в этих условиях был реализован один тип онтогенетического развития.

В условиях засухи выжило около 7% сеголеток от максимума (численность на максимуме была равна 42 особи/га (см. рис. 8).

Насколько сформировавшаяся структура соответствовала сложившимся условиям среды и насколько она была целесообразной

для популяции во время засухи и в последующий восстановительный период? В крайне неблагоприятных условиях для жизни животных адаптация происходила за счет внутрипопуляционных перестроек и физиологических механизмов, результатом которых явилось значительное упрощение возрастной структуры и максимальное снижение энерготрат (за счет прекращения роста, задержки полового созревания и снижения обмена) (Оленев, 1981а). Задача свелась к сохранению выжившего молодняка, а не к увеличению численности (размножаясь, сеголетки могли не выжить и не дать потомства, так как размножение потребовало бы дополнительных энерготрат, которые могли оказаться невосполнимыми в сложившихся условиях).

Отсутствие 3 ФФГ (размножающихся сеголеток) в условиях засухи наилучшим образом соответствовало стоящей перед популяцией задаче — сохранению уже имеющегося молодняка.

Все это свидетельствует о том, что упрощенная возрастная структура, которая явилась своеобразным итогом адаптации популяции к экстремальным условиям, в сложившейся обстановке была для популяции наиболее целесообразна. Несмотря на интенсивную гибель в разгар засухи, в следующем, 1976 г. популяция успешно восстановила свою численность.

1976 год по погодным условиям (в том числе и по количеству осадков) близок к норме. Популяция после депрессии. Все перезимовавшие родились в особых условиях — условиях засухи, последствия этого начали проявляться весной 1976 г. Уже после схода снега (начало апреля), когда вес зверьков был около 20 г, вес семенников 200—300 мг, матка у самок была увеличена, беременные самки все еще не встречались. Первая самка (беременная) была отловлена лишь во второй половине мая.

Аналогичное явление — «эффект последствия» — ранее отмечалось в литературе у животных аридных районов. Известно, что воздействие неблагоприятных условий среды на молодых животных может быть настолько сильным, что вызванные ими изменения сохраняются достаточно длительное время и могут влиять на потомство (Поляков, 1950; Голенищев, 1958; и др.).

Прирост численности в «сухих» биотопах в основном происходил за счет необычно длительного периода размножения перезимовавших самок (5,5 мес против обычных 3,5). Самцы этой группировки исчезли уже в июле. При этом перезимовавшие самки принесли по пяти-шести пометов против обычных четырех, прожив 16 мес вместо обычных 13—14.

В процессе размножения зимовавшие самки скрещивались с зимовавшими самцами лишь до середины лета, после гибели последних они оплодотворялись самцами сеголетками первых когорт (3 ФФГ), т. е. наблюдался возрастной кросс, самки сеголеток первых когорт при этом размножались слабо (см. табл. 9).

Результаты наблюдений некоторых авторов подтверждают положение о том, что возрастной кросс имеет в своей основе повышение жизненности потомства, полученного от родителей раз-

ного возраста (Вахрушев, Волков, 1945; Анорова, 1964; Чельцов-Бебутов, 1965). Появившееся потомство обладало повышенной жизненностью, что подтвердилось низкой осенне-зимне-весенней смертностью и последующим пиком численности в 1977 г. (см. рис. 8, 9). После осеннего отхода зимовать осталось 14,4 особи/га, или 250% к исходной численности. Во «влажных» биотопах в отличие от «сухих» наряду с размножением перезимовавших самцов и самок довольно активно размножались и сеголетки *I* и *II* когорт (см. табл. 9). В обоих типах биотопов зимовать ушли представители когорт пяти сеголеток.

В определенной мере эти явления можно расценивать как адаптации популяционного уровня, направленные на реализацию возможностей роста численности популяции после депрессии.

1977 год — пик численности. Животные 1 ФФГ достаточно разнородны (имелись представители всех пяти когорт рождения 1976 г.), основную долю (70%) составляли *III* и *IV* когорты (в 1976 г.— 50%). Из рис. 9 видно, что самцы и самки этой группировки после созревания имели большой вес тела — 33,7 г (в другие годы наших исследований вес тела самцов в среднем варьировал от 23 до 26 г, самок — от 25 до 27 г.). В этом году отмечалась и самая короткая продолжительность жизни отдельных когорт рождения 1976 г.— 13—13,5 мес (см. рис. 9). Популяция восполнялась в основном за счет активного размножения сеголеток (3 ФФГ). Отмечено наибольшее число размножающихся когорт — *I, II, III* во «влажных» и *I, II*, часть *III* в «сухих» биотопах вошли в 3 ФФГ (см. табл. 9). В последующий осенне-зимне-весенний период популяцию составляли потомки семи когорт. В этом году закончился популяционный цикл (максимальная плотность была более 50 особей/га).

Возрастная структура популяции в последующие годы также имела свои особенности как в разных биотопах, так и по годам.

Результаты исследований на примере этих лет позволяют прийти к заключению и о существенной *биотопической изменчивости структуры и численности* популяции рыжих полевок. Наблюдения показали, что в разных экологических условиях сезонов разных лет «преимущество» могут получать различные биотопические группировки и, следовательно, группировки с разной возрастной структурой. Например, в период интенсивного снеготаяния значительная часть «влажных» биотопов может оказаться затопленной, как это наблюдалось в 1978 г., когда паводок был не слишком интенсивным, но и при этом часть особей оказалась в неблагоприятных условиях и не смогла эмигрировать. Или зима 1985/86 г., когда кормовая база за счет обильного урожая черемуховых орешков оказалась настолько благоприятной, что это позволило животным во «влажных» биотопах начать созревание в феврале, а размножаться в марте. Кроме того, в «сухих» рядом находящихся биотопах аналогичного явления не отмечалось. Так, соседствовали биотопические группировки с различной структурой (к лету во влажных биотопах было на одну когорту сеголеток больше).

Создание повышенной численности со своей структурой в одном из типов биотопов служит своеобразным экологическим резервом, который может реализоваться за счет расселения молодняка.

По нашим материалам прослеживается связь *возрастной структуры* и *численности,* причем возрастной структуре, ее функциональной обусловленности отводится ведущее место. Однако связь эта очень сложная. Конкретная структура далеко не всегда жестко определяет конкретную численность. Это видно при сопоставлении структуры популяции в отдельные годы с исходной и итоговой численностью (см. табл. 9). Так, в 1976 г. исходная численность перед началом размножения равнялась 5,7 особи/га, а в 1977 г.— 12,7 особи/га. Разные возрастные структуры во многом определили разные максимумы в середине лета, но в конечном итоге популяция достигла одинаковой осенней плотности (11,4 особи/га). Таким образом, за счет изменения функциональной активности отдельных когорт, выражающейся в ФФГ, популяция может приходить к одному и тому же итогу — относительной стабилизации численности популяции к осени. На формирование итоговой численности накладывается и влияние сезонных факторов среды, увеличивающих или снижающих элиминацию.

Мы отдаем себе отчет, что эти примеры в качестве иллюстрации отражают лишь частный (конкретный) случай роли функциональной структурированности популяции.

Выводы

1. Несколько смежных когорт (их определенная часть), играющих в популяции одинаковую роль и несущих сходную функциональную нагрузку (следствие этого — однородность по большинству морфофизиологических и иных показателей — «специфика генераций» по С. С. Шварцу), выделяются нами в зависимости от выполняемых функций в три физиологические функциональные группировки (ФФГ). На их примере показана реализующаяся в природе возможность двух путей онтогенетического развития: первый путь свойствен основной массе особей весенних когорт (3 ФФГ), второй — основной массе осенних когорт (2 ФФГ).

Итогом их реализации, связанной с изменениями абиотических и биотических факторов среды, являются адаптивные преобразования экологической структуры популяции.

2. Установлено, что 1 ФФГ (перезимовавшие) характеризуется существенно большей разнородностью, чем принято считать. В определенных условиях в группировке присутствует достаточно большая, иногда до 40—50% (обычно 10—30%), доля особей первых когорт.

3. Присутствие особей первых когорт (первое поколение) в этой группировке является экологическим резервом поддержания разнокачественности популяции. Значение их возрастает в годы полного (или почти полного) неразмножения сеголеток, т. е. при отсутствии 3 ФФГ.

4. Соотношение когорт в 1 ФФГ формируется экологическими условиями предшествующего сезона размножения. В дальнейшем структура сохраняется без существенных изменений вплоть до их гибели.

Сложившееся соотношение когорт в течение осенне-зимне-весеннего периода, несмотря на смертность, существенно не меняется.

Неизбежный отход в осенне-зимне-весенний период происходит при сохранении численной пропорциональности соотношения когорт.

5. Продолжительность жизни зимующих когорт одного года рождения практически не различается между отдельными когортами. Межгодовые различия весьма значительны.

Отход когорт происходит последовательно, соответственно разнице в сроках их рождения.

6. Степень выживаемости (гибель) когорт одного года рождения близка между собой. Межгодовые различия по выживаемости значительны.

7. За более чем 10-летний период практически не отмечалось лет с одинаковым ходом динамики численности и возрастной структуры.

8. Явление ранней блокировки полового созревания сеголеток 2 достаточно распространено. Процент участвующих в размножении сеголеток (3 ФФГ) первых когорт колебался в широких пределах (от 75—90% в обычные годы до 0% в экстремальные).

9. Отмечена обратная зависимость между продолжительностью размножения 1 и 3 ФФГ. В год интенсивного размножения сеголеток слабо размножаются зимовавшие, и наоборот.

Прирост численности определяется функциональной активностью 1 и 3 ФФГ.

10. В пределах одной популяции выделены две биотопические группировки (БГ). Отмечены различия динамики численности и структуры в БГ.

В конкретных условиях среды каждой БГ возрастная структура, сформировавшаяся в соответствии с этими условиями, является оптимальной и наиболее целесообразной на данный отрезок времени. В разных экологических условиях сезонов разных лет «преимущество» могут получать разные БГ и, следовательно, разные возрастные структуры, что повышает общие адаптивные возможности популяции.

11. Прослеживается связь возрастной структуры и численности, причем возрастной структуре отводится ведущее место.

Возрастная структура популяции лабильна, изменения ее параметров происходят по типу осцилляций около неких средних величин. Структура взаимодействия между особями и группировками основывается на функциональной разнокачественности особей, разнокачественности по ведущим эколого-физиологическим свойствам и обеспечивает способности популяции сохраняться во времени и в пространстве. Все перечисленное выше характеризует популяцию как целостную динамическую систему, нормой для которой является состояние динамического равновесия.

4. Проблемы экологии растений

Антропогенные воздействия на растительный покров: экологические последствия и мониторинг

Современный растительный покров Земли — результат длительного исторического развития, в ходе которого переплетаются два процесса: филогенез — эволюция видов и филоценогенез — эволюция растительных сообществ.

Филоценогенез сопровождается приспособлением растений к совместному существованию в определенных условиях среды, выработкой состава и структуры растительных сообществ, обеспечивающих более полное использование жизненных ресурсов занимаемых ими биотопов, и в конечном счете формированием относительно устойчивых (климаксовых или близких к ним) растительных сообществ, находящихся в динамическом, нарушаемом равновесии с условиями среды.

С. С. Шварц (1973а,б) подчеркивал, что любая трудовая деятельность общества оказывает и будет оказывать на природу все более сильное воздействие даже при соблюдении всех возможных мер предосторожности. Интенсивным преобразованиям подвергается, в частности, и растительный покров Земли. Этот процесс невозможно приостановить, но можно ослабить его действие, предотвратить некоторые его нежелательные последствия. В связи с этим приобретают большое значение изучение закономерностей антропогенных изменений и разработка научных основ мониторинга растительного покрова.

Формы проявления воздействия человека на растительность

Человек с момента его появления на Земле оказывал и продолжает оказывать все нарастающее влияние на процесс формирования растительного покрова. Homo sapiens появился около 40 тыс. лет назад, причем первые 30 тыс. лет он занимался главным образом охотой и рыболовством (Ebeling, 1976). Первой формой воздействия человека на растительность было собирательство — сбор корней, корневищ, клубней, луковиц, плодов и семян диких растений

(Жуковский, 1964). Когда человек научился добывать огонь, главным фактором антропогенного воздействия на растительный покров стали стихийно или преднамеренно возникающие пожары (палы). В палеолите человек еще не мог значительно влиять на естественные экосистемы. Более существенные воздействия начались в неолите — в период так называемой неолитической революции, происшедшей около 10 тыс. лет назад, когда осуществился переход от охоты и рыболовства к скотоводству и земледелию (Ebeling, 1976). Возникнув в условиях горных долин и плато субтропической и отчасти тропической зон (Жуковский, 1964; Вавилов, 1967), земледелие затем распространилось и в умеренные зоны земного шара.

Переход от охоты и рыболовства к сельскому хозяйству знаменовал собой крупнейший шаг вперед в истории человечества. Исследованиями археологов и палинологов (Iversen, 1949, 1956) установлено, что на территории Дании в неолите первобытные люди в ряде мест вырубали с помощью каменных топоров первичные смешанные широколиственные леса с дубом, превращая эти угодья в пашни и пастбища. Пыльцевые диаграммы фиксируют в это время на расчищенных местах резкое уменьшение пыльцы древесных, увеличение пыльцы травянистых растений, появление культивируемых зерновых, а также сорняков, в том числе видов, хорошо переносящих вытаптывание (подорожник и др.). Эти же диаграммы указывают, что образовавшиеся открытые пространства вскоре начинали заселяться березой, осиной и ивой. Присутствие березы расценивается как доказательство того, что первобытные люди использовали огонь в качестве вспомогательного средства для расчистки лесов, так как на богатых почвах береза сменяет дуб и другие широколиственные деревья только после пожаров. Судя по составу пыльцы травянистых растений, здесь в это время преобладали злаки, Trifolium repens, Rumex acetosella и другие луговые и пастбищные травы. По-видимому, на расчищенных местах были широко распространены злаковые луга, используемые как пастбища, в сочетании с молодыми низкорослыми лесами из березы и лещины. Позднее на расчищенных местах вновь формировался высокоствольный лес; дуб в нем приобретал бóльшее господство, чем в исходном типе смешанного широколиственного лéса, а роль липы и вяза несколько уменьшалась. По-видимому, первобытные люди вырубали, расчищали и выжигали леса на обширных пространствах, создавая на их месте небольшие посевы зерновых, а остальную площадь использовали как пастбища. Однако такая «колонизация» продолжалась обычно не более 50 лет; когда лес восстанавливался, люди переселялись на другое удобное место и там расчищали новый нетронутый участок леса. Согласно археологическим и палеоботаническим данным, первобытные люди, жившие в позднем неолите на берегах Невшательского озера (территория современной Швейцарии), вырубали леса для построек и топлива, расчищали их под пашни и пастбища. Обычным культивируемым растением тогда был Linum usitatitis-

simum. Уничтожение лесов на склонах благоприятствовало экспансии Corylus avellana, формированию суходольных лугов, расширению площади зарослей Prinus spinosa (Baudais-Lundstrom, 1978).

В 1952—1954 гг. два датских археолога вместе с двумя профессиональными лесорубами, пользуясь моделями неолитических каменных топоров, успешно провели эксперимент, имитирующий расчистку лесов первобытными людьми. Оказалось, что после необходимой тренировки человек с помощью каменного топора легко срубает одно дерево толщиной более 30 см за 30 мин (Iversen, 1956).

Результаты археологических и палинологических исследований в центральной части Русской равнины, в районе Пскова (Гуман, 1978), свидетельствуют о том, что в неолите растительность нарушенных местообитаний была сложена в основном рудеральными сорняками. В эпоху бронзы по мере развития животноводства получили распространение наряду с рудеральными пасквальные сорняки. Сегетальные сорняки появились в эпоху, когда эта территория заселилась славянскими племенами, занимавшимися земледелием. В конце субатлантического периода господство темнохвойных лесов здесь сменилось преобладанием сосняков и березняков. Это было вызвано не столько климатическими изменениями, сколько вмешательством человека: коренные леса были почти полностью уничтожены под распашку, сосняки остались на местах, не удобных для пашни, а березняки распространились как вторичные леса.

На территории Чехословакии в бургвальский период (VIII—X вв. н. э.) практически уже существовали все типы синантропных растительных сообществ, характерных для современной нам эпохи (Opravil, 1978).

Первобытный человек влиял лишь на растительный и животный компоненты биосферы. Затем пришли цивилизации, способные изменять педосферу, обрабатывая почву, и внедряться в литосферу, добывая из глубин земной коры полезные ископаемые. Особенно сильно возросли антропогенные воздействия в последнее время, в эпоху научно-технической революции. Современное общество использует и в то же время загрязняет не только биосферу и педосферу, но и гидросферу и атмосферу. Ноосфера — сфера разума — расширяется, нанося удар за ударом биосфере, ее породившей.

Можно согласиться с Барро (Barrau, 1978), что ботаники, которые говорят о «девственных» тропических лесах — фитоценозах, оставшихся от «золотого века» не тронутой человеком растительности, не принимают во внимание или по меньшей мере недооценивают длительное воздействие аборигенных племен на естественную растительность (правда, иронически замечает тот же автор, европейцы далеко не всегда считали представителей этих племен людьми). Это в равной степени относится к бореальным лесам, а также ко многим другим типам растительности умеренной зоны.

Сейчас уже почти нет экосистем и растительных сообществ, не испытавших на себе антропогенных влияний. Однако степень воздействия на них человека, степень их изменения под этим воздействием различны. По этому признаку можно различать, согласно Вестхофу (Westhoff, 1952), следующие категории экосистем и растительных сообществ: естественные (натуральные), почти естественные (квазинатуральные), полуестественные (семинатуральные) и культивированные. Маарел (Maarel van der, 1975) обращает внимание на то, что экосистемы, которые мы привыкли считать естественными и предлагаем охранять в национальных парках, заповедниках и других резерватах, фактически не являются таковыми (поскольку они затронуты влиянием человека); он предлагает их называть «естественными, сформировавшимися при участии человека экосистемами» (man-made natural ecosystems).

По характеру и продуктивности угодий суша Земли подразделяется по крайней мере на четыре большие категории: леса, пастбища (степи, луга и другие угодья, где пасут скот), сельскохозяйственные культуры и пустыни (Duvigneaud, Tanghe, 1967).

Леса занимают 28% поверхности суши. Это преимущественно почти естественные сообщества, продуцирующие в среднем 5 т сухого органического вещества на 1 га в год. Эксплуатируются слабо: половина лесов земного шара не освоена и не используется.

Пастбища занимают 17% суши, это полуестественные сообщества, на их территории преобладают злаковники. Продуктивность низкая — от 0,3 до 1,5 т органического вещества на 1 га в год.

Культуры занимают 10% суши, это культивированные сообщества. Хотя в Европе продуктивность некоторых культур превосходит 10 т на 1 га в год, в среднем их продуктивность равна 3 т сухого органического вещества на 1 га в год.

Пустыни (включая ледяные пустыни Гренландии и Антарктиды, холодные высокогорные пустыни, индустриальные пустыни) покрывают 45% суши. Сюда относятся естественные и полуестественные сообщества с крайне низкой продуктивностью или совсем бесплодные участки суши. Средняя годовая продукция равна 0,2 т сухого вещества на 1 га в год.

Многообразные проявления антропогенных воздействий на растительный покров сводятся к трем основным формам.

1. Полное уничтожение растительного покрова. В ряде мест (жилые здания, постройки, промышленные сооружения, железные и грунтовые дороги, аэродромы и т. п.) уничтожение растительности сопровождается исключением из биосферы части ее продуцирующего растительного компонента, выполняющего важную функцию синтеза органического вещества и регулирования газового состава атмосферы.

2. Создание культурных фитоценозов на месте естественной растительности. Это те случаи, когда человек, уничтожая естественную растительность, создает на ее месте сельскохозяйственные культуры (сообщества возделываемых растений рациональной

структуры и состава, высокой продуктивности), сады, парки, защитные полосы (полезащитные, снегозадерживающие вдоль железных дорог и т. п.), закрепляющие покровы по берегам рек, на склонах оврагов, газоны на спортивных площадках и т. п. Замена естественных растительных сообществ культурными не оказывает столь отрицательного влияния на вещественный баланс биосферы по сравнению с полным уничтожением растительного покрова, поскольку культурные сообщества, подобно естественным, в какой-то степени выполняют функцию продуцирования органического вещества и регулирования газового состава атмосферы.

3. Синантропизация естественного растительного покрова — постепенное изменение состава и структуры растительности под давлением антропогенных факторов.

Последствия полного уничтожения растительного покрова настолько очевидны, что нет необходимости их подробно рассматривать, поэтому основное внимание здесь будет уделено двум аспектам антропогенных воздействий — синантропизации растительного покрова и вероятному соотношению между культурной растительностью и растительностью, близкой к естественной, в предвидимом будущем.

Синантропизация растительного покрова

Изучение синантропизации растительного покрова привлекает внимание ученых во многих странах (Австрия, Бельгия, Нидерланды, ФРГ, Чехословакия, США, СССР и др.). Наиболее целеустремленно и организованно такие исследования проводятся в Польше, где этому вопросу было посвящено несколько специальных симпозиумов.

В свете результатов исследований, выполненных в течение последних десятилетий, более ясно вырисовываются характерные черты этого процесса, иногда мало заметного, но приводящего к весьма существенным последствиям.

Обеднение видового состава флоры земного шара в целом и флор отдельных районов. На нашей планете произрастает около 240 тыс. видов цветковых растений. Из них приблизительно 50 тыс. видов населяют северную умеренную зону (включая Северную и Центральную Мексику, Северную Африку и Гималаи), по меньшей мере 15 тыс. видов — Австралию и Новую Зеландию, около 10 тыс. видов — Капскую область Южной Африки с прилегающими аридными районами и примерно 10 тыс. видов — умеренную часть Южной Америки. Остальные 155 тыс. видов — тропические в широком смысле этого слова; из их числа 30 тыс. обитают в тропических и семиаридных районах Африки, включая Мадагаскар, 35 тыс.— в тропической Азии, включая Новую Гвинею и тропическую часть Австралии, и 90 тыс.— в Южной, Центральной Америке и в тропической части Северной Америки (Raven, 1976).

По данным FAO, в тропиках вырубается около 10 млн га тропи-

ческих лесов в год, т. е. приблизительно 28 тыс. га в 1 сут. Взамен вырубленных лесов в большинстве случаев создаются культурные насаждения (плантации риса, кофейного дерева, сахарного тростника, кукурузы и т. п.). Специалисты считают, что в течение ближайших 25 лет в тропиках не останется ненарушенных лесов низин, за исключением небольших резерватов. В связи с этим из 150 тыс. видов цветковых растений в тропиках к концу текущего столетия 50 тыс. видов окажутся в угрожаемом состоянии или вымрут, причем наиболее значительные потери ожидаются в странах Латинской Америки.

Во внетропических областях земного шара из 85 тыс. видов цветковых растений от 4,5 до 6 тыс. видов находятся в угрожаемом состоянии, от 750 до 1,5 тыс. видов — на грани исчезновения (Raven, 1976). Особенно значительно число находящихся под угрозой исчезновения и исчезающих видов в районах средиземноморского климата, где насчитывается по меньшей мере 12 тыс. эндемиков. Только в одном Капском флористическом районе имеется около 1,5 тыс. видов, находящихся под угрозой исчезновения.

Более подробные данные по этому вопросу мы имеем по Европе. В Великобритании с момента начала флористических исследований (приблизительно с 1600 г.) вымерло 20 видов, что составляет 1,3% флоры, насчитывающей около 1,5 тыс. видов сосудистых растений. В среднем каждые 18 лет здесь вымирал один вид, а с 1900 г.— каждые 4 года один вид (Perring, 1970).

В Бельгии с 1850 г. вымерло 62 вида, что составляет 4,8% всей флоры, насчитывающей 1,3 тыс. видов. Еще 5% видов находятся под угрозой уничтожения. Среди бриофитов потери особенно велики, они составляют 20% (Delvosalle et al., 1969; Lawalrée, 1971).

В Нидерландах за последние 100 лет вымерло 50 видов сосудистых растений — 3,6% всей флоры, насчитывающей 1,4 тыс. видов. Кроме того, 288 видов находятся под непосредственной угрозой уничтожения, а 95 видов могут исчезнуть в более отдаленном будущем (Westhoff, 1952). За этот же срок вымерло 15% бриофитов и 30% лишайников (Barkman, 1961).

В ФРГ из 2352 видов вымерло 56 видов, что составляет 2,4% (Sukopp, 1974).

В Польше, где флора сосудистых растений насчитывает приблизительно 2300 видов, в некоторых районах потери за последние 100 лет превысили 10%. В целом по этой стране данных о потерях нет, однако ситуация близка к той, которая сложилась в других европейских странах. В ближайшие годы в Польше, по-видимому, вымрут 200—300 видов, а 600—1000 видов окажутся под угрозой вымирания в более отдаленном будущем (Kornás, 1971, 1976).

Тревогу ботаников о судьбе флоры европейских стран отражает недавно опубликованный предварительный список эндемичных и находящихся под угрозой исчезновения видов растений (A preliminary..., 1975).

В СССР произрастает около 18 тыс. видов сосудистых растений. Полные данные о флористических потерях не опубликованы. Ука-

зывается лишь, что некоторые виды, например Tulipa boettgeri, Populus cataracti (эндемики Средней Азии) и Scilla scilloides (эндемик Дальнего Востока), вымерли, а другие, например среднеазиатские эндемики Allium caespitosa, Dipcadi turkestanicum, Thesium minkvitzianum, Stroganovia sagittata, Salvia baldshuanica и западнокавказский эндемик Veronica denudata, по-видимому, вымерли, поскольку их произрастание в последние десятилетия не было подтверждено. 637 видов требуют первоочередной охраны, а в целом по стране или отдельным ее частям в той или иной мере нуждается в охране не менее 4 тыс. видов, т. е. примерно пятая часть всего состава флоры (Красная книга, 1975). В опубликованную в 1978 г. Красную книгу СССР вошло 444 вида сосудистых растений, требующих специальной охраны.

На территории БССР за последние 100 лет вымерло 70 видов сосудистых растений, или около 5% флоры (Козловская, Парфенов, 1972). Не удается найти виды, собиравшиеся ботаниками в гербарии еще в начале XX в.

Для ЭССР нет данных по сосудистым растениям, но сообщается о вымирании 15 видов лишайников, что составляет около 20% лихенофлоры республики (Трасс, 1978).

Особенно быстро вымирают редкие растения, в том числе эндемики, а также малые популяции видов, находящиеся в удалении от основного ареала или на границе ареала. Так, в Северном Казахстане, по наблюдениям автора, бесследно исчезли Chamaedaphne calyculata, Ledum palustre, Andromeda polifolia и Calluna vulgaris, гербаризировавшиеся ботаниками в начале XX в. На Южном Урале вымер реликтовый вид Galium paradoxum в единственном изолированном местонахождении на горе Жукова Шишка (Горчаковский, 1969), где он произрастал еще в 20-х годах текущего столетия. В высокогорьях Урала в 1975 г. Горчаковскому не удалось обнаружить некоторые редкие виды растений в местах, где их находили ботаники в первые десятилетия текущего столетия.

В урбанизированных районах по сравнению с сельскими фактические потери выше. В Киеве и его окрестностях за последнее время исчезло 26 видов (18% флоры сосудистых растений), в том числе Linnaea borealis, Cypripedium calceolus, Daphne cneorum, Colchicum autumnale, Galanthus nivalis, а 36 видов находятся на грани уничтожения (Чопик, 1972; Котов, 1978). В Западном Берлине (Sukopp, 1971, 1972) потери составляют 12%.

Процесс обеднения флоры детально изучен и документирован в Нидерландах, где еще в 1900 г. было закартировано распространение растений на основе сетки, состоящей из прямоугольных ячеек площадью 20 км^2. В каждой ячейке отмечалось присутствие или отсутствие того или иного вида растений. Такое же картирование было проведено в 1970 г. Сопоставление, сделанное Маарелом (Maarel van der, 1971, 1975), показало, что за 70 лет 50 видов (4%) исчезли совсем, 50 видов (4%) оказались на грани исчезновения (отмечены только в 1—3 ячейках), а 80 видов (6%) стали

очень редкими (отмечены лишь в 4—10 ячейках). Таким образом, доля исчезнувших, исчезающих и очень редких видов растений достигла 14%.

Но предмет озабоченности ботаников составляет не только тотальное обеднение флоры целых стран. Не меньшую тревогу вызывает повсеместное региональное обеднение флоры, снижение видовой насыщенности и видового разнообразия отдельных растительных сообществ. Так, по данным того же Маареля, в Нидерландах за последние 70 лет среднее число видов растений в ячейках площадью 20 км^2 каждая уменьшилось с 250 до 180, т. е. на 30%. Анализ этих данных по эколого-фитоценотическим группам показал, что наиболее существенны потери видового богатства (от 60 до 70%) в категории полуестественных растительных сообществ (сенокосы, пастбища) Европы, которые с устрашающей скоростью теряют свое биотическое разнообразие.

К сожалению, мы еще мало знаем о состоянии популяций редких растений, не имеем точных данных об их численности, структуре, эффективности самовозобновления, устойчивости по отношению к антропогенным воздействиям.

Еще П. Н. Крылов (1891) писал о том, что некоторые ныне живущие виды растений в недалеком будущем могут стать достоянием геологии (точнее, палеоботаники). Помимо «Красных книг», скоро, быть может, придется издавать «Черную книгу флоры земного шара», где в траурной рамке будут помещены изображения и описания растений, еще недавно существовавших, но теперь навсегда исчезнувших с лица нашей планеты.

Основные причины обеднения флоры и вымирания видов растений могут быть сведены к следующим группам.

I. Прямое воздействие. А. Истребление отдельных видов путем заготовки лекарственного сырья; выкапывания и пересадки диких растений в сады; сбора букетов; коллекционирования растений. Б. Воздействие человека на растительные сообщества или некоторые их компоненты путем полного разрушения растительного покрова, создания на его месте домов, дорог, промышленных сооружений, горных выработок, терриконов и т. п.; замены естественного растительного покрова культурными сообществами; вырубки леса; введения в состав естественных растительных сообществ некоторых культивируемых видов; механического повреждения растений на тропах, лыжных трассах, в кемпингах, на спортивных площадках.

II. Косвенное воздействие. Влияние человека на экосистемы и растительные сообщества путем преобразования местообитаний в связи с загрязнением воздуха, воды и почвы токсическими веществами; осушением болот и болотистых лугов; переброской части стока рек из одних бассейнов в другие и созданием водохранилищ; орошением; лесными пожарами и палами; выпасом скота; сенокошением; внесением удобрений в лесные и луговые сообщества; эвтрофизацией почвы и водоемов в связи с подтоком удобрений с соседних сельскохозяйственных полей; сбором ягод и грибов; уплотнением и обогащением почвы азотом в местах, часто посещаемых туристами.

Наиболее существенное обеднение флоры вызывает прямое и косвенное влияние человека на растительные сообщества (IБ и II группы факторов); прямое истребление отдельных видов по сравнению с ним не столь значительно.

Сохранение всей глобальной экосистемы невозможно без сохранения таксономического многообразия ее компонентов (Тахтаджян, 1978). Зеленые растения, как известно, обеспечивают пищей гетеротрофные организмы, включая животных и человека. Трофические связи между автотрофными и гетеротрофными организмами весьма специализированны, поэтому исчезновение с лица Земли того или иного вида растений влечет за собой нарушение сложившихся трофических цепей и вымирание ряда гетеротрофных организмов. Это приводит к упрощению и обеднению всей биоты. Наряду с этим исчезновение многих видов и некоторых родов (опасность угрожает даже маленьким семействам) влечет за собой необратимую эрозию зародышевой плазмы, потерю ценного для человечества генетического материала. Полезные свойства растений еще далеко не раскрыты, и те виды растений, которые еще не используются, могут в будущем оказаться чрезвычайно ценным материалом для селекции, источником лекарственного сырья и т. п., не говоря уже о том, что они занимают определенное место сложившегося равновесия тех или иных экосистем. Поэтому следует признать, что разнообразие видов растений на Земле — основной фактор, контролирующий разнообразие других организмов, а следовательно, и стабильность всей мировой экосистемы.

Эволюционные последствия. Драматические изменения растительного мира, вызванные деятельностью человека, неизбежно оказывают определенное влияние на ход эволюционного процесса. Хотя эволюционные последствия синантропизации малозаметны и обычно ускользают от внимания исследователей, было бы ошибкой недооценивать их значение.

1. Уменьшение генетической разнородности отдельных видов. Виды растений, особенно те из них, которые имеют широкий ареал, обычно представлены большим числом разнообразных форм внутривидового ранга (подвиды, разновидности, аберрации, лузусы, экотипы и т. п.). Кроме того, каждая популяция генетически разнокачественна. Полиморфизм облегчает адаптацию вида к меняющимся условиям среды. В природных популяциях полиморфизм в значительной мере поддерживается естественным отбором; популяции, не обладающие достаточным генным полиморфизмом, обречены на вымирание. Воздействие человека равнозначно отбору на однородность: истребляя и обедняя естественный растительный покров, человек сокращает число и размеры популяций дикорастущих растений, что влечет за собой уменьшение генетического разнообразия видов (Vida, 1978). Замена естественных лесных экосистем лесными культурами привела в некоторых районах к сокращению генетического разнообразия древесных растений более чем в 100 раз. Предвидимые дальнейшие потери могут ускорить вымирание ряда видов растений на фоне меняющихся условий окружающей среды.

2. Раздробление популяций растений и их возрастающая изоляция. В антропогенных ландшафтах доля естественной и полуестественной растительности постепенно уменьшается. Прежде широко распространенные растительные сообщества сокращаются в своих размерах и расчленяются на ряд изолированных фрагментов, или «островов». В соответствии с этим уменьшаются и расчленяются популяции растений; возникающие между ними географические и экологические барьеры создают для мелких популяций обстановку, близкую к той, которая характерна для популяций, существующих на настоящих островах (Kornás, 1976). Уменьшается или полностью исключается возможность дрейфа генов между разобщенными частями прежде обширной популяции или между близкими популяциями. В то же время облегчается дрейф генов внутри популяций. Существование видов растений в форме малых изолированных популяций создает предпосылки для выраженной дивергенции и возникновения серии викарных таксонов внутривидового и даже видового рангов. Но обеднение генетических ресурсов в ходе формирования мелких популяций ограничивает возможность их приспособления к меняющимся условиям среды.

3. Интрогрессивная гибридизация между ранее разобщенными таксонами. Под влиянием антропогенных факторов нередко устраняются географические, экологические или ценотические барьеры между родственными, но ранее изолированными друг от друга таксонами. Это происходит в результате трансформации биотопов, уменьшения экологического разнообразия растительного покрова, нарушения структуры растительных сообществ, подавления конкуренции доминирующих в них видов, массового введения в культуру интродуцентов, нашествия антропофитов, поселения родственных, но прежде географически удаленных таксонов на совершенно новой для них территории. Так, в Англии два вида боярышника — Crataegus laevigata и C. monogyna — первоначально были экологически разобщены: первый произрастал в лесах, а второй — на открытых местах. Многократно повторяющиеся рубки привели к разреживанию древостоев лесов, что спровоцировало инвазию C. monogyna в местообитания, прежде занятые только C. laevigata, и обусловило непосредственный контакт между ними. Появилась масса гибридов между этими видами (Bradshaw, 1953, 1957). В Скандинавии местный подвид Anthyllis vulneraria L. s. l. «растворился» в роях гибридов с введением в культуру другого подвида того же вида (Jalas, 1950). В Польше появились рои гибридов между популяциями эндемичной лиственницы Lalix polonica и введенной в культуру L. europaca; отмечена инфильтрация признаков Centaurea diffusa в местные популяции C. rhenana (Kornas, 1976). В результате интрогрессивной гибридизации, возможности которой значительно расширяются в ходе синантропизации (Jalas, 1961), таксоны с небольшим ареалом, представленные малыми популяциями, могут исчезнуть, «растворившись» в роях гибридов между ними и более широко распространенными видами.

4. Появление эндемиков техногенных субстратов и загрязнен-

ных мест. Человек в результате своей активной деятельности создает совершенно новые субстраты, новые экотопы, которых ранее не было в природе: извлеченные на поверхность глубинные горные породы, отвалы золы, отходы, образующиеся при дроблении, обогащении руды и выплавке металла из руды (шлам, шлак), участки, обогащенные нефтью и нефтепродуктами, загрязненные другими разнообразными отходами промышленных предприятий, нередко с более высокой концентрацией тех или иных элементов, чем это встречается в природе, бытовыми отходами и т. п. Перераспределение глобальных и локальных загрязнений приводит к их концентрации в определенных участках земной поверхности. Появляются и зоны повышенной радиоактивности. Эти новые субстраты заселяются растениями и становятся ареной их микроэволюции.

Некоторые работы посвящены изучению эволюционных механизмов, приводящих к возникновению эдафического эндемизма. В западной части США было проведено исследование экотипической дифференциации 18 видов растений, произрастающих на серпентинитах и субстратах, не содержащих серпентинита. Оказалось, что у девяти видов имеются экотипы, различающиеся по толерантности по отношению к серпентиниту, у шести видов экотипическая дифференциация выражена лишь в слабой степени, а у трех видов совсем не выражена (Kruckeberg, 1969). На отвалах шлака медеплавильных предприятий в Северном Уэлсе и в Ирландии прослежено возникновение толерантных по отношению к меди рас Agrostis tenuis. Выяснилось, что на субстрате, содержащем избыток меди, естественный отбор направлен на возникновение рас, толерантных по отношению к меди, тогда как на субстратах, не обогащенных медью,— против возникновения таких рас (McNeilly, Bradshaw, 1968). Эволюционная выработка толерантности по отношению к различным субстратам может осуществиться в относительно короткий период времени. По мнению Рэйвена (Raven, 1964), в случае появления периферических популяций вида на субстратах, для данного вида необычных, катастрофический отбор и вызванная им реорганизация генотипа могут стать потенциальной силой для возникновения эдафически ограниченного эндемизма.

В местах, где уровень естественной радиоактивности превышает фоновый уровень, возникает генетическое разнообразие, которое может привести к появлению в результате естественного отбора местных эдафических рас растений. Шаклет (Shacklette, 1962, 1964) указывает на богатое разнообразие мутантных клонов Chamaenerion angustifolium и Vaccinium uliginosum из окрестностей Порт-Радия близ Большого Медвежьего озера в Канаде. Мутации, по его мнению, связаны с близким залеганием урановой руды. Этот же автор приводит данные о появлении особой разновидности Chamaenerion angustifolium на отвалах горных выработок близ Нолана на Аляске, на западном склоне хребта Брускв. На океанических островах в местах скопления гуано (птичьего помета) имеются эдафически ограниченные эндемичные виды и расы растений (Ornduff, 1965).

Способность того или иного вида давать начало эндемичным популяциям определяется прежде всего его генетической системой (Mosquin, 1971). Эволюционные механизмы, приводящие к возникновению эдафически ограниченных эндемиков, очень разнообразны. Полиплоидия, нередко имеющая место у некоторых таксонов при поселении их на необычных субстратах, несомненно, ускоряет появление эдафических эндемиков.

Можно предвидеть возникновение в ближайшем будущем многочисленных рас и видов растений на техногенных субстратах и загрязненных биотопах. Формирование таких эдафически ограниченных эндемиков заслуживает специального экспериментального изучения.

Замена коренных растительных сообществ производными и синантропными. Под влиянием деятельности человека почти повсюду коренные (первичные) растительные сообщества сменяются производными (вторичными). В бореальной зоне на большой площади коренные хвойные леса сменились производными мелколиственными (березовыми, осиновыми). Появление и расселение березы на Алтае в рассказах местных жителей (алтайцев) непосредственно связывается с приходом русских, начавших вырубать леса. Степи, там, где они еще не распаханы, в значительной степени утратили свой первоначальный облик, так как они превращены в пастбища. В тропиках площадь саванн значительно увеличилась за счет уничтожения лесов; равновесие между лесом и саванной поддерживается периодическим выжиганием травы в саванне. Расширилась площадь пустынь в результате истребления лесов. Эти антропогенные преобразования растительности в то же время означают замену относительно устойчивых климаксовых или близких к ним сообществ менее устойчивыми сообществами, находящимися на тех или иных стадиях деградации или восстановления.

В случае более сильного разрушения растительных сообществ на их месте формируются разнообразные синантропные группировки (рудеральные, пасквальные и т. п.). В европейских странах (Чехословакия, Польша, ФРГ и др.) синантропные растительные сообщества уже давно стали объектом пристального внимания ботаников.

Замещение эндемичных растений космополитными, стенотопных — эвритопными. Под давлением антропогенных факторов в первую очередь исчезают эндемичные виды. Обычно эндемики узкоспециализированны, приспособлены к произрастанию в строго определенных условиях среды. Многие эндемики существуют в форме малых популяций. Изменение или разрушение занятых ими биотопов приводит к вымиранию таких видов, а освободившиеся экологические ниши заполняются синантропными видами с обширным ареалом (во многих случаях космополитными), имеющими широкий экологический диапазон. Таким образом, замена эндемиков широко распространенными видами в то же время означает замену стенотопных видов эвритопными.

Сказанное можно проиллюстрировать несколькими примерами. На Южном Урале, в Губерлинских горах, издавна разводится особая порода коз, отличающаяся высоким качеством шерсти (эта шерсть используется для изготовления известных оренбургских пуховых платков). В последние годы в связи с увеличением поголовья коз в ряде мест Губерлинского мелкосопочника произошло истощение пастбищ. Наши наблюдения показали, что от выпаса особенно страдают эндемичные растения: Oxytropic spicata, Astragalus helmii, Hedysarum rasumovianum, Dianthus uralensis, D. acicularis, Onosma guberlinensis. Это объясняется тем, что упомянутые эндемики стенотопны, строго связаны с определенными местообитаниями — скалистыми обнажениями, участками каменистых степей, а это — излюбленные пастбища коз, для которых нет недоступных мест. При нарушении таких биотопов на месте уникальных горно-степных и скальных сообществ с эндемичными видами после стравливания формируются сорные пасквальные группировки, в состав которых входят синантропные виды с обширным географическим ареалом и широкой экологической амплитудой.

Другой пример: уральский эндемик Astragalus karelinianus был впервые описан М. Г. Поповым по сборам А. Я. Гордягина с известняковых скал по р. Туре близ Верхотурья. Поблизости в последнее время была создана турбаза. В результате вытаптывания и разведения костров популяция эндемичного вида была уничтожена, классическое местонахождение его утрачено, а на вытоптанных местах в изобилии расселились Urtica dioica, Plantago major и другие синантропные виды — во многих случаях космополиты. Таким образом, в первую очередь происходит уничтожение видов, придающих характерный облик растительному миру отдельных стран, причем постепенно стираются грани между региональными флорами.

Замещение автохтонных элементов аллохтонными. В ходе синантропизации аборигенные, автохтонные растения постепенно заменяются пришлыми, алохтонными. Так, например, на р. Урал, ниже г. Оренбурга, интродуцированный из Северной Америки Acer negundo был введен в культуру вскоре после второй мировой войны. Из лесных культур это древесное растение перекочевало в пойменные леса и, по нашим наблюдениям, стало интенсивно оттеснять Quercus robur, а также Populus alba и P. nigra. Успех нашествия агрессивного интродуцента клена ясенелистного был, по-видимому, в значительной степени определен ослаблением позиции дуба в пойменных дубравах, так как режим р. Урал в последние годы изменился в связи с созданием крупного водохранилища и использованием части стока для орошения сельскохозяйственных полей. В этом случае аллохтонный вид — клен ясенелистный — оттесняет автохтонный вид — дуб, но в то же время это есть замена ценного вида малоценным, приводящая к снижению биологической продуктивности растительных сообществ.

В Австралии интродуцированная из Северной Америки Pinus

radiata активно внедряется в естественные сухие жестколистные леса из Eucalyptus macrorhyncha и E. rossii, в результате чего образуется смешанный сосново-эвкалиптовый лес, а в дальнейшем возможно полное оттеснение эвкалиптов сосной (Burdon, Chilvers, 1977).

Конвергенция растительных сообществ. В свое время А. П. Шенников (1929) обратил внимание на конвергенцию растительных сообществ при пастбищном использовании территорий. Он указал на то, что пастьба на плотных почвах — фактор, нивелирующий различия между исходными местообитаниями. Эта нивелировка может зайти так далеко, что при заведомо различных эдафических условиях на месте заведомо различных ассоциаций формируется крайне сходный пастбищный травостой. Теперь мы имеем много данных, подтверждающих это положение. Так, на Урале и в Западной Сибири неумеренный выпас скота приводит к уплотнению почвы, ухудшению аэрации, возрастанию ее кислотности, обеднению, заболачиванию. Это сопровождается формированием на месте самых разнообразных луговых сообществ чрезвычайно однообразных и низкопродуктивных сообществ с доминированием щучки дернистой Deschampsia caespitosa.

Рекреация, получившая особенно сильное развитие в последние десятилетия, также выступает в роли фактора, нивелирующего различия между исходными местообитаниями. Она обусловливает конвергенцию растительных сообществ. Например, в лесах близ Казани независимо от их исходного типа формируются разнотравно-злаковые производные сообщества с доминированием в травостое Agrostis tenuis, Poa angustifolia, P. pratensis, Dactylis glomerata и с участием рудеральных видов. Явление конвергенции растительных сообществ в условиях рекреационного использования территорий отмечали и другие исследователи (Казанская, 1972; Казанская, Калмакарова, 1971; Байдерин, 1978).

В тропиках антропогенные сообщества растений, формирующиеся в местах интенсивного вытаптывания людьми естественной растительности, весьма сходны по составу, в них обычно преобладают лишь немногие виды. В отличие от рудеральных сообществ умеренной зоны они образованы преимущественно тропическими видами. Так, на Коста-Рике интродуцированный африканский злак Pennisetum clandestinum настолько доминирует в антропогенных злаковниках (на футбольных полях, тропах, обочинах дорог и в других вытоптанных местах), интенсивно размножаясь вегетативным путем, что никакой иной вид не может с ним конкурировать. Наряду с ним присутствуют и другие интродуцированные растения (Poa annua, Plantago major, P. hirtebla, Trifolium repens, Sagina sp. sp.), однако они не образуют рудеральных группировок, подобных тем, которые встречаются в Голарктической области. Под влиянием столь специализированных и однотипных антропогенных нарушений, как вытаптывание людьми, повсюду в тропиках, даже в весьма удаленных друг от друга странах, формируются однотипные сообщества, весьма сходные по флористическому со-

ставу и структуре, что свидетельствует о конвергенции тропической растительности (Frenkel, 1972).

По мере деградации естественного растительного покрова и замены его синантропными сообществами различия между растительностью отдельных стран как в тропиках, так и в умеренных зонах земного шара будут все более стираться.

Всеобщее обеднение и унификация растительного мира, уменьшение стабильности и продуктивности растительного покрова. В конечном счете синантропизация приводит к весьма глубоким преобразованиям растительного мира: обеднению генетических ресурсов, постепенному стиранию самобытных, исторически обусловленных региональных черт флоры и растительности, уменьшению флористического богатства и регионального экологического разнообразия растительных сообществ.

Следует иметь в виду, что упрощение флористического состава и унификация растительности неизбежно сопровождаются снижением ее устойчивости по отношению ко всякого рода внешним воздействиям. Чем сложнее и разнообразнее та или иная экосистема, тем больше в ней каналов для перехода энергии из одного трофического уровня в другой, тем больше она содержит информации, тем она стабильнее (Frey, 1966; Tooming, 1972; Eilart, 1976; McNaughton, 1978). Стабильная экосистема имеет достаточное число внутренних и внешних связей, что также определяется ее видовым разнообразием. Упрощение видового состава сложившейся экосистемы неизбежно приводит к снижению ее стабильности.

Как уточняют Холлинг в 1973 г. и Ной-Меир (Noy-Meir, 1974), стабильность экосистем может проявляться в их эластичности (resilience) и стойкости (persistence). Эластичная экосистема легко изменяется под влиянием внешних воздействий, но быстро возвращается к прежней структуре после снятия нагрузок. Стойкая экосистема способна оставаться неизменной или почти неизменной на фоне меняющихся условий среды (конечно, лишь до известного предела). Так, например, гумидные тропические леса отличаются высокой стойкостью, а аридная растительность тропиков — высокой эластичностью (Rapp, 1976).

В пределах определенной территории стабильность экосистем повышается в случае их пространственного разнообразия (Murdock, 1975). Разнообразие экосистем в пространстве обеспечивает сохранение всей биоты, что особенно ярко проявляется в аридных зонах, где количество атмосферных осадков резко изменяется от года к году, а растительность испытала на себе длительное воздействие кочевых племен. Пространственное экологическое разнообразие растительного покрова — необходимое условие его сохранения в меняющихся условиях среды.

Внутреннее и пространственное разнообразие экосистем определяет не только стабильность, но и продуктивность. Экосистемы, более разнообразные по составу компонентов, как правило, более продуктивны. Обеднение флоры, снижение видового богатства растительного компонента экосистем (биогеоценозов), уменьшение

разнообразия растительных сообществ в пространстве влекут за собой не только уменьшение устойчивости растительности, но и снижение первичной биологической продуктивности биосферы, потенциальной возможности использования растительных ресурсов Земли.

Естественная растительность или культурная?

Каким же будет облик растительности будущего? Каким будет соотношение между культурной растительностью и естественной (в широком смысле этого слова, включая почти естественную и полуестественную)?

В настоящее время под культурными сообществами, как уже упоминалось, занято около 10% суши. Вероятно, площадь культурной растительности будет возрастать. При этом возникает вопрос: могут ли культурные сообщества заменить в предвидимом будущем естественную и почти естественную растительность и следует ли стремиться к этому? Необходимо иметь в виду, что естественные растительные сообщества, особенно климаксовые или близкие к ним, обладают большим по сравнению с культивируемыми фитоценозами флористическим и экологическим разнообразием; выработавшимися трофическими цепями; установившейся структурой и высокой продуктивностью; четко выраженной спецификой фитосреды и в связи с этим способностью противостоять внедрению чуждых, не свойственных им растений; относительной стабильностью; способностью к самовозобновлению и способностью противостоять нарушениям и восстанавливаться после нарушений.

Вот несколько примеров, иллюстрирующих неустойчивость культивируемых фитоценозов и поразительную способность естественной и почти естественной растительности к регенерации.

На Ротамстедской экспериментальной станции в Англии был поставлен специальный опыт на заброшенном участке пашни (Broadbalk, Wilderness). Сотрудники станции решили выяснить, что произойдет с посевом пшеницы, если прекратить всякое вмешательство человека: не собирать урожай, не применять никакой агротехники. Для этого участок площадью 0,4 га, на котором ранее в течение 38 лет ежегодно собирали урожай пшеницы, в 1882 г. был отгорожен колючей проволокой, причем последний урожай не был снят. Ни люди, ни скот на участок не допускались; сюда лишь залетали птицы. Через 4 года сорняки вытеснили пшеницу. За ограждением можно было заметить лишь немного чахлых экземпляров этой культуры, но в течение следующих 2 лет и они исчезли. Затем на участке стали появляться кустарники и всходы деревьев. Тогда участок разделили пополам: одну половину оставили нетронутой, другую периодически расчищали от кустарников и подроста деревьев. Впоследствии часть расчищаемой площади отвели под пастбище для овец.

По истечении 80 лет облик заброшенного пшеничного поля коренным образом изменился. На заповедном участке сформировался лес из Quercus robur, Fraxinus excelsior, Acer pseudoplatanus, A. campestre с Crataegus oxyacantha в подлеске. В тенистых местах растет Hedera helix, а на прогалинах — Mercurialis perennis, Rubus fruticosa, Viola sp. sp. Таким образом, на месте заброшенного пшеничного поля спонтанно сформировалась растительность, близкая к характерному для этой территории климаксовому типу широколиственных лесов.

Безлесье соседнего участка поддерживается искусственно, путем периодической расчистки его от кустарников и древесного подроста, в противном случае и он бы покрылся лесом. Часть расчищаемой площади, отведенная под пастбище для овец, быстро покрылась мелкотравной луговой растительностью; в дальнейшем расчистка здесь не потребовалась. Этот опыт очень наглядно демонстрирует как естественные тенденции формирования растительных сообществ, так и могущественное влияние деятельности человека на растительный покров (Горчаковский, 1966).

На Северном Кавказе, в верховьях р. Кубани (Карачаево-Черкесская АО), 400—500 лет назад сосновые леса вплотную подступали к черте первых поселений. Вырубка и расчистка лесов под пастбища, интенсивный выпас скота (лошади, крупный рогатый скот, овцы, козы) привели к смене лесов формацией нагорных ксерофитов, подвергшейся, в свою очередь, пастбищной деградации вплоть до уничтожения почвенного покрова и обнажения коренных пород — пермских красноцветных сланцев. С 1943 г. в некоторых местах хозяйственное использование пастбищ полностью прекратилось. В результате (Дзыбов, 1973 и его личное сообщение) на месте заброшенных пастбищ стал успешно восстанавливаться сосновый лес, минуя стадию мелколиственных древесных растений — осины и березы. В настоящее время деревья сосны (за редким исключением) одного возраста (28—30 лет) распределены в сформировавшемся молодом древостое равномерно, сколько-нибудь больших полян нет. В случае, если антропогенные воздействия и впредь будут незначительными, можно ожидать восстановления в этом горном районе сосновых лесов первоначального облика.

Многим ботаникам и лесоведам известна знаменитая Линдуловская лиственничная роща на Карельском перешейке близ Ленинграда — старинная культура лиственницы, заложенная еще в 1738 г. Она окружена еловыми лесами. После формирования лиственничного древостоя под пологом лиственницы стала постепенно внедряться ель, образовавшая второй ярус и изобилующая в подросте. Возобновление лиственницы под пологом не происходит. В связи с появлением ели прежде разнообразный по видовому составу покров из светолюбивых трав стал обедняться, в нем получили преобладание Vaccinium myrtillus, Oxalis acetosella и другие таежные кустарнички и травы, образовался моховой покров (наблюдения автора). Нетрудно предвидеть, что, после того как отом-

рет поколение вековых лиственниц, здесь сформируется ельник-черничник — климаксовое растительное сообщество в местных условиях.

На юге Франции, близ Монпелье, более 150 лет назад был создан парк. В нем были посажены пинии Pinus pinea и другие декоративные деревья; одновременно были высажены кустарники для формирования подлеска. Вмешательство человека в жизнь парка было прекращено в 1933 г., и в дальнейшем растительность развивалась естественным путем. В течение 30 лет на участке появилось немало спонтанных растений, из них некоторые (Quercus elex, Rhamnus alaternus, Asparagus acutifolius и др.) проявили высокую конкурентную способность. Элементы лесной растительности заняли в парке те места, которые вообще были лишены растительного покрова. Прежде Quercus ilex был представлен всего лишь одним неплодоносящим деревом, теперь его насчитывается 49 экз. разного возраста. Появился ранее отсутствовавший здесь Quercus pubescens. В заброшенный парк часто прилетают птицы, что способствует внедрению орнитохорных видов. Роль спонтанных видов, характерных для лесов окрестностей Монпелье, неуклонно возрастает. В настоящее время растительность парка представляет собой начальную стадию формирования дубового леса из Quercus ilex с рядом свойственных ему кустарников и трав (Phyllirea media, Viburnum tinus, Rhamnum alaternus, Asparagus acutifolius, Carex distachya, Ruscus aculeatus, Rubia peregrina и др.). Этот комплекс очень близок к естественному флористическому комплексу сообществ Quercus elix. Можно предвидеть, что по мере отмирания пинии господство в древесном ярусе приобретет Quercus ilex и здесь сформируется дубовый лес средиземноморского типа, характерный для естественной растительности этого района.

Известны случаи гибели заброшенных полезащитных полос (например, в Оренбургской обл.), созданных в конце 40-х — начале 50-х годов текущего столетия. Хорошо известно, что плодовый сад, оставленный без ухода, гибнет через 10—15 лет.

Можно было бы привести еще много примеров, показывающих, что культурные фитоценозы существуют только при условии постоянного ухода за ними (внесение удобрений, борьба с сорняками, вредителями и т. п.), они требуют огромной затраты средств и сил на поддержание их состава и структуры, не способны противостоять внедрению других видов. Культивируемые растительные сообщества иногда по своей продуктивности превосходят естественные. Пшеничное поле дает больше биомассы, чем целинная степь, на месте которой оно создано, плантации сахарного тростника — больше, чем естественные заросли Phragmitex communis, некоторые лесные культуры — больше, чем естественные леса. Однако эффект высокой продуктивности культивируемых фитоценозов кратковремен, а поддержание такого уровня сопряжено с трудоемкой агротехникой. В большинстве случаев культурные сообщества представлены монокультурами, а последние, как известно, вызывают истощение почвы. Теории создания устойчивых само-

возобновляющихся культурных фитоценозов еще, в сущности, нет.

Если учесть, что продуктивность сельскохозяйственных угодий на основе научных достижений будет неуклонно возрастать, а потенциал почти естественной и полуестественной растительности будет использоваться полнее, едва ли целесообразно чрезмерно увеличивать площадь культур и стремиться к полной замене естественной растительности культурной. Такая замена в предвидимом будущем нецелесообразна и невозможна. Она означала бы замену высокопродуктивных самовозобновляющихся и саморегулирующихся относительно стабильных сообществ разнообразного видового состава, обладающих богатым генетическим фондом и потенциально большим, еще полностью не раскрытым, запасом полезных свойств, моно- или олигокультурами, удовлетворяющими лишь какому-то ограниченному кругу потребностей, обладающими меньшей устойчивостью и лишенными способности к саморегуляции, самовозобновлению и противодействию к внедрению посторонних видов растений. Есть основания полагать, что в изменном человеком ландшафте почти естественные и полуестественные растительные сообщества еще долго будут играть весьма важную роль.

Тревоги и надежды

Современная нам эпоха уже получила название «эра великого истребления». По прогнозу 28 американских ботаников и зоологов (Anon, 1974), из 3—8 млн обитающих на Земле видов растений, животных и микроорганизмов к концу текущего столетия вымрет не менее 1—2 млн видов. Из приблизительно 250 тыс. видов сосудистых растений за этот же срок вымрет или окажется под угрозой уничтожения около 50 тыс. видов.

Над нашей планетой нависает мрачный призрак всеобщего оскудения флоры и растительности, нашествия синантропных видов, упрощения, унификации, снижения продуктивности и устойчивости растительного покрова, уменьшения контраста между растительным миром даже весьма удаленных друг от друга стран.

Охрана растительного мира Земли сводится прежде всего к обеспечению сохранения экологического разнообразия всех региональных комплексов растительных сообществ. Чем больше сохранится биотопов, тем больше шансов для сохранения таксономического разнообразия флоры.

Пришло время перестройки психологических основ отношения человека к природе, к почти естественному растительному покрову. Много говорилось о наступлении человека на природу, «борьбе с природой», о том, что следует, не ожидая от природы милостей, отбирать от нее все то, что необходимо человеку. Создавалось впечатление, что отношение человека к природе подобно стремительной кавалерийской или танковой атаке. Но если уж допускать аналогии, то лучше, как это сделал Вестхоф, сравнить взаимоотно-

шения человека и природы с игрой в шахматы (playing chess with the nature). Особенность ее в том, что каждый ход и его возможные далеко идущие последствия должны быть человеком тщательно продуманы, взвешены, проанализированы; но в то же время для одного из партнеров — человека — одинаково опасен как проигрыш, так и выигрыш, поскольку выигрыш, т. е. ущерб, нанесенный природе, рано или поздно обратится против самого победителя. В этом случае для человека подлинным выигрышем будет ничья. Природа не враг, а союзник; союзников не покоряют. Вероятно, уместнее говорить не о покорении природы, не о победе над природой, а об умелом использовании ее законов, сотворчестве человека и природы.

Культивируемые экосистемы лишь имитируют естественные, но они значительно проще естественных и сохраняют устойчивость лишь постольку и до тех пор, поскольку и пока в них включается деятельность человека, осуществляющего полив, обработку почвы, внесение удобрений, борьбу с сорняками и вредителями и т. п. Если участие человека в функционировании культивированной экосистемы прекращается, она быстро разрушается и гибнет.

Гармоническое сочетание культивируемой растительности с естественными или близкими к ним растительными сообществами наиболее полно отвечает задаче рационального использования растительного покрова и охраны генетических ресурсов биосферы.

При создании культурных фитоценозов (например, в случае рекультивации техногенных пустырей), если имеется возможность выбора между простыми и сложными сообществами, следует отдавать предпочтение сообществам более сложным (более разнообразного видового состава, дифференцированной ярусной структуры).

В ходе продолжающейся научно-технической революции и урбанизации будут возрастать утраты части фитостромы за счет роста городов, промышленных сооружений, транспортных магистралей. Нужно компенсировать эти потери путем повышения продуктивности почти естественной, полуестественной и культурной растительности, создания культивируемых фитоценозов на индустриальных пустырях. Вероятно, возникает необходимость создания зеленых покровов-газонов, а может быть, даже садов на крышах зданий в городах. Нужно взять под контроль процессы замены естественной растительности культурной и синантропной.

В предвидимом будущем неизбежно будут появляться и решаться не только новые проблемы, связанные с созданием искусственных фитоценозов, но и проблемы рационального использования и реконструкции естественного, в той или иной степени измененного человеком растительного покрова.

Перед лицом возрастающей синантропизации растительного покрова возникает необходимость проведения исследований, направленных на разработку следующих взаимосвязанных проблем:

1) закономерности и биологические индикаторы процесса синантропизации растительности;

2) деградация растительных сообществ под давлением антропо-

генных факторов и их регенерация после снятия антропогенных нагрузок;

3) устойчивость растительных сообществ по отношению к антропогенным воздействиям, способы защиты растительного покрова от нежелательных антропогенных изменений;

4) методические основы прогнозирования вероятных изменений растительного покрова при разных антропогенных нагрузках на фоне меняющихся условий среды;

5) теория создания устойчивых самовозобновляющихся культурных фитоценозов, максимально удовлетворяющих потребностям человека с наименьшими затратами на поддержание их стабильности.

Растительный покров нашей планеты во всем его грандиозном и неповторимом великолепии должен быть спасен от оскудения, унификации и гибели. Это благородная задача, требующая всеобщих усилий. Ботаники, более, чем кто-либо, осознающие серьезность, сложность и важность этой проблемы и способные влиять на общественное мнение, призваны активно участвовать в ее решении, в установлении гармоничного взаимоотношения между человеческим обществом и зеленой пленкой Земли — фитостромой.

Основные принципы ботанического мониторинга

Ботанический мониторинг — подсистема мониторинга биосферы. Это постоянная служба слежения за состоянием и уровнем антропогенных изменений растительности, прежде всего в местах ее особенно интенсивного хозяйственного использования. Задача мониторинга состоит в том, чтобы во́время сигнализировать о всех случаях, когда антропогенные нагрузки на растительные сообщества превышают допустимую норму, когда возникает опасность резкого снижения их продуктивности, создается угроза вымирания редких и ценных видов растений. На основании этой информации соответствующие организации и ведомства, занимающиеся использованием растительности, должны принимать срочные меры по изменению режима эксплуатации растительных ресурсов в данном районе, снижению уровня антропогенных нагрузок.

В основу мониторинга можно положить выявление степени различия между реальным (актуальным) состоянием растительности в том или ином месте и потенциальным или близким к нему растительным покровом, представленным системой охраняемых территорий (включая эталонные участки).

В арсенал средств ботанического мониторинга входят дистанционная индикация и визуальные наблюдения с борта искусственных спутников Земли, самолетов и вертолетов, космические и аэроснимки, наземные визуальные наблюдения, наблюдения на постоянных и временных пробных площадях за растительными сообществами и популяциями редких растений, взятие индикационных ботанических проб (тесты), составление различных геоботанических карт, в том числе прогнозных.

Концепция потенциальной естественной растительности

Представление о потенциальной естественной растительности было впервые сформулировано Тюксеном (Tüxen, 1956). Впоследствии эта концепция развивалась и уточнялась другими исследователями. Под потенциальной следует понимать ту растительность, которая может сформироваться в данном месте через определенный промежуток времени в случае полного исключения или значительного ограничения хозяйственного использования. Длительность периода восстановления потенциального растительного покрова зависит от степени нарушения естественной растительности, от климатических, почвенно-грунтовых условий и других факторов среды, а также от продолжительности онтогенеза доминантов основного яруса фитоценозов. Обычно период восстановления длится от 30—50 до 100 лет.

Карты потенциальной растительности в большинстве случаев существенно отличаются от распространенных в СССР карт так называемой восстановленной (доагрикультурной) растительности и тем более от карт климаксовой растительности, создаваемых, например, в США.

На картах восстановленной растительности показан растительный покров, предположительно существовавший на данной территории до начала активного воздействия человека на естественную растительность. Однако изменения условий среды, вызванные как природными, так и антропогенными факторами (распашка земель, создание прудов и крупных водохранилищ, изменение уровня грунтовых вод, заболачивание, осушение болот, интенсивный выпас скота, эрозия почвы и изменения климата, вызванные истреблением лесов, разработка недр) наряду с обеднением генетических ресурсов местной флоры, в большинстве случаев делают невозможным естественное восстановление первозданной растительности на данной территории даже при установлении режима абсолютного заповедания. Так, например, уже не могут восстановиться степи, нацело уничтоженные в ряде равнинных районов европейской части СССР, но показанные на картах восстановленной растительности. Следовательно, карты восстановленной растительности содержат информацию о прошлом этапе в развитии растительного покрова, игнорируя существенные изменения среды, вызванные деятельностью человека.

Что касается климаксовой растительности, то для ее формирования требуются многие сотни и даже тысячи лет, и в современных условиях при усиливающихся антропогенных воздействиях климакс становится практически недостижимым.

В отличие от восстановленной растительности, отражающей утраченное и невозвратимое прошлое, и от климаксовой растительности, отражающей гипотетическое и практически недостижимое будущее, потенциальная растительность — это то, что уже есть или что реально может быть на данной территории при соблюдении на-

учно обоснованных норм охраны и хозяйственного использования, что нужно сохранять или восстанавливать (если исключена альтернатива перевода этих участков растительности в другие категории земель), что может дать природа своими силами или с помощью человека. Потенциальная растительность представлена наиболее продуктивными и наиболее устойчивыми в местных условиях растительными сообществами. Это не только эталон природы, образец того, какой более продуктивный естественный растительный покров может существовать в данном районе, в данном экотопе, но и объект хозяйственного использования. Охрана генофонда и ценофонда растительного мира, всей биосферы возможна лишь в том случае, если во всех крупных природных районах на части поверхности суши будет сохранена естественная растительность.

Карты потенциальной растительности, отражающие реальный экологический потенциал отдельных районов и местообитаний, представляют большую ценность для оценки эффективности использования тех или иных земельных угодий, планирования рационального природопользования, мониторинга растительного покрова и прогнозирования его вероятных изменений.

В настоящее время коллективыми усилиями ряда европейских стран и СССР создается карта растительности Европы в масштабе 1:4 000 000, включая европейскую часть СССР. На карте будет показана естественная растительность, однако в данном масштабе она будет соответствовать потенциальной. Назрела необходимость создания аналогичных карт для азиатской части СССР, советской Средней Азии и Кавказа, а также ряда средне- и крупномасштабных карт потенциальной растительности для отдельных районов страны.

Эталонные участки растительности

Оценка состояния и уровня деградации растительных сообществ проводится в сравнении с участками характерной для данного природного района естественной или почти естественной (квазинатуральной) растительности, мало затронутой воздействием человека.

Наряду со сложившимися категориями охраняемых территорий (биосферные заповедники, обычные заповедники, национальные или природные парки, заказники, памятники природы) необходимо создать и развить сеть эталонных участков растительности. Назначение эталонных участков (генетических резерватов) — характеризовать разнообразие естественных и квазинатуральных растительных сообществ, типичных для данного природного района, служить образцами состава, структуры и продуктивности отдельных типов растительных сообществ, хранилищами генофонда и ценофонда растительного мира, базой для заготовки семян в целях восстановления многовидовых травостоев на месте истощенных пастбищ, восстановления и расширенного воспроизводства исчезающих и особо ценных растительных сообществ. Такие участки

должны быть выделены в отдельных хозяйствах — лесхозах, совхозах, колхозах.

Основные требования, предъявляемые к эталонным участкам, — репрезентативность, флористическое и ценотическое разнообразие, достаточные размеры. Эти участки должны отражать все разнообразие зональных и региональных типов фитоценозов. Необходимо стремиться к возможно большему флористическому богатству эталонных участков, разнообразию входящих в них сообществ. Размеры участков должны быть достаточными для обеспечения целостности экосистем, их стабильности, сохранения генетического и ценотического разнообразия, нормального хода процессов коэволюции.

Кроме того, для целей мониторинга в качестве эталонов могут быть использованы участки растительности в пределах существующей сети охраняемых территорий (заповедников, национальных парков, заказников, памятников природы).

Режим охраны и использования эталонных участков

Эталонные участки могут успешно выполнять свою функцию лишь в том случае, если применительно к ним будет установлен режим охраны и использования, необходимый для поддержания их состава и структуры на исходном уровне.

Простое заповедание, изъятие из хозяйственного пользования во многих случаях не обеспечивают осуществления этой задачи. Это касается прежде всего травяных растительных сообществ (злаковников) — степей и лугов. Знаменитые Оренбургские степи, описанные в трудах П. Палласа, П. И. Рычкова, а позднее Э. А. Эверсманна, С. С. Неуструева и писателя С. Аксакова, представляли собой в прошлом (200—250 лет назад) бескрайние открытые пространства, море волнующегося ковыля, где паслись табуны диких лошадей (тарпанов) и антилоп (сайгаков). В степях водилось множество сурков и других роющих грызунов. Для сохранения плодородия степных пастбищ местные жители-кочевники, занимавшиеся скотоводством, ежегодно весной, а иногда осенью выжигали сухую траву, пуская беглые пожары (палы). Выпас копытных животных, воздействие роющих грызунов, огня были необходимыми условиями поддержания состава и структуры степной растительности.

Наши наблюдения в Оренбургских степях и в степях Зауралья показали, что в тех местах, где воздействие выпаса и огня исключено, происходит коренное изменение степной растительности, здесь активно расселяются кустарники (вишня степная, миндаль карликовый, таволга зверобоелистная, кизильник черноплодный и др.), оттесняющие ковыль, типчак, другие дерновинные злаки, разнотравье. Формирование зарослей кустарников на месте степей приводит к локальному вымиранию многих видов степных растений.

Хомутовская степь, расположенная в 20 км от Азовского моря

(Донецкая область УССР), до Великой Октябрьской социалистической революции находилась в ведении донских казаков и использовалась для выпаса конского молодняка. В степи водилось много роющих грызунов. Однако впоследствии сурок был истреблен, и лишь в 1933 г. его снова завезли из Стрелецкой степи. В 1947 г. Хомутовская степь была объявлена заповедником. Заповедный режим привел к мезофитизации степной растительности, усилению позиции мезофильных злаков, в частности мятлика узколистного и костреца безостого. Теперь там время от времени проводится сенокошение, однако процесс мезофитизации степной растительности полностью приостановить не удалось (Осычнюк и др., 1976).

Сходная ситуация отмечена в луговой степи Центрально-Черноземного биосферного заповедника (Базилевич, Семенюк, 1982). Здесь травостой абсолютно заповедной степи имеет мезофильный облик. Для умеренно выпасаемого пастбища характерно увеличение видового разнообразия травостоя, возрастание роли степных видов. Однако при пастбищной нагрузке выше средней отмечается обеднение состава травостоя.

В пределах бореальной (хвойно-лесной) зоны луговая флора и растительность формировались в условиях речных долин, где безлесье поддерживается более или менее длительным затоплением во время паводков, и на суходолах, где и в доисторическую эпоху среди лесов время от времени спорадически возникали безлесные или покрытые редкостойным лесом поляны (в местах ветровала, бурелома, накопления мощной толщи снега или выхода грунтовых вод), а также в горах близ верхней границы леса, где конкуренция со стороны древесных растений ослаблена. В историческую эпоху площадь суходольных лугов значительно расширилась в результате истребления лесов.

Исключение участков суходольных лугов лесной зоны из хозяйственного использования приводит к их зарастанию кустарниками и лесом, что сопровождается локальным вымиранием представителей луговой флоры. Это можно хорошо проследить на примере Висимского заповедника (Средний Урал), где около 30% флоры высших растений приходится на долю луговых видов. Как показали наблюдения на Малинской биологической станции БИН АН СССР в Московской области (Работнов, 1978), на некосимом лугу из года в год обедняется видовой состав сообществ, в то время как на косимом лугу сохраняется значительное разнообразие злаков и разнотравья, прежний состав доминантов, остается без изменения уровень продуктивности сообществ.

В Хоперском государственном заповеднике исключение заболоченных и настоящих пойменных лугов низкого и среднего уровней из хозяйственного использования повлекло за собой обеднение их видового состава, повышение роли крупностебельных осок и разнотравья, снижение кормовой ценности травостоя. При длительном заповедании происходит заболачивание таких лугов или зарастание их лесом. За последние 35 лет площадь настоящих пойменных лугов в заповеднике сократилась в 1,5 раза; по мнению изучавших

эти луга ботаников, причина такого явления — прекращение сенокошения (Титов и др., 1984).

В результате наблюдений, проведенных на пустынном стационаре в Центральных Каракумах, выяснено, что в условиях заповедного режима растительность пустынного пастбища проходит следующие стадии: I — восстановительный период (7 лет), II — период наибольшей продуктивности (5 лет), III — период начального угнетения (5 лет), IV — период угнетения (после 17 лет охраны). В период угнетения значительно снижается продуктивность пастбища, поверхность почвы уплотняется, синузии мха Tortula desertorum и некоторых лишайников занимают от 45 до 50% поверхности (Нечаева и др., 1979). Это показывает, что умеренный выпас диких или одомашненных животных — необходимое условие поддержания стабильности и продуктивности пустынной растительности: длительное абсолютное заповедание приводит к отрицательным результатам.

Все это убеждает, что абсолютное заповедание эталонных участков не решает проблемы сохранения флоры и растительности степей, лугов и пустынь. Наилучшие результаты могут быть достигнуты в том случае, если на эталонных участках охрана от нежелательных воздействий будет сочетаться с режимом умеренного хозяйственного использования.

Поэтому категорическое требование абсолютного запрета всех форм хозяйственного воздействия на растительность заповедников следует признать неправильным. Тем более этот принцип не применим к эталонным участкам растительности. Догматический подход здесь неуместен. Для эталонных участков необходим режим охраны и использования, соответствующий тем условиям, при которых сформировались и существовали соответствующие типы растительности, растительные формации и их сочетания. Т. А. Работнов и А. А. Насимович (1982) рекомендуют обязательное включение в степные заповедные биогеоценозы копытных животных (лошадей), восстановление ранее существовавшего видового состава грузунов-землероев и их численности, а на заповедных лугах — умеренное сенокошение с внесением фосфорных и калийных удобрений в небольших дозах.

Оценка уровня антропогенной деградации растительности

Мониторинг должен базироваться на удобных и надежных методах оценки состояния растительных сообществ, уровня их антропогенной деградации. В настоящее время такие методы еще недостаточно разработаны. Хадач (Hadac, 1978) использовал показатель доли участия рудеральных видов во флоре одного из районов ЧССР для оценки уровня воздействия человека на естественный растительный покров. Наши исследования показали, что для оценки степени деградации растительных сообществ, особенно травяных, может быть успешно применен критерий доли участия синантропных видов в их составе.

К синантропным следует относить как местные, так и инорайонные растения, позиция которых в составе растительных сообществ усиливается при возрастании антропогенных нагрузок. Наиболее совершенную и детальную классификацию синантропных растений предложил Корнась (Kornás, 1982). Приводим ее с небольшими уточнениями:

М е с т н ы е (апофиты):

А. Постоянно закрепившиеся в созданных или измененных человеком местообитаниях (эуапофиты);

Б. Внедрившиеся временно (эфемерные апофиты);

В. Пришедшие из культур (экиофиты).

П р и ш л ы е (антропофиты):

А. Постоянно закрепившиеся (метафиты):

а) относительно старые иммигранты, ранее 1500 лет до н. э. (археофиты):

— интродуцированные (адвентивные археофиты),

— созданные человеком (антропогенные археофиты),

— выжившие только в созданных человеком местообитаниях (резистентные археофиты);

б) новые пришельцы, после 1500 лет до н. э. (кенофиты).

Б. Не закрепившиеся постоянно (диафиты):

а) внедрившиеся временно (эфемерофиты);

б) пришедшие из культур (эргазиофигофиты)

В сущности, синантропизация — процесс приспособления растительного мира к условиям среды, измененным под влиянием человека. В ходе этого процесса выживают и расселяются виды, наиболее приспособленные к новым, созданным человеком условиям. В большинстве случаев это виды менее продуктивные и ценные, менее желательные для человека.

Так, для луговой и степной растительности, где основным фактором воздействия выступает выпас скота, можно выделить три стадии пастбищной деградации: I стадия соответствует умеренному выпасу, II — интенсивному, III — чрезмерному. В одной из наших предыдущих работ (Абрамчук, Горчаковский, 1980) для оценки степени деградации лугов лесостепного Зауралья были использованы такие показатели, как доля участия синантропных видов в той или иной ассоциации, их обилие по шкале Друде. Установлено, что на I стадии деградации в травостой внедряется небольшое число (1—7) синантропных видов с незначительным обилием (sol.), на II стадии число синантропных видов возрастает (7—23), из которых одни выступают в роли кодоминанта (обилие sp.—cop. $_1$). Для III стадии характерно общее обеднение флористического состава, соответственно некоторое снижение числа синантропных видов (7—11), но выход одного из них на позицию доминанта (обилие cop.$_2$—cop.$_3$). В ходе деградации наблюдается конвергенция луговых сообществ (все их разнообразие сводится к нескольким ассоциациям с господством Deschampsia caespitosa, Trifolium repens, Potentilla anserina) и снижение урожайности.

Подобные закономерности выявлены и в степях Урало-Илекского междуречья (Горчаковский, Рябинина, 1981), где для I стадии пастбищной деградации характерны типчаковые, луковичномятликовые (в смесях с типчаком, ковылем красноватым или разнотравьем) или тырсовые сообщества с 4—8 синантропными видами, встречающимися единично или рассеянно. На III стадии они сменяются флористически крайне бедными и монодоминантными сообществами с господством одного из синантропных видов (Ceratocarpus arenarius, Alyssum desertorum или Kochia prostrata). Урожайность травостоя уменьшается.

Возрастание доли синантропных видов (в показателях их обилия и доли по отношению к общему флористическому составу) выявлено и в ходе деградации реликтовых черноольховников Центрального Казахстана (Горчаковский, Лалаян, 1981).

Однако шкала оценки обилия Друде недостаточно точна, при ее использовании не исключается субъективность оценок. Продолжая исследования в этом направлении, мы попытались в целях совершенствования методики найти более объективные критерии, позволяющие оценить уровень деградации луговых сообществ (Горчаковский, Абрамчук, 1983). Наряду с числом и обилием синантропных видов мы использовали показатель доли их участия в сложении надземной фитомассы. При учете урожайности укосы разбирали не только по агроботаническим группам, но особо выделяли синантропные виды.

Оказалось, что в ходе пастбищной деградации пойменных лугов происходит существенное изменение их флористического состава, структуры, продуктивности, а также доли участия синантропных видов в сложении надземной фитомассы. На I стадии синантропные виды составляют незначительную примесь, встречаются единично или рассеянно, образуя не более 10—15% надземной фитомассы. На II стадии они приобретают господство в травостое, причем на их долю приходится около 50% надземной фитомассы, а на III переходят к абсолютному доминированию (80—90% надземной фитомассы). По мере деградации обедняется флористический состав луговых сообществ (41—46 видов на I стадии, 33—34 на II и 18—23 на III), возрастает число синантропных видов (от 6—9 до 13—14) и процент их участия по отношению к общему видовому составу (от 13 до 78%).

Таким образом, для оценки уровня пастбищной деградации луговых и степных сообществ и отнесения их к той или иной стадии целесообразно использовать показатели доли участия синантропных видов в их составе: общее число синантропных видов; процент синантропных видов по отношению к общему видовому составу; процент фитомассы, образованной синантропными видами, по отношению ко всей надземной фитомассе.

В тундре под влиянием выпаса оленей происходит делихенизация — уменьшение доли лишайников в составе растительных сообществ. Делихенизация сопровождается олуговением тундры

(Андреев, 1983). Этот показатель может быть использован для оценки уровня пастбищной деградации тундр.

Об уровне деградации травяных растительных сообществ можно судить по результатам популяционно-экологического анализа их основных компонентов (возрастная структура и плотность популяций, жизненность особей). Например, отмечено, что в южной полупустыне в сообществах с доминированием Artemisia tjanschanica и A. lercheana относительная численность сенильных особей может служить показателем степени пастбищной деградации (Воронцова, 1967, 1971).

В высокогорных районах в последнее время все большее значение приобретает рекреация (туризм, лыжный спорт, сбор ягод и грибов и т. п.). Прокладка дорог, расширение сети тропинок, вытаптывание, уплотнение снега и почвы, обогащение почвы нитратами влекут за собой подавление жизненности одних видов и активизацию других, изменение растительности, появление в высокогорьях растений, ранее им не свойственных, формирование рудеральных растительных сообществ.

Как показали исследования, проведенные в национальном парке «Скалистые горы» (штат Колорадо, США), в высокогорьях легче всего нарушаются экосистемы, связанные с влажной почвой, затем по степени нарушенности идут экосистемы высокотравных лугов, далее — каменистых пустынь и наконец — торфянистые экосистемы. В результате предложена следующая шкала оценки уровня рекреационных воздействий на растительность (Willard, Marr, 1970):

0— воздействия отсутствуют, растительный покров не тронут;

1— воздействия незначительные, растительный покров на 100% представлен естественным и лишь местами слегка подавлен;

2— экосистемы явно подвергались воздействиям, но растительность на 85—90% представлена естественной;

3— экосистемы явно подверглись изменениям, растительность на 25—85% естественная, нормальное ее развитие отмечается лишь в защищенных местах, жизненность растений ослаблена, почва местами смыта в результате эрозии;

4— экосистемы радикально изменены, естественная растительность составляет 5—25% первоначальной, она исчезла, за исключением некоторых защищенных мест, почвенный горизонт А обнажен на большей площади и эродирован;

5— экосистемы расстроены, растительность составляет 0—5% первоначальной, имеющиеся растения ютятся в очень защищенных местах, или рост растений подавлен, почвенные горизонты В и С обнажены в результате эрозии.

Об уровне деградации высокогорных лесов при их рекреационном использовании можно судить по текущему приросту древостоя (Никодемус, 1982), удобный метод определения которого разработал И. Лиепа (см.: Мауринь и др., 1978).

Интегральным показателем уровня антропогенной деградации

экосистем и растительного покрова высокогорий, по нашим данным, может служить степень снижения актуальной верхней границы леса по отношению к потенциальной. Чем больше разрыв между актуальной и потенциальной границами леса, тем дальше зашла деградация высокогорных экосистем и тем в большей степени выражены отрицательные последствия этого явления (усиление деятельности снежных лавин, эрозия почвы, снижение продуктивности растительных сообществ).

Величину этого показателя можно установить на основе некоторых биометрических и фитохорологических признаков, в том числе по корреляции между высотой деревьев и абсолютной высотой местности, по величине годичного прироста деревьев в высоту, по встречаемости живых деревьев, остатков отмерших деревьев, микрогруппировок лесных трав и кустарничков выше актуальной границы леса. Учитывая большое индикационное значение верхней границы леса, мониторинг должен предусматривать постоянные наблюдения за динамикой этого важного биографического рубежа в горных районах.

Дистанционный мониторинг антропогенных изменений растительности

В последнее время все шире используется изучение природных биологических объектов, в том числе растительности, на расстоянии, с борта самолетов и искусственных спутников Земли. Получение изображения при дистанционных исследованиях природных объектов основывается на регистрации отражаемых или излучаемых различными объектами электромагнитных волн. Отражательная способность растительности неодинакова, она зависит от состава, структуры, продуктивности растительных сообществ, их сезонного состояния. Для получения видеоинформации используются фотографические системы, магнитные ленты, телевизионные системы.

Дистанционные приемники лучистой энергии разделяются на активные и пассивные. Пассивные приемники фиксируют электромагнитные волны, отражаемые (или излучаемые) природными объектами, активные приемники имеют собственный источник облучения (Харин, 1975, 1980).

Пассивная дистанционная индикация осуществляется в видимой, инфракрасной и микроволновой зонах спектра. Она дает возможность выявить особенности состава, структуры, фенологической ритмики и динамики растительных сообществ, установить степень различия между растительностью охраняемых (эталонных) и интенсивно используемых территорий. Повторные съемки в разные сроки позволяют регистрировать изменения запаса фитомассы (Виноградов, 1982).

В США со спутников типа «Ландсат-2», обращающихся вокруг Земли, получается изображение одной и той же территории через каждые 18 дней, причем снимок сразу же перерабатывается в ка-

ртографическую проекцию. Это дает возможность проводить инвентаризацию пастбищ, оценку их кормовых свойств, выявлять динамику растительных сообществ, а также изменение их продуктивности (Харин, 1980). В системе мониторинга необходимым звеном является подспутниковая аэрофотосъемка.

Наблюдения за продуктивностью пастбищ на больших территориях с помощью искусственных спутников Земли можно проводить на основе оптических вегетационных индексов, полученных путем комбинации показаний спектральных каналов MSS5, MSS6, MSS7. Как выявилось в ходе исследований (Maxwell, 1983), эти каналы чувствительны к изменению фитомассы, но сравнительно малочувствительны к отражательным свойствам почвы и атмосферы. Для оценки запаса зеленой массы растений на пастбищах используется нормализованный вегетационный индекс. Наблюдения проводятся не менее 3 раз в течение сезона роста — поздней весной, в начале и в конце лета. При этом можно также выявить влияние засухи на продуктивность пастбищ, проследив сезонную динамику соотношения между живой (зеленой) и отмершей (бурой) фитомассой. Такая методика дистанционного мониторинга апробирована при изучении пастбищ в штате Колорадо (США) и дала хорошие результаты.

Снимки в инфракрасной части спектра с использованием эмульсии I. R. дают возможность дифференцировать различные растительные формации, а также параметры важнейших факторов среды, с которыми связана динамика растительности (Lebigre, 1983).

Для распознавания растительности и оценки фитомассы еще больший интерес представляет оборудование спутников «Ландсат-4» и «Ландсат-5», специально приспособленное для тематического картографирования (Landsat-D Thematic Mapper). Это оборудование можно использовать не только на спутниках, но и на летательных аппаратах другого типа (самолеты, вертолеты). Обнадеживающие результаты получены на основе применения ручных радиометров такого же типа, улавливающих спектральную радиацию в каналах 3,4 и 5. При этом исследователь стоит на небольшом возвышении и держит принимающую часть аппарата в руках, направляя объектив вертикально вниз, на растительность. Этот метод не только дает колоссальную экономию времени, но и обеспечивает получение более точных данных о запасе и структуре фитомассы, чем в случае использования общепринятой техники укосов (Hardinski et al., 1983).

Наряду с пассивной возможна активная дистанционная индикация. В частности, применяется радиолокационная аэрофотосъемка. При этом с помощью установленной на самолете радиолокационной станции производится импульсное облучение местности по обеим сторонам от линии полета. Отраженные сигналы фиксируются на электронно-лучевой трубке, затем изображение фотографируется на непрерывно движущуюся фотопленку. На

основе этих снимков возможны дешифрирование растительности, оценка ее продуктивности (Харин, 1975, 1980).

В последние годы в арсенал методов дистанционной индикации включено лазерное зондирование. Этот метод основан на исследовании отражения лазерного луча растительным покровом. Пока лазерное зондирование растительности по ее обратному блеску использовалось только для оценки некоторых параметров продуктивности сельскохозяйственных культур (Каневский и др., 1983), но, по-видимому, оно может найти применение и для мониторинга сенокосно-пастбищных угодий.

Дистанционная оценка фитомассы с использованием существующего оборудования, по-видимому, уже приблизилась к пределу возможной точности. Однако дальнейшее совершенствование методик и приборов, выявление дополнительных спектральных каналов могут открыть еще большие возможности для получения точной и разнообразной информации о запасе, структуре и динамике фитомассы. Это имеет большое значение для перехода к глобальной оценке экосистем (Klemas, Hardinski, 1983).

Прогнозирование антропогенных изменений растительности

Изменения растительности под влиянием заранее запланированных воздействий человека на экосистемы (создание водохранилищ, переброска части стока рек из одних бассейнов в другие, осушение, орошение и т. п.), а также других последствий человеческой деятельности (промышленные загрязнения, рекреация, выпас скота, сенокошение и т. п.) можно прогнозировать на базе выявленных закономерностей связи отдельных типов растительных сообществ или стадий их деградации с определенными параметрами условий среды, с учетом предвидимого изменения этих параметров в будущем.

При прогнозировании необходимо принимать во внимание неодинаковую устойчивость отдельных типов растительных сообществ к антропогенным воздействиям. Для оценки уровня антропогенных нагрузок на те или иные сообщества можно применять прямые (учет реальных нагрузок, их экспериментальное моделирование) и косвенные (доля участия синантропных видов) методы. Для эталонных и контрольных участков в районах интенсивного использования растительности необходимы геоботанические карты доагрикультурной, актуальной и потенциальной растительности, а также серии прогнозных карт, отражающих вероятный характер растительного покрова, который сформируется через 20—50 лет на данной территории при разных уровнях антропогенных нагрузок (современном, в 2—3 раза превышающем современный, в 5—7 раз превышающем современный). Такие карты, в частности, составлены лабораторией экологии растений и геоботаники Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР для лесостепных районов Предуралья. Прогноз-

ные геоботанические карты служат сигналом тревоги, они предупреждают о реальной опасности катастрофических необратимых изменений растительности при антропогенных нагрузках, превышающих допустимый уровень, о тех потерях, которые возможны в случае несоблюдения оптимального режима использования растительного покрова.

Наблюдения за состоянием популяций редких растений

Изменение окружающей среды под влиянием человека, трансформация местообитаний, разрушение квазинатурального растительного покрова приводят к раздроблению и уменьшению численности популяций растений, вымиранию отдельных видов, общему и локальному обеднению флоры, невосполнимой утрате генетических ресурсов растительного мира. Наиболее уязвимыми элементами региональных флор обычно оказываются эндемичные, реликтовые, а также некоторые полезные растения (декоративные, лекарственные, пищевые).

Для того чтобы своевременно принять меры по спасению редких и исчезающих растений, необходимо знать состояние их популяций. В ряде контрольных пунктов должны быть организованы наблюдения за популяциями наиболее интересных и важных в научном и практическом отношении видов растений. При этом необходимо учитывать плотность, численность популяций, пространственную и возрастную структуру, их динамику, реакцию на антропогенные воздействия. Особенно ценным показателем служит возрастная структура популяций: если она приобретает регрессивный характер, это уже серьезный сигнал тревоги.

Такие наблюдения организованы нами на Урале за популяциями ряда эндемичных астрагалов (Astragalus helmii, A. clerceanus, A. karelinianus, A. kungurensis). В их числе астрагал кунгурский — критически угрожаемый вид, представленный единственной популяцией на обнажениях гипса по р. Сылва. Численность этой популяции колеблется в отдельные годы от 300 до 500 особей; в последние годы Горчаковским и Зуевой отмечена тенденция к сокращению численности.

При оценке состояния популяций редких растений нужно принимать во внимание особенности жизненной стратегии отдельных видов. В свое время Л. Г. Раменский (1938) предложил различать три категории растений: виоленты — виды с высокой конкурентной способностью, создающие особую фитосреду и прочно удерживающие за собой территорию; патиенты — виды, выживающие благодаря своей выносливости; эксплеренты — виды, способные быстро захватывать свободное пространство, но легко оттесняемые другими растениями. Категории жизненных стратегий Грайма (Grime, 1979) близки к категориям Л. Г. Раменского. Исследования показали, что большинство скально-горностепных эндемиков Урала представлено видами, быстро расселяющимися на обнажающемся каменистом субстрате, но не выносящи-

ми конкуренции со стороны других травянистых растений, особенно дерновидных злаков. Поэтому режим умеренного хозяйственного использования мест обитания таких эндемиков более обеспечивает их сохранение, чем режим абсолютного заповедания.

Заключение

В настоящее время антропогенные воздействия приобрели значение решающего фактора в формировании и динамике экосистем. Состояние и динамические тенденции фитоценозов — важнейших компонентов экосистем — невозможно правильно оценить без учета влияния на них человека. Это определяет необходимость детального изучения закономерностей синантропизации растительности, разработки методов оценки уровня антропогенной деградации растительных сообществ. Чтобы взять под контроль процесс деградации растительности, нужно иметь данные о состоянии и антропогенной динамике растительных сообществ в отдельных ботанико-географических районах с тем, чтобы можно было принимать срочные меры по спасению ценностей растительного мира в наиболее критических точках.

Глобальная и региональная службы ботанического мониторинга, детекция стрессов так же необходимы, как и служба слежения за состоянием атмосферного воздуха и континентального водного бассейна. Ботанический мониторинг может быть вневедомственным, осуществляющим контроль за использованием ресурсов растительного мира в масштабе всей страны или крупных регионов, и внутриведомственным, ведущим наблюдения за использованием растительных ресурсов в пределах отдельных хозяйств (лéсхозов, совхозов, колхозов).

Организация наблюдений за состоянием растительного мира — назревшая необходимость. Для осуществления этой задачи в течение ближайшего периода необходимы, во-первых, дальнейшая разработка и совершенствование теоретических и методических основ ботанического мониторинга применительно к отдельным типам растительности и природным регионам, а во-вторых, подготовка кадров специалистов, которые были бы способны осуществлять функцию контроля за состоянием растительного покрова.

5. Вопросы прикладной экологии

Прикладные аспекты теоретического наследия С. С. Шварца

Современные проблемы и перспективы прикладной экологии

Характерная особенность теоретического наследия академика С. С. Шварца — органичное сочетание фундаментальных исследований и разработок с глубокой проработкой их прикладных аспектов. Еще в начале 70-х годов С. С. Шварц откликнулся серией работ на первые признаки обострения угрозы экологического кризиса (Шварц, 1972а-д, 1973а-в, 1974а, б). В этих работах он вышел далеко за рамки господствовавшего в те годы экологического алармизма и обосновал доминирующий в настоящее время конструктивный подход к решению проблем взаимодействия общества и природы, который предполагал разработку экологической теории измененного мира и развитие особого слоя конкретных экологических исследований, направленных на разработку научных основ охраны и рационального использования природных ресурсов в условиях исторически неизбежного роста масштабов антропогенной деятельности.

В 1974 г. в статье «Проблемы экологии человека» С. С. Шварц подчеркивал, что нам нужна наука, которая позволила бы согласовать интересы развития современного общества и его индустриальной основы с поддержанием оптимальной природной среды. Аналогичные представления приобрели статус общепринятых только через 10 лет. В 1984 г. с весьма сходной теоретической конструкцией выступил Барретт (Barrett, 1984) в работе «Прикладная экология: Интегрирующая парадигма на восьмидесятые годы». Весьма примечательно, что основные идеи о сочетании классической экологии растений и животных с наукой об окружающей среде и о взаимодействии общества и природы С. С. Шварц в целостном виде изложил еще в начале 70-х годов.

Принципиальное методологическое значение имеет высказанное С. С. Шварцем (1973а) положение, что теория создания измененного мира может быть разработана с нужной для практики конкретностью только на основе частных исследований. В противном случае наши попытки дать рекомендации, касающиеся

активной охраны биосферы, будут аналогичны работе инженера, стремящегося поддержать оптимальную работу автомобиля на основе общей теории двигателя внутреннего сгорания и считающего себя вправе не знать, как работают карбюратор, коробка скоростей или сцепление.

Взятый XXVII съездом КПСС курс на перестройку и на ускорение социально-экономического развития требует значительной активизации исследований по всему комплексу проблем разработки теоретических и методических вопросов формирования национальной и региональных систем обеспечения экологической безопасности и экологизации природопользования, придания им большей целенаправленности, внутренней целостности. Сами прикладные исследования из вспомогательных и эпизодических трансформировались в один из разделов фундаментальных НИР, проводимых в рамках принятого широкого толкования экологии. Происходит закономерная интеграция теоретических достижений классической экологии растений и животных и накапливаемых в ходе конкретных прикладных исследований эмпирических сведений о реакциях биосистем на те или иные формы антропогенного воздействия.

Ставшие широко известными негативные явления в социально-экономическом и политическом развитии страны в десятилетия культа и последовавшего застоя не могли не повлиять самым катастрофическим образом на общую экологическую ситуацию в стране. Логическим следствием экологического вандализма министерств и ведомств стали катастрофа Арала, трагедия Азовского моря, проблемы Ладоги, Байкала, Северного Причерноморья, Северного Каспия, бассейна Волги, промышленных зон ЕТС, Урала и Сибири. Долгие годы потенциально присущая социалистическому обществу возможность достижения подлинной гармонии во взаимодействии с природой на основе научно обоснованного и рационального природопользования трактовалась официальной пропагандой как реальность. Кризисные явления замалчивались или преподносились как «отдельные недостатки», полностью господствовала пресловутая «фигура умолчания» по всему комплексу факторов экологического риска, свойственных экстенсивному природопользованию и безраздельно господствовавшему разорительному затратному экономическому механизму, которые стали проявляться со всей очевидностью с середины 60-х годов.

В сохранении обстановки экологического благодушия и замалчивания кризисных явлений заинтересованы все основные звенья сложившейся командно-административной системы управления, чье многолетнее функционирование и привело страну к опасной грани экологического, экономического, социального и технологического кризиса.

От нового руководства страны ныне требуются титанические усилия для того, чтобы как-то замедлить сползание в пропасть и добиться коренного перелома в важнейших тенденциях разви-

гия. И одна из самых трудных проблем такого плана — экологическая.

Для коренного улучшения всего дела охраны природы в стране мало политической воли высшего руководства и реорганизации служб экологического контроля. Необходимы глубокая перестройка как стратегии, так и тактики управления природопользованием, переориентация социально-экономического и научно-технического прогресса на подлинно гармоничное взаимодействие с природой. Для реализации такой стратегии развития необходимо создание в стране при самом активном участии профессиональных экологов национальной системы обеспечения экологической безопасности и экологизации природопользования, опирающейся в своем развитии на теоретический базис прикладной экологии.

К междисциплинарному комплексу, именуемому прикладной экологией, могут быть отнесены следующие основные направления:

биоиндикация антропогенных воздействий;

экологическая диагностика состояния окружающей среды и природных территориальных комплексов (ПТК);

экологическая токсикология;

экологическое нормирование антропогенных воздействий на окружающую среду и природных территориальные комплексы;

экологическая экспертиза (ретроспективная, оперативная и перспективная) основных форм текущего и предполагаемого природопользования, планов и проектов социально-экономического развития;

экологический мониторинг (текущий и ретроспективный, локальный, региональный и глобальный);

экологическое прогнозирование (включая подсистему раннего предупреждения о неопределенных факторах экологического риска для локального, регионального и национального уровней);

экологическая инженерия и системотехника;

разработка общей теории формирования структурно-функциональных ячеек будущей ноосферы — нооценозов, интегрирующая теоретические достижения многих естественных, технических и гуманитарных дисциплин, в том или ином контексте рассматривающих проблемы взаимодействия общества и природы.

Рассмотрим подробнее некоторые из них в той последовательности, которая отражает процесс получения основной экологической информации, используемой при решении конкретных проблем природопользования и формировании систем обеспечения экологической безопасности.

Начнем с экологической диагностики, которая должна, по нашему мнению, интегрировать в себе важнейшие для прикладной экологии достижения классической экологии, биологической индикации, данные конкретных эмпирических

исследований. Эмпирический базис прикладной экологии формируется в основном биоиндикационными исследованиями, которые в настоящее время оформились в самостоятельное научное направление (см., например: Биоиндикация..., 1988; Мэннинг, Федер, 1985; Burton, 1986; Zonneveld, 1983; и др.). Наличие обширной литературы по биоиндикации избавляет нас от необходимости останавливаться на данном вопросе подробнее, чем это нужно для уточнения соотношения биоиндикации и экодиагностики.

Непосредственный переход от анализа той или иной ситуации, осуществляемой биоиндикационными, физико-химическими или иными методами, к выработке обоснованных заключений, оценок, прогнозов затруднен тем, что в таком случае как бы «выпадает» необходимая при любом исследовании фаза диагноза. Для сохранения логической связи в гносеологической последовательности анализ—диагноз—синтез при проведении прикладных экологических исследований и возникает необходимость в экодиагностике.

Еще в 1973 г. С. С. Шварц, рассматривая важнейшие перспективные направления развития экологических исследований на следующие 20 лет, указывал на важность разработки специальных методов ранней диагностики экологически существенных антропогенных загрязнений (Шварц, 1973а, б). Однако только в последние годы был достигнут такой уровнь развития экологии, который позволяет перевести идеи о ранней диагностике и экодиагностике в целом в плоскость реального развития соответствующих концепций, методов и процедур.

Экодиагностика — система методов обследования природных комплексов и их основных компонентов, позволяющая на основе данных биоиндикации и анализа показателей специализированных тест-систем приходить к обоснованным заключениям о состоянии объекта в целом, различать состояния нормы, предпатологии, патологии при антропогенных воздействиях разной интенсивности и продолжительности.

В функции экодиагностики входят также анализ и объяснение причин, выводящих систему из нормального состояния.

Экодиагностика не сводится к объяснению всего набора причинно-следственных связей между средой, ее стресс-факторами и реакциями тест-системы, но исходит из диалектической детерминации стресс-реакций (или интегральных неспецифических адаптационных реакций — синдромов) ограниченным набором или перечнем ведущих в каждой конкретной ситуации факторов экологического риска. В тех случаях, когда эти факторы являются антропогенными, их можно прогнозировать, нормировать, ограничивать, устранять и т. д. в зависимости от диагноза, и прежде всего от оценки риска.

Ранняя диагностика предшествует полному диагнозу: опираясь на прошлый опыт и первичные признаки возникновения предпосылок риска, ранняя диагностика прокладывает путь в ожидаемое или желаемое будущее по маршруту с минимальным уровнем опасности. Это своего рода средство ориентации и раннего

обсуждения угрозы, позволяющее предотвратить реализацию угрозы, тогда как диагностика в целом часто имеет дело с «посмертными» диагнозами.

Экодиагностика подразделяется на два типа.

Первый тип экодиагностики — поисковый — активный поиск ранних признаков вновь возникающих угроз, оценка вероятности проявления стресс-реакций на новые виды нагрузки (по номенклатуре или по интенсивности и сочетанию) в ситуациях, когда вероятно проявление новых, не контролируемых действующими системами мониторинга факторов риска. При обнаружении риска поисковая диагностика решает вопрос конкретизации ведущего фактора риска.

Второй тип — нормативная экодиагностика — решает (для конкретных ситуаций) вопрос, будет или не будет перевешен уровень допустимой нагрузки с позиции предельного или экономически оправданного риска; как правило, имеет дело с новыми объектами диагностики, а не с новой номенклатурой или новой интенсивностью нагрузки, т. е. имеет дело с известными факторами риска.

Нормативная диагностика подготавливает с и н т е з или заключение о том, какое именно состояние взаимодействия среды и тест-системы является оптимальным с позиции поддержания экологической стабильности и эффективности фукционирования эколого-экономической системы. Нормативная диагностика — основа текущих оценок состояния, кратко-, средне-, долго- и дальнесрочного прогнозирования. Ранняя диагностика реально существует в целом ряде естественных дисциплин: метеорологии, гидрологии, геологии, биологии, агрономии, ветеринарии, гигиене и санитарии.

При этом соблюдается следующая последовательность операций диагностики:

первичная преддиагностическая ориентация — уточнение заданий на анализы к цели диагноза: факторы, масштаб пространства—времени, объект, период, цели, проблемы, гипотезы, аналоги, параметры, специфика ситуаций;

построение методами системного анализа теоретической или математической модели диагностируемого объекта, его основных внутренних и внешних связей;

сбор, уточнение данных по информационной базе диагноза;

построение динамических рядов основных параметров;

построение поисковых моделей на базе профильных и фоновых показателей с конкретизацией (мин., макс.) и наиболее вероятных значений;

соотнесение результатов с аналогами, нормативами: информационными базами или базовыми объектами (заведомо благополучными или неблагополучными) — первичный диагноз;

оценка точности первичного диагноза, коррекция моделей и гипотез, уточнение данных анализов;

окончательная оценка или диагноз;

экспертное обсуждение диагноза (консилиум), экспертиза диагноза.

Диагнозы, в том числе и ранние, должны быть обоснованы сами по себе и, главное, обличены в форму, которая позволяет использовать их для полноценного синтеза (прогноза, проектного или управленческого решения).

Для решения данной проблемы необходимо в ближайшее время разработать теорию нормы и патологии для основных типов экологических систем различных географических зон. Только решая данный вопрос, можно конкретно ответить на вопросы об устойчивости экологических систем к различным естественным факторам возмущения антропогенной природы и тем самым выразить буферные свойства этих систем и их потенциальную устойчивость к антропогенным воздействиям. Для решения вопроса о норме экологических систем необходимо широко использовать данные об экосистемах заповедных территорий. Поскольку на настоящий момент времени нет классификации индикаторных признаков состояния экологических систем, надо в ближайшее время по уже имеющимся данным предложить эту классификацию. Необходимо выявить тенденции и создать теорию феноменологии разрушения экологических систем, на основе которой могли бы решаться вопросы патологического состояния экологических систем.

Экодиагностика должна стать целевым системным учением. В зависимости от цели она должна разбирать вопросы о состоянии биосистем различного уровня (от особей до комплексов экосистем). Соответственно и индикаторные показатели должны быть организованы по этому системному принципу. Значит, принцип «системности» должен быть основным принципом диагностики.

В экодиагностике широкое применение должен найти экспериментальный подход: исследование скорости колонизации искусственных субстратов, подсев растений, скорость включения тех или иных минеральных элементов в круговорот, интенсивность их выхода из системы и т. п. Широкое применение должны также получить методы дистанционного (аэрокосмического) зондирования подстилающей поверхности (Бугровский и др., 1985; Виноградов, 1986; Израэль, Новиков, 1985; Monitoring the grasslands of..., 1986; Niedzwiedz, 1984).

Как указывалось выше, в экодиагностике можно выделить два основных направления — поисковое и нормативное. Первое предполагает поиск ранее не определенных факторов экологического риска как по номенклатуре, так и по возможным зонам проявления негативных последствий их воздействия на биоту. Второе направление призвано обеспечить решение вопроса об уровне допустимого воздействия и о том, будет ли в том или ином конкретном случае превышен уровень нагрузки, принимаемой за предельно допустимую.

Поисковая диагностика в перспективе должна стать ведущим компонентом системы раннего предупреждения об экологической

опасности, которая позволит предпринимать адекватные меры профилактического характера до того, как будет нанесен заведомо неприемлемый ущерб тому или иному природному объекту. Используя данные «посмертных» диагнозов и первичные признаки экологической угрозы, поисковая диагностика позволит развивать природопользование при минимальном уровне экологического риска.

Принципиальное значение для экологизации природопользования имеют природоохранительные нормы и правила, регламентирующие размещение, строительство, эксплуатацию народнохозяйственных объектов и комплексов, создание новой техники, технологии и материалов, без которых нельзя реализовать эффективные процедуры экологической экспертизы. В этой связи первостепенное значение приобретает нормативная экодиагностика, которая должна обосновывать выбор тест-систем и показателей для целей экологического нормирования, для оценок текущего состояния природных комплексов, для функционального зондирования территорий и акваторий по достигнутым или ожидаемым уровням суммарного техногенного воздействия или ущерба.

Конечной целью функционирования всей системы экологической безопасности является обеспечение такой направленности развития природопользования, которая отвечает представлениям о переходе биосферы в ноосферу. Поскольку становление ноосферы как глобального образования достаточно отдаленная во времени перспектива, то целесообразно обозначить и более близкие к нам цели. К таковым можно отнести создание условий для формирования локальных и региональных ячеек будущей ноосферы, названных нами нооценозами (Большаков и др., 1983). Под нооценозами мы понимаем структурно-функциональные ячейки будущей ноосферы, представляющие собой эколого-экономические системы качественно нового типа, способные к не ограниченному временем прогрессивному (само) развитию на основе подлинно гармоничного взаимодействия общества и природы.

Согласно представлениям В. И. Вернадского, переход от биосферы к ноосфере будет означать гигантский скачок в вещественно-энергетических потоках, что не может не затронуть многие параметры состояния современных нам природных объектов. Перед экодиагностикой встает весьма сложная задача различения таких параметров изменения состояния природных комплексов, которые несовместимы с формированием нооценозов, ноосферы в целом. Еще С. С. Шварц (1974 в) призывал различать и такие изменения в состоянии биоты и абиотического окружения, которые не могут представлять реальную угрозу для ноогенеза и являются конкретным отражением того самого скачка, знаменующего трансформацию биосферы в ноосферу. С. С. Шварц (1974в) подчеркивал, что стремление любой ценой сохранить «природу» в условиях современных урбанизированных ландшафтов в ее первозданном, «естественном» состоянии противоречит и теории и практике, что экологические системы в индустриальном и ур-

банизированном мире не могут быть сохранены в первозданном, естественном состоянии, но нет никаких объективных причин для их неизбежного ухудшения. Само по себе изменение состояния экосистемы, ее отход от естественного состояния С. С. Шварц не считал заведомым нарушением или ухудшением, чем резко выделялся на фоне алармистски настроенной массы экологов 70-х годов.

Первая фаза разработки диагноза состояния какого-либо объекта предполагает проведение анализов с целью ответа на вопрос: «Наблюдаются какие-либо признаки изменения состояния контролируемой системы при данном уровне воздействия?» Различные методы биоиндикации могут быть организованы в специализированные комплексы в зависимости от специфики контролируемого объекта.

Вторая фаза должна ответить на вопрос: «Что это означает?» Или: «Почему мы наблюдаем данный эффект?» Это предполагает углубленное изучение функционирования как самого объекта, так и возможных факторов риска.

На третьем этапе должен быть получен ответ на вопрос: «К чему приводит или приведет в будущем наблюдаемое изменение в состоянии биоты и что является основой для нормирования воздействия и для экологической экспертизы?»

Можно перечислить ряд проблем экодиагностики, решение которых способствовало бы повышению эффективности системы экологической безопасности:

разработка процедур использования данных о текущем состоянии биосистем для целей раннего предупреждения об экологической опасности и для прогнозирования возможных отдаленных последствий от текущих нагрузок, не представляющих непосредственной угрозы;

разработка способов использования данных экоиндикации в системах нормирования, экспертизы и мониторинга, поскольку до настоящего времени эти формы государственного контроля за природопользованием остаются маловосприимчивыми к информации о состоянии тех или иных компонентов биоты и в основном ориентированы на защиту здоровья человека (что само по себе, конечно же, необходимо), а не на сохранение биоты и условий ее полноценного воспроизводства и функционирования;

разработка убедительных для лиц, принимающих решения, способов интерпретации данных экодиагностики применительно к разным по пространственно-временным параметрам явлениям и процессам, поскольку люди чаще всего склонны недооценивать экологический риск из-за относительно медленного развертывания процессов детериорации, что приводит к затягиванию сроков реагирования общества на предупреждения специалистов о грозящей опасности.

Многие на основе опыта последних 15 лет пришли к неутешительному выводу, что экологическая информация вообще не адекватна по форме и содержанию для тех лиц, которые должны при-

нимать на ее основании управленческие решения (Duinker, 1985; Jones, Greig, 1985; Hollick, 1986). При этом большая часть неудач и просто провалов в области управления природопользованием обусловлена фактором неопределенности фактического экологического риска, что, на наш взгляд, непосредственно определяется несовершенством принятых процедур оценки техногенных эффектов. Объективная невозможность предсказать заранее весь спектр экологических последствий реализации того или иного проекта предъявляет особые требования к организации послепроектных экспертиз и системы раннего предупреждения о ранее не определенных факторах риска.

Поскольку биота наиболее чувствительный компонент биосферы, вполне оправдано использование экодиагностики для выявления локальных, региональных и глобальных эффектов антропогенного воздействия на биосферу (Effects of pollutants..., 1984; Newnan, Schreiber, 1984; Zonneveld, 1983).

На локальном уровне системы экологической безопасности должны быть нацелены на эффективный и непрерывный контроль за соблюдением санитарно-гигиенических требований к качеству окружающей человека среды. Приоритетными в этом случае являются инструментальные автоматизированные методы физико-химического анализа, а биоиндикационные могут выполнять вспомогательные функции по выявлению прежде всего долгосрочных кумулятивных эффектов. Если же биоиндикация проводится на внешней периферии контролируемого объекта, то на ее основе возможно заранее выявить факторы регионального риска.

Во всех случаях поисковая экодиагностика позволяет выявлять и оценивать ранее не определенные факторы экологического риска, тогда как инструментальные методы ориентированы на контроль за ограниченным числом заранее установленных и нормированных показателей.

Экодиагностика может выполнять двойную функцию и на региональном уровне: с одной стороны, оценивать долгосрочные кумулятивные эффекты антропогенного воздействия на природные комплексы региона, а с другой — выявлять на региональном уровне признаки глобального риска.

Одна из принципиальных проблем организации таких исследований — обоснованный выбор пунктов наблюдения, которые должны быть приурочены к таким территориям и акваториям, где наиболее вероятно более раннее проявление первых признаков ранее не установленного воздействия. Назовем эти участки «критическими зонами». По нашему мнению, правильный выбор критических зон имеет большее значение для выявления неопределенного воздействия и раннего предупреждения об экологической опасности, нежели поиск универсальных и особо чувствительных биоиндикаторов.

Аналитическая фаза экодиагностики (или биоиндикация) может быть разделена на два основных направления — на активную

и пассивную биоиндикации. Последняя наиболее пригодна для ретроспективной биодиагностики долговременных широкомасштабных эффектов, тогда как активная биоиндикация более подходит для оперативных целей и для объектов локального уровня. Примером активной биоиндикации могут служить тесты с трансплантатами лишайников (Gailey et al., 1985), поведенческие тесты на рыбах (Gray, 1983) и многих других гидро- и протобионтах, помещенных в искусственный градиент концентрации тех или иных поллютантов или их смесей.

Наблюдения за естественными группировками животных или исследования параметров особей, отловленных в природных условиях (Безель и др., 1984; Васьковская, 1977; Гиляров, 1982; Криволуцкий, 1985; Bernes et al., 1986; Cloutier et al., 1985; Majer, 1983; Smith, Rongstad, 1982; Wren, 1986), многочисленные фитоиндикационные исследования естественных сообществ растений в зонах техногенного воздействия (Абатуров, 1982; Биоиндикация загрязнения..., 1988; Крючков, Сыроид, 1984; Burton, 1986; Murray, 1981; Posthumus, 1983 и др.) и многие другие натурные экологические исследования могут быть обоснованно отнесены к пассивной биодиагностике, если они не носят просто описательный характер, а вскрывают причинно-следственные связи между антропогенными воздействиями и реакциями на них природных комплексов.

Можно выделить три основные группы биоиндикаторов. Прямые биоиндикаторы, как правило, особи, чувствительные к тому или иному воздействию видов, по морфологическим, физиологическим, биохимическим или поведенческим параметрам которых возможно судить непосредственно о степени нагрузки. Многовидовые шкалы видов-индикаторов, когда нагрузку оценивают по доле тех или иных видов в сообществе; показателем является присутствие или отсутствие в критических зонах тех или иных видов, исчезающих закономерным образом из состава сообществ по мере увеличения нагрузки. Аккумулирующие биоиндикаторы — особи различных видов, которые закономерным образом накапливают в своих тканях поступающие в организм поллютанты. Так, многие виды мхов лучше аккумулируют тяжелые металлы из атмосферных выпадений, чем лишайники и высшие растения; в свою очередь, потребляющие их в пищу виды полевок в большей мере накапливают эти же металлы, чем обитающие совместно с ними травоядные и семеноядные виды (Безель и др., 1985).

Биоиндикаторы всех трех групп могут использоваться для раннего предупреждения. Многие виды высших растений (Мэннинг, Федер, 1985; Ten Hounten, 1983) проявляют избирательную чувствительность к тем или иным экотоксикантам, и по их реакциям могут быть выявлены начальные стадии деградации экосистем.

Для активной биоиндикации возможно использование культур стандартизированных растений, выращиваемых в специальных контейнерах при заданных условиях почвенного питания

и увлажнения и экспонируемых в дальнейшем в критических зонах (Гудериан, 1979).

Данное направление ранней биодиагностики получило широкое распространение в Нидерландах (Ten Hounten, 1983) в последние 25 лет, сначала на локальном уровне, а затем на уровне страны в целом. Значение этого опыта определяется тем, что данная система раннего предупреждения на практике демонстрирует возможности выявления риска не только для здоровья людей, но и для естественной и культурной растительности, а также и для животных, которые могут быть во многих случаях менее чувствительными к загрязнению среды и не годятся для использования в системе раннего предупреждения (Posthumus, 1983).

Есть примеры, когда использование фитоиндикации позволило обнаружить первые признаки появления новых, не контролируемых системами мониторинга факторов риска. В качестве классического примера можно привести первоначально необъяснимые эффекты гибели посевов шпината в Калифорнии, зарегистрированные в 40-х годах в Калифорнии. В начале 50-х годов на основе углубленного анализа этого явления был поставлен предварительный диагноз, что причиной гибели шпината является новый тип загрязнения среды фотохимическими поллютантами, позже получивший известность как смог типа «Лос-Анжелес», основным компонентом которого является озон.

В 1965 г. в Калифорнии аналогичным образом было выявлено появление в окружающей среде экотоксичных концентраций еще одного нового фотооксиданта — пероксиацетилнитрата (ПАН). В скором времени ПАН был обнаружен и в Нидерландах, где было показано, что специализированным биоиндикатором на ПАН является вид Urtica urens (Ten Houten, 1983).

Ко многим видам техногенного загрязнения особо чувствительны лишайники, ныне широко используемые для целей раннего предупреждения о фитотоксичных выбросах (Burton, 1986; De Wit, 1983; Gailey et al., 1985).

Нами было показано, что весьма чувствительным индикатором для раннего выявления экотоксических эффектов в естественных экосистемах являются сообщества микроорганизмов, которые реагируют на нагрузку снижением интенсивности азотфиксации и дыхания (Садыков и др., 1985). Еще более чувствительным тестом, пригодным для активной биоиндикации, является оценка использования микроорганизмами глюкозы с меткой C^{14} в различных условиях окружающей среды (Killham, 1985).

Многие виды позвоночных и беспозвоночных животных могут быть использованы для биодиагностики различных форм техногенного воздействия (Gray, 1983; Hopkin et al., 1985; Majer, 1983; Newman, Schreiber, 1984; Rago et al., 1983). Классическим примером могут быть лабораторные виды животных. Животные из естественных популяций позволяют получать интегральные оценки антропогенной трансформации экосистем, но наиболее естественно использование животных для оценок гигиенического риска на

локальном уровне (Brenner et al., 1982; Cloutier et al., 1985; Kessel, Good, 1984; Wren, 1986) либо для ранней диагностики на региональном уровне в тех случаях, когда наблюдения проводятся на внешней периферии зон локальной техногенной деградации, где не отмечаются очевидные признаки воздействия и требуются более чувствительные методы.

В целом пригодность многих фито-, зоо- и микроиндикаторов для выявления ранних признаков экологической опасности не вызывает сомнений. Проблема состоит в наиболее эффективном выборе района наблюдения и процедур тестирования, а также в создании четкой зависимости принимаемых решений от выявленных неблагоприятных тенденций.

В настоящее время даже при явных признаках деградации экосистем реальное управление не склонно воспринимать соответствующую информацию как руководство к действию, в лучшем случае оно принимает ее «к сведению».

Проблема адекватного подбора зон для проведения исследований и наблюдений по биоиндикации и ранней диагностике экологического риска на локальном, региональном и глобальном уровнях неотделима от экологических представлений о границах ареалов, границах биомов и от учения о критических (лимитирующих) факторах.

Общая гипотеза состоит в том, что популяции, виды, сообщества (вообще любые биосистемы от субклеточного до множества биологических уровней) будут более чувствительными к антропогенной нагрузке малой интенсивности при критических параметрах окружающей среды по запасам питательных веществ, температуре, влажности, т. е. при ситуациях естественного или экспериментального ослабления под влиянием общего неблагоприятного экологического фона. Такие ослабленные объекты ранее благополучных отреагируют регистрируемыми изменениями своего метаболизма на внешнее антропогенное воздействие.

Естественные условия такого провокационного фона для проявления антропогенных эффектов (прежде всего для целей регионального и глобального мониторинга) существуют на естественных географических (зональных) или экологических (высотнопоясных) границах распространения видов, сообществ, тех или иных экосистем. Примером таких группировок являются леса северной границы лесной зоны и островные леса на севере и на крайнем юге распространения лесной растительности умеренной зоны, тугайные леса вдоль пустынных рек, леса у верхней границы леса в горах, пойменные леса рек Субарктики.

В экосистемах перечисленных «критических зон» могут быть выделены немногие виды-индикаторы или ключевые виды для целей раннего обнаружения риска. Эти виды должны занимать информационно емкую позицию в экосистеме. Это могут быть как виды-эдификаторы, так и особо чувствительные сапрофаги или консументы. В этом отношении представляют несомненный интерес и виды, занесенные в Красную книгу. Многие популяции

видов из Красной книги могут служить ранними биоиндикаторами. Например, хищные виды птиц и млекопитающих из Красной книги.

Эффективность экодиагностики в целях раннего предупреждения в большей мере зависит не от выбора собственно биоиндикаторов, а от правильного выбора района наблюдения (Morgan, Kuss, 1986). В первую очередь это касается регионального и глобального мониторинга. На локальном уровне большее значение может иметь подбор собственно тест-систем и процедура активного поиска признаков поражения во многих точках пространства на малом числе видов-индикаторов. Иное дело на региональном уровне, а тем более на глобальном. Здесь большое число благополучных точек контроля может только замаскировать первые признаки угрозы и потому крайне важно не столько число точек мониторинга, сколько тщательность многих параметров чувствительных индикаторов в немногих критических зонах, где раннее обнаружение экологического риска наиболее вероятно (особенно в случае осуществления специальных мер по повышению такой вероятности).

Существует множество потенциальных биоиндикаторов, которые могут непосредственно подать сигнал о текущем состоянии окружающей среды или о ее качестве за какой-то предшествовавший отрезок времени. Задача экодиагностики — извлечь из этих данных информацию о первых признаках возможного неблагополучия для принятия заблаговременных профилактических мер. Должны быть установлены четкие критерии для того или иного диагноза. Эти критерии будут определяться как особенностями тест-системы, так и уровнем управления: параметры тест-объекта, допустимые для благополучного диагноза на локальном уровне, нередко могут оказаться признаками региональной катастрофы, а на глобальном уровне соответствующие проявления означали бы крах современной нам биосферы.

Для системы раннего предупреждения во многих случаях будет достаточно определить критические (пороговые) уровни риска или критерии для подачи предупредительного сигнала типа: «Внимание! Опасность». Сама динамичность ситуации на локальном уровне не позволяет считать целесообразным вводить много градаций для выходного сигнала.

На локальном уровне системы биоиндикации могут составить конкуренцию физико-химическим системам мониторинга прежде всего при оценках интегральных параметров токсичности и мутагенности окружающей среды, при оценках риска, обусловленных неопределенными факторами химического или физического загрязнения, вторичным загрязнением и кумулятивными или синэргическими эффектами, для оценок общей интегральной антропогенной нагрузки на среду, а не для мониторинга установленного перечня отдельных факторов риска.

Зонневельдом (Zonneveld, 1983) было показано, что состояние почвенного слоя определяется количеством доступной воды и суммой многих факторов (включая калий, марганец, азот, кислот-

ность и др.), в том числе требующих для своего измерения специальной сложной аппаратуры. Однако фермеры, как правило, могут определить качество почвы по немногим простым признакам, и прежде всего по росту посевов. Зоологи могут дать точную оценку почвам по состоянию почвенной мезофауны, а микробиологи — по немногим тестам на микробиологическую активность. На этом основании Зонневельд формирует важный аргумент в пользу биоиндикационных методов: «Следует вначале спросить самого пациента, как он себя чувствует, чем обеспокоен, а уже потом посылать его на сложные анализы».

Для раннего предупреждения вполне достаточно объективной регистрации немногих признаков надвигающегося недуга, и это делает возможным принятие профилактических мер в рамках адаптивного управления, девиз которого — «ожидать неожидаемое».

Существует несколько иерархических уровней организации биосистем: макромолекулярный, субклеточный, клеточный, тканевый, организменный и т. д. Биосистемы практически любого из этих уровней пригодны для целей раннего предупреждения. На макромолекулярном уровне структура ДНК и хромосом позволяет регистрировать факторы мутагенности среды (генетический и канцерогенный риск). Многие органеллы (митохондрии, хлоропласты и микросомы) можно использовать для индикации ранних стадий токсического воздействия промвыбросов и сбросов, пестицидов. Есть множество микробиологических тест-систем (клеточный уровень), позволяющих рассматривать влияние экотоксикантов в среде поколений и учитывать возможный генетический риск наряду с риском вырождения популяций из-за нарушения процессов воспроизводства популяций.

На организменном уровне удобными тест-системами являются организмы высших трофических уровней, занимающие информационно емкую позицию в экосистемах. Однако наибольшее значение для биодиагностики имеют исследования популяций и сообществ, целостных экосистем либо их лабораторных и натурных аналогов (типа микро- и мезокосмов). Важнейшую информацию несут об интегральных экологических последствиях хозяйственной деятельности основные биомы, по конфигурации границ которых и по динамике их в пространстве и во времени (на основе данных аэрокосмических наблюдений и исторических карт) могут быть объективно зарегистрированы основные критические зоны и ключевые участки для развертывания систем раннего предупреждения.

Как компонент адаптивного управления природопользованием и единой системы экологической безопасности экодиагностика позволяет осуществлять переход от локальных исследований к разработке региональных экологических норм и правил и к формированию региональных систем раннего предупреждения, а при региональных исследованиях процедуры биодиагностики позволяют решать вопросы национального и даже глобального регулирования нагрузки на окружающую среду и природные ком-

плексы и формировать в критических зонах планеты системы раннего предупреждения о глобальном экологическом риске.

Последнее десятилетие знаменовалось возрастающим поступлением техногенных токсических веществ в окружающую среду. К началу 80-х годов химическая промышленность США производила или использовала в технологических процессах 70 тыс. химических соединений, и ежегодно их число увеличивалось на 1000 (Ecotoxicology, 1984). Значительная часть этих токсикантов сознательно и в расширяющихся масштабах вносится в ОС (пестициды), но еще большее и точно не установленное число техногенных токсикантов непреднамеренно выбрасывается в ОС. Трагедия Бхопала, недавнее катастрофическое загрязнение Рейна вследствие аварии на заводе химического концерна «Сандос» в Базеле (Швейцария) и многие другие аварии свидетельствуют о значительном риске для здоровья людей. Массовые проявления хронического загрязнения ОС во многих регионах, многолетняя практика массового применения в сельском хозяйстве токсичных пестицидов типа ДДТ или бутифоса, множества других токсикантов — все это, вместе взятое, с учетом дальнейшего расширения масштабов химизации многих отраслей народного хозяйства свидетельствует о необходимости широкого развития НИР по такому сравнительно новому направлению прикладной экологии, как **экологическая токсикология (экотоксикология)** (Соколов, Бочаров, 1988).

Экотоксикология (ЭТ) в ее современном виде оформилась лишь в последние 5—6 лет. Принципиальное значение имело проведенное в 1981 г. по инициативе Центра изучения экосистем Корнелльского университета четырехдневное рабочее совещание по проблемам экотоксикологии, на котором были представлены экологи, токсикологи (медицинская и так называемая классическая токсикология), специалисты Агентства по защите окружающей среды США и сотрудники научных подразделений крупнейших корпораций. Это совещание позволило с достаточной четкостью определить предмет и задачи ЭТ как нового направления экологической науки (см.: Ecotoxicology, 1984).

Исторически сложилось так, что повсюду в мире, где возникала деятельность по регулированию поступления техногенных токсикантов в окружающую среду, на первый план немедленно выходила гигиеническая проблематика. Это было оправдано как первичной локальностью возможных токсических проявлений, так и огромной социальной значимостью защиты здоровья людей от прямого воздействия токсикантов, и прежде всего от возможных острых отравлений. Такая исходная направленность предопределила длительное доминирование в токсикологических исследованиях классических (по существу, гигиенических) НИР, основной особенностью которых является ориентация на изучение влияния токсикантов на человеческий организм или на его лабораторные аналоги. Важнейшие итоги этих НИР — современная система гигиенических нормативов предельно допустимой концентрации (ПДК) загрязняющих веществ и их наиболее распространенных

сочетаний в основных компонентах ОС — воздухе, воде, почвах, продуктах питания.

Не отрицая заслуг классической токсикологии, следует признать, что сама ориентация на защиту недолговечных биосистем организменного уровня организации в основном от прямого воздействия техногенных токсикантов является ограниченной по содержанию НИР и по их конечной эффективности, так как не может гарантировать достижение долгосрочных целей экологической политики. Свидетельством сказанному является взрывное распространение в мире различных техногенных токсикантов в трофических цепях экосистем, что приводит к гибели многих видов животных и отрицательно сказывается на здоровье людей. Другое свидетельство недостаточности гигиенического нормирования — расширение площади пораженных наземных и водных экосистем, важные компоненты которых более чувствительны к техногенным токсикантам, чем человек, и потому выполнение гигиенических требований и нормативов гигиенических ПДК еще не гарантирует защиту природных комплексов (прежде всего от воздействия эффектов биотрансформации и аккумуляции загрязняющих веществ).

Еще до оформления экотоксикологии в качестве самостоятельной дисциплины ее ростки просматривались в нормировании химического воздействия на водоемы рыбохозяйственного назначения: именно защита рыбных ресурсов от эффектов загрязнения со всей наглядностью продемонстрировала недостаточность чисто гигиенических критериев; было показано, что очищенные до гигиенических стандартов сточные воды необходимо разбавлять еще в сотни и тысячи раз для того, чтобы они не представляли опасности для гидробионтов.

В последние годы получены убедительные свидетельства неадекватности самой методологии классических токсикологических исследований в тех случаях, когда общий экологический фон существенно модифицирует поведение и фактическую токсичность испытанного в лабораторных экспериментах вещества. Например, по данным классической токсикологии, при подкислении воды токсические эффекты проявляются при изменении pH от исходной 5,7 до 4, а гибель рыбы происходит при pH, равной 3, вследствие нарушения респираторных функций. В реальных водоемах рыба погибает при подкислении воды лишь до pH 4,5 вследствие отравления алюминием (Ecotoxicology, 1984). Таким образом, в реальных экосистемах иными оказываются и уровни предельно допустимой нагрузки, и сами механизмы токсического воздействия.

Другой пример — многочисленные случаи гибели водоплавающих птиц и крупных хищных рыб в водоемах, в которые за несколько лет до этого поступил какой-либо техногенный токсикант в абсолютно безопасной с точки зрения классической токсикологии концентрации. В последнее время мы все чаще сталкиваемся с парадоксальной ситуацией: работают в положенном режиме очистные сооружения, службы текущего мониторинга фиксируют соблюдение установленных нормативов качества воздуха или воды,

а реальные экосистемы вокруг «благополучных» источников эмиссии загрязняющих веществ быстро деградируют.

Многочисленными исследованиями последних лет показано, что биосистемы надорганизменных уровней организации характеризуются качественно иными закономерностями реагирования на воздействие техногенных токсикантов, прежде всего это связано с биохимической и физиологической спецификой растений и микроорганизмов по сравнению с центральным объектом классической токсикологии — человеком. Так, по отношению к таким распространенным экотоксикантам, как фтор, хлор, окислы серы и азота, устойчивость многих видов растений и микроорганизмов значительно (в 10—50 раз) ниже, чем у человека (Гудериан, 1979). По этой причине выполнение гигиенических требований еще не исключает поражения экосистем в неприемлемой степени.

Вторая причина — сложное поведение техногенных токсикантов в окружающей среде и их трансформации нередко в более токсичные соединения после попадания в ОС за счет процессов биогенной и абиогенной миграции и аккумуляции (Сутокская, 1976; и др.). Третья причина— возникновение под влиянием загрязнителей цепных реакций в экосистемах за счет нарушения естественных трофодинамических связей между смежными трофическими уровнями. Эти цепные реакции могут повлечь за собой катастрофические вторичные эффекты, превышающие по масштабам поражения эффекты от первоначальной токсической нагрузки. Частичное ослабление смолоотделительной функции хвойных деревьев под влиянием гигиенически безвредных концентраций фторидов активизирует вредителей-древоточцев и формирует первичный очаг стволовых вредителей, их размножение приводит к возникновению крупномасштабных вспышек, ущерб от них в тысячи раз больше, чем от прямого влияния фитотоксиканта на близко расположенный к источнику выбросов древостой (Любашевский и др., 1985).

Перечисленные причины, по существу, и являются естественными предпосылками для формирования экотоксикологии и ее важнейших направлений: токсикологии основных таксономических группировок, токсикологии сообществ и экосистем, НИР по изучению биогенного и абиогенного дрейфа, аккумуляции, биотрансформации, биодеградации техногенных токсикантов, НИР по разработке специализированных тест-систем для количественной оценки степени экотоксичности тех или иных веществ, соединений или их смесей, чувствительных биоиндикаторов для ранней диагностики появления новых токсических веществ или ранних признаков интоксикации тех или иных компонентов биоты.

В основе экотоксикологии лежит экосистемный подход, который прежде всего состоит в том, что центральным объектом НИР становится не организм, а экосистема — совокупность взаимодействующих организмов разных видов, взятых в единстве с их абиотическим окружением. Не только в экотоксикологии, но и в других направлениях прикладной экологии (мониторинг, экспертиза, про-

гнозирование) экосистемный подход получает все большее признание, но пока он редко обеспечивается в организационном отношении. В настоящее время в западной литературе рассматриваются вопросы учета в токсикологических НИР пространственно-временных параметров реальных экосистем и особенностей их организации (способы идентификации критических элементов и связей, выявления чувствительных к влиянию техногенных токсикантов экосистемных функций). Пока имеющиеся в токсикологии методы и тесты ориентированы на регистрацию организменных и суборганизменных эффектов и малопригодны для целей экосистемных НИР по токсикологии.

Разработка адекватных методов проведения НИР по экотоксикологии — одно из приоритетных направлений ЭТ в настоящее время на Западе (Chen, 1988). В этом плане перспективно создание так называемых микрокосмов — лабораторных аналогов экосистем, по отношению к которым предполагается изучать и нормировать токсическую нагрузку. Микрокосмы могут быть созданы как для основных типов водных экосистем, так и для наземных, при этом важнейшее требование — соответствие лабораторного аналога моделируемому природному комплексу не только по составу основных биологических компонентов и присутствию основных трофических уровней, но и по основным физико-химическим свойствам абиотических компонент.

Такие высокие требования к микрокосмам в настоящее время могут быть технически обеспечены широким использованием опыта эксплуатации фитотронов или установок непрерывного культивирования экспериментальных сообществ микроорганизмов и т. п. В целом экспериментальная биология имеет хорошо развитую методическую базу, на основе которой возможно в сжатые сроки разработать адекватные методы проведения НИР по экотоксикологии.

Опыт натурных исследований токсических эффектов в природных экосистемах свидетельствует о том, что экологическая уникальность конкретных объектов, которая проявляется во всей совокупности их биотических и абиотических параметров, ограничивает схему применения единых универсальных нормативов допустимой нагрузки и требует их уточнения, исходя из местной специфики. В этой связи перед экотоксикологией встает задача разработки не только универсальных стандартов по выбросам и сбросам техногенных токсикантов, но и стандартизированных процедур разработки частных и специфических для конкретной экосистемы нормативов. Первоначально такого рода процедуры с точки зрения их методологической базы были ориентированы на изучение динамики деградации исходно полноценных и устойчивых экосистем (или их лабораторных аналогов) под влиянием искусственного градиента токсической нагрузки вплоть до момента полного распада.

Эта методология ранее была одной из основных в классической токсикологии: исходно полноценные объекты подвергали воздействию разных доз токсикантов и устанавливали летальные или полу-

летальные дозы. В экотоксикологии такая направленность экспериментов также имеет место, но нам следует обратить внимание на новую в методологическом отношении тенденцию изучения не процессов деградации, а динамики сукцессии. Типичная схема использования параметров сукцессии в качестве критериев допустимости (или недопустимости) внешней токсической нагрузки для той или иной экосистемы предполагает возможность надежного контроля за скоростью колонизации какого-либо исходно необитаемого (стерильного) субстрата теми или иными сообществами.

Например, если взять смешанную пробу бентоса из какого-либо озера и разделить ее на несколько частей, поместив в разные аквариумы с взятой из того же озера водой, то, оставив часть проб в качестве контроля, к другой части можно добавлять в разных концентрациях исследуемые смеси загрязняющих веществ. Поместив в каждый аквариум однородный субстрат — очищенную гальку, керамическую пластину, кирпич, предмет из инертных пластмасс и т. д., в дальнейшем можно проследить за процессом колонизации этих субстратов при разных концентрациях экотоксикантов и экспериментально определить тот предельный уровень токсической нагрузки, который не вызовет необратимых и неприемлемых нарушений в данном водоеме. Подобного рода исследования в настоящее время достаточно хорошо представлены прежде всего в почвенной и водной микробиологии, но их опыт может быть применен и более широко и для более сложных сообществ и экосистем.

Для целей экотоксикологических исследований по выявлению и оценке факторов риска, связанного с поступлением в окружающую среду техногенных поллютантов, перспективно использование саморегулирующихся экспериментальных популяций модельных видов растений, животных и микроорганизмов. В качестве моделей могут быть использованы и временно огораживаемые участки наземных или водных экосистем, на сообщества которых экспериментатор оказывает определенное дозированное воздействие.

Большое значение для экотоксикологии имеет использование натурных наблюдений за состоянием экосистем в окрестностях модельных (типичных) источников эмиссии техногенных поллютантов. По существу, речь идет о том, что настало время «снять» данные о долгосрочных последствиях химического загрязнения, которые являются результатом множества незапланированных «экспериментов» по техногенному воздействию на экосистемы, каковыми изобилует практика промышленной деятельности.

В экотоксикологии, как и в других подразделениях прикладной экологии, значительное место ныне отводится разработке специализированных высокочувствительных систем биоиндикации и биодиагностики как для целей поискового характера (раннее выявление потенциально экотоксичных веществ и смесей — экотоксикологический скрининг потенциального риска), так и для количественной оценки выявленного на предшествующей стадии НИР риска и для изучения механизмов экотоксического действия для

разработки наиболее эффективных рекомендаций по предотвращению неприемлемых последствий поступления ТТ в ОС.

Эти исследования имеют большое значение для реализации экологически безопасной стратегии химизации сельского и лесного хозяйства. В частности, экотоксикологический скрининг прежде всего необходим в отношении тех веществ, которые планируется применять в качестве пестицидов в лесном и сельском хозяйстве, так как именно пестициды (акарициды, инсектициды, гербициды, дефолианты) мы применяем сознательно и можем эффективно регулировать их использование. В отношении непреднамеренно выбрасываемых экотоксикантов вопросы регулирования решаются более сложно, и часто наиболее эффективный путь защиты — обоснованный экотоксикологическими исследованиями выбор наиболее безопасных вариантов технологий производства, хранения и использования потенциально экотоксичных веществ, размещения производств, где неизбежно их появление, способов захоронения токсичных отходов.

Вызывает беспокойство, что, выделяя огромные средства на создание и производство пестицидов в СССР, мы не планируем выделение средств для обеспечения требований экологической безопасности, а, напротив, сами разработчики средств химизации создают для себя такие условия, чтобы и впредь у них сохранялась полная свобода рук для быстрого внедрения новых препаратов в практику. При организации комплекса специальных многовидовых экотоксикологических тестов можно было бы заранее исключить не только возможную острую токсичность, но и нежелательные эффекты их хронического кумулятивного действия на биоту и человека.

Ранее принятая ориентация на генетически однородные биоиндикаторы была основана на ошибочном предположении о приблизительно одинаковой степени риска для всех индивидуумов. Это предположение оправдывается в значительной степени только по отношению к большим разовым (сублетальным) дозам токсикантов и не оправдывается для случаев хронического воздействия малых доз, реакция на которые сильно варьирует у разных людей (аналогично и у разных особей других видов). Поскольку каждый человек устойчив к одним токсикантам и неустойчив к другим, а общее число токсикантов огромно, то ориентация в каждом случае на средний уровень устойчивости, по существу, означает, что каждый отдельный индивидуум рано или поздно может получить неприемлемую именно для него дозу какого-либо токсиканта из того сложного набора, который каждого из нас окружает. Необходимо обратить внимание на создание генетически гетерогенных тест-систем для выявления мутагенной и токсической опасности. Такие генетически неоднородные тест системы в наибольшей мере отвечали бы и задачам защиты природных комплексов.

Другое направление экотоксикологии — функциональное зонирование территорий и акваторий, где вероятны проявление экотоксических эффектов и разработка рекомендаций по наиболее

безопасным режимам их использования и обоснования особенно нежелательных режимов. Например, уже сейчас на Урале можно наметить зоны, где нежелательно животноводство молочного направления, устройство пасек и производство ряда видов овощей, но где возможно устройство животноводческих ферм мясного направления с использованием привозных кормов, производство корнеплодов и прудовое рыбоводство. Необходимо более тщательно выбирать участки для создания садоводческих кооперативов, которые ныне часто размещены в зонах интенсивного хронического поражения от расположенных поблизости промцентров.

Специально проведенные в ИЭРиЖ исследования в окрестностях ряда промцентров Урала показали, что в пригородах часто производится сельскохозяйственная продукция, в которой содержание ТТ превышает фоновые значения на 2—3 порядка, а гигиенические ПДК — в 10 раз или более. Высокий уровень заболеваемости и сокращение средней продолжительности жизни жителей Уральского региона — одно из следствий общего неблагополучия экотоксикологической обстановки, возникшей ныне в итоге трех столетий промышленного освоения Урала. Для борьбы с угрозой интоксикации населения, для общего оздоровления экосистем Урала, ныне существенно нарушенных на значительных пространствах (о чем свидетельствуют обширные «лишайниковые пустыни» вокруг основных промузлов и другие признаки поражения экосистем), необходимо провести широкие региональные исследования по экотоксикологии.

Многочисленными работами показано, что в долгосрочном плане наибольшую опасность представляют долгоживущие экотоксиканты. Наиболее изучены в этом отношении пестициды типа ДДТ, соединения типа ПХБ, ряд углеводородов, устойчивые растворители, диоксины и тяжелые металлы. Например, срок жизни тяжелых металлов и их токсичных соединений (вторичное загрязнение) в водной среде исчисляется, как правило, несколькими сотнями суток (мышьяк — более 400 сут, медь — более 500, ртуть — более 300, цинк — более 500 и т. д.), а в обрабатываемых почвах агроценозов они живут многие столетия (мышьяк — 2000 лет, кадмий — 280, хром — 6300, медь — 860, ртуть — 920, никель — 2300, свинец — от 300 до 3000, селен — 2500, цинк — 2100 лет) (Ecotoxicology, 1984). Таким образом, ежегодно новая «порция» токсикантов добавляется к ранее поступившим, и со временем возможно токсическое действие, если даже в каждый момент времени в воздухе и в воде гигиенические ПДК не были превышены. Осознание этой опасности проявилось на Западе в создании особого направления экологической экспертизы «Оценка кумулятивного воздействия». Таким образом, официальные процедуры экологической экспертизы начинают на Западе все в большей мере учитывать не только текущий риск и текущую нагрузку, но и отдаленные эффекты (Cumulative..., 1986).

В интересах реализации программных целей КПСС по достижению подлинной гармонии во взаимодействии общества и при-

роды нам необходимо не допускать отставания в области экодиагностики и экотоксикологии и желательно в возможно более короткие сроки занять лидирующее положение в этих НИР, так как они имеют не только эколого-экономическое значение, но и приобретают с каждым годом все большую политическую значимость.

Перевод народного хозяйства на рельсы интенсивного развития, переход от экстенсивных форм использования природных ресурсов к действительно рациональному природопользованию обусловливают необходимость разработки комплекса мер по формированию государственной системы экологического нормирования хозяйственной деятельности и созданию организационных, научных и материально-технических условий функционирования этой системы.

Экологическое нормирование — это прежде всего специальным образом организованная деятельность (научно-исследовательская и нормативно-правовая) по теоретико-методическому обоснованию экологических критериев качества окружающей среды, состояния экосистем и их основных компонентов и по основанной на этих критериях разработке и утверждению регламентов и нормативов допустимых антропогенных воздействий применительно ко всем основным формам хозяйственной деятельности.

Достижение поставленных перед экономической реформой целей, особенно в части обеспечения сбалансированности и интенсификации производства, в значительной степени зависит от уровня экологической обоснованности развития народного хозяйства, соответствия деятельности государственных предприятий (объединений), которые необходимо учесть в комплексе научно обоснованных природоохранных (экологически обеспеченных) норм и правил (ПНиП) ведения этой деятельности.

Главной составной частью ПНиП являются экологические (природоохранные) нормативы рационального природопользования, соблюдение которых обеспечит сохранение средообразующих и воспроизводящих функций природных территориальных комплексов и их отдельных компонентов (воздуха, воды, земель, животного и растительного мира), а следовательно, позволит неограниченно долго и интенсивно развивать народное хозяйство.

Академик С. С. Шварц, рассматривая данную проблему, писал, что кардинальное решение проблемы охраны биосферы требует разработки развернутых характеристик отдельных биомов (степей, лесостепей, тайги, предтундровых редколесий, тундры, горных стран), которые должны включать общие рекомендации, касающиеся предельно допустимых форм и масштабов антропогенного воздействия на биогеоценозы разных типов, оптимального размещения индустриальных объектов, необходимых специальных мероприятий по охране биогеоценозов, повышению их продуктивности и стабильности (Шварц, 1973 г.). Таким образом, С. С. Шварц на почти полтора десятилетия предвосхитил возникновение экологического нормирования, вопрос о котором был поставлен на государственном уровне только в 1988 г.

В качестве междисциплинарной научной основы экологического нормирования можно принять диалектико-материалистическое учение академика В. И. Вернадского о биосфере и ее превращении в ноосферу (сферу разума) под воздействием сознательной деятельности человека. Разработка соответствующей этому учению системы экологического нормирования позволит заложить фундамент для планомерной экологизации хозяйственной деятельности и даст возможность продемонстрировать на практике коренные преимущества социализма по решению глобальной экологической проблемы.

Для всестороннего охвата ПНиП всех основных форм хозяйственной деятельности на единой нормативной основе соорганизации деятельности отраслей народного хозяйства по регионам для обеспечения поступательного развития процесса экологизации и его целенаправленности формируемая система экологического нормирования должна включать текущие, перспективные и конечные (ноосферные) экологические нормативы, разрабатываемые в территориальном, отраслевом и пересурсном аспектах, и гарантировать неуклонное снижение удельной антропогенной нагрузки на окружающую среду и природные комплексы на каждом новом шаге социально-экономического развития в условиях дальнейшего роста масштабов производства и уровня благосостояния советского народа.

В новых условиях хозяйственной деятельности конечная эффективность экономического нормирования будет в решающей степени зависеть от экономической заинтересованности природопользователей в соблюдении требований текущего экологического нормирования и в наращивании темпов приближения к уровню нагрузки, соответствующих конечным (ноосферным) нормативам допустимой антропогенной нагрузки.

В экономических показателях, нормах и нормативах, применяемых при планировании развития производительных сил, при размещении, проектировании, строительстве народнохозяйственных объектов и их эксплуатации, должны быть в полной мере учтены природоохранный результат хозяйственной деятельности и затраты на его достижение. Соответственно должны быть внесены изменения и в планы производства и материально-технического снабжения на уровне регионов, отраслей, предприятий и организаций.

Рассмотрим подробнее основные проблемы формирования государственной системы экологического нормирования.

Антропогенная трансформация природной среды создает реальную угрозу здоровью и благосостоянию нынешнего и будущих поколений людей. Определение границ, в пределах которых изменение природных процессов не приводит к неблагоприятным последствиям, представляется чрезвычайно важной и трудной задачей. Трудности связаны с многочисленностью типов антропогенного «пресса», гетерогенностью среды и разнообразием форм организации и изменчивости «живого вещества». Разработка стандартов

качества среды обитания человека началась сравнительно давно, и основное внимание вплоть до настоящего времени уделялось определению предельно допустимых концентраций (ПДК) химических соединений-загрязнителей и установлению их предельно допустимых выбросов (ПДВ) и сбросов (ПДС). Важность проделанной в этом направлении работы не подлежит сомнению. Однако в свете новых задач преобразовательно-управленческой деятельности обнаруживается ограниченность данного подхода.

Как указывалось выше, есть веские основания считать, что допустимые для человека уровни загрязнений не являются таковыми автоматически и для других организмов. Реакция популяций и экосистем на загрязнение не может рассматриваться как простая сумма реакций отдельных особей. Длительное поступление в биосферу загрязнителей на уровне гигиенических ПДК в конечном счете может приводить, как показывает опыт, к их накоплению в различных звеньях экосистем в сверхтоксичных концентрациях, отчего страдает не только живая природа, но и люди. Следует помнить, наконец, и о том, что загрязнения, будучи важнейшим фактором антропогенной трансформации среды, не являются все же фактором единственным.

Новый этап построения стандартов качества среды будет связан, как можно предположить, с введением критериев допустимой (интегральной) экологической нагрузки (ДЭН) на фрагменты биосферы локального, регионального и глобального масштабов.

Один из возможных подходов к определению ДЭН для отдельных экосистем и ландшафтов состоит в следующем. Важным экологическим обобщением является вывод, что любое вещество при определенных условиях оказывается экотоксичным. Однако независимо от того, какой именно токсикант действует на систему, ее интегральный ответ будет неспецифическим. Попав под воздействие загрязнителей любой природы, экосистемы начинают изменяться в направлении предшествующих стадий сукцессий, вплоть до полной деградации. ДЭН соответствует такому уровню нагрузки, который фиксируется на границе между уже деградировавшими и еще сохранившими климаксовую устойчивость экосистемами, находящимися в зоне воздействия со стороны одного и того же промышленного центра. Так как длительность наблюдений ограничена сроками существования крупных предприятий-загрязнителей, как правило, сравнительно небольшими, следует предусмотреть определенный «запас прочности» устанавливаемых норм. Поскольку поиск границ между нарушенными и ненарушенными экосистемами обычными методами сложен, в настоящее время отрабатываются дистанционные космические методы оценки состояния экосистем промышленных районов. Задача экологов — проведение наземных («подспутниковых») наблюдений и итоговая интерпретация получаемых данных (Бугровский и др., 1985).

Прогресс в деле нормирования интегральной антропогенной нагрузки на биоту в значительной мере определяется успехами

в выявлении и использовании соответствующих индикаторов. Особого внимания заслуживают в данной связи дикие млекопитающие, прежде всего их мелкие, а также крупные промысловые виды. Они близки по физиологическим и биохимическим характеристикам к человеку, и для них имеются совершенные способы переноса данных об одних видах на другие. Степень изученности пространственно-временных структур и трофических связей данных видов весьма велика. Все это позволяет на основе исследования отдельных особей и естественных популяций давать интегральные оценки изменениям среды локального, регионального и глобального масштабов (Безель и др., 1986).

К числу объектов-биоиндикаторов, перспективных для нормирования техногенной нагрузки, относятся и амфибии. Земноводные обитают в других средах. Размножение, эмбриональное и личиночное развитие происходят в воде, и личинки являются в основном консументами первого порядка. Взрослые особи являются же консументами второго и третьего порядков. Это позволяет получать оценки качества среды и того же биологического вида.

Принципиальное значение для определения ДЭН регионального уровня имеет создание системы индикаторов хода почвообразовательного процесса в экосистемах. Только установив нормы, обеспечивающие стабильность или рост плодородия почвы, и добившись их соблюдения, мы сможем сказать, что времена, когда стихийно развивавшаяся культура оставляла после себя пустыню, ушли в прошлое.

В настоящее время развитие производительных сил страны осуществляется на базе нормативно-правовой, инструктивно-методической и нормативно-технической документации министерств и ведомств СССР, лежащей в основе разработки материалов по размещению, проектированию, строительству новых и реконструкции действующих, а также по эксплуатации народнохозяйственных объектов и комплексов, созданию новой техники, технологии и материалов, распределению и потреблению продукции.

Тяжелая экологическая и санитарная обстановка в стране свидетельствует о несовершенстве нормативной базы, заложенной в основу системы принятия решений о размещении и развитии производительных сил, в обеспечении экологической безопасности.

Вследствие отсутствия системы экологических нормативов в настоящее время практически невозможно оценить, являются ли экономически выгодные для отраслей народного хозяйства мероприятия экологически обоснованными или приемлемыми для данного региона в целом.

За рубежом становление деятельности по стандартизации и нормированию в области охраны окружающей среды происходило с начала 70-х годов, и ее основой было формирование организационных структур управления природопользованием. К началу 80-х годов уже более 100 государств имели специализированные природоохранные органы. К этому же моменту международными усили-

ями была подготовлена Всемирная стратегия охраны природы, содержавшая конкретную информацию о состоянии экологического равновесия во многих регионах мира.

Первичными объектами охраны стали леса и их компоненты (фоновые и исчезающие виды растений и животных) в связи с тем, что за последнее столетие лесистость в мире сократилась с 85 до 28% (Лисицын, 1987).

Изучение причин гибели лесов пока не завершено, но уже сделаны некоторые выводы о заведомо недопустимых уровнях загрязнения воздуха соединениями серы, азота, фтора, озоном. Фитотоксикологами разработана серия нормативов предельно допустимых концентраций (ПДК) наиболее распространенных загрязняющих веществ в воздухе, многие из которых оказались более жесткими, чем гигиенические регламенты (в 2—50 раз) (Николаевский, 1983; Смит, 1985).

Из развитых капиталистических стран только США и Канада к началу 70-х годов располагали значительными территориями и акваториями девственной или «дикой» природы. Для дальнейшего сохранения их естественного состояния в этих странах была сформирована консервативная стратегия, предполагающая необходимость полного исключения каких-либо антропогенных трансформаций оставшихся островков «дикой природы».

В других капиталистических и развивающихся странах собственно девственная природа давно отсутствует, и поэтому требование о полном недопущении антропогенного воздействия здесь неуместно и соответственно упор делается на мерах не консервации, а улучшения состояния всех категорий лесов. В развивающихся странах мира в настоящее время широко проводятся лесовосстановительные работы, и в целом международный опыт регламентации воздействий на леса охватывает весь спектр возможных вариантов взаимодействия экономического развития и лесных экосистем.

В пределах одного и того же государства, как правило, исторически возникает значительная неравномерность в интенсивности воздействия на окружающую среду. Соответственно и современные природоохранные меры к разным по степени нарушенности территориям и акваториям применяются различные — от строгой консервации островков первозданной природы до формирования искусственных парков и садов на отвалах.

К началу 70-х годов в основном сформировалась система охраняемых территорий и вместе с тем стала очевидной полная несостоятельность отождествления охраны природы с установлением на части территории заповедного режима без принятия иных мер для защиты природы практически повсеместно. Также была осознана необходимость охраны «общих» для всех народов природных ресурсов — атмосферного воздуха, Мирового океана, экосистем Арктики и Антарктиды и т. д. Одновременно начинается становление региональной направленности природоохранных программ. В рамках этого направления оформилось направление по охране

устьев рек и побережий морей от загрязнения, что предполагало проведение экологизации водопользования в пределах водосборов крупнейших рек, протекающих нередко через несколько разных стран.

Региональная направленность в дальнейшем привела к формулированию принципиально новой стратегии в регулировании природопользования — к введению научно обоснованных квот на воздействие с целью недопустить превышения суммарной антропогенной нагрузки над допустимым уровнем. Примером могут служить квоты на промысел китов и ластоногих, что сочеталось с полным запретом промысла видов, находящихся под угрозой уничтожения.

На национальном уровне это направление в деятельности по охране природы в капиталистических странах было практически воплощено в специальном механизме эколого-экономического регулирования, в так называемой экологической экспертизе проектов развития, основанной на системе специально разрабатываемых нормативов ПДК и установления квот на выбросы для близкорасположенных источников загрязнения — предельно допустимый выброс.

Основной упор был сделан на возможно более полный охват количественными экономическими оценками различных убытков, наносимых обществу теми или иными формами природопользования. Задача этих оценок — заставить каждое предприятие осознать масштабы не только задуманных позитивных результатов, но и сопутствующих потерь и вытекающими из этих расчетов санкциями стимулировать природоохранные инициативы экономически. Именно на пути сформировавшегося экономического регулирования и были в конечном итоге достигнуты наиболее значительные успехи в деле охраны окружающей среды.

Меры экономического регулирования оказались в 10 раз более эффективными по сравнению с мерами административного принуждения и прямого контроля (Быстрова, 1980).

Широкое распространение на Западе мер экономического регулирования сочеталось с переходом от экстенсивных форм и методов охраны окружающей среды (увеличение забора чистой воды на разбавление промстоков до уровня ПДК, строительство все более высоких труб для рассеивания промвыбросов, увеличение размеров очистных сооружений, шламонакопителей, хранилищ отходов) к интенсификации как природопользования, так и собственно природоохранных мер. Получил распространение курс на снижение удельного водо- и ресурсоупотребления, на «рециклинг» в техногенных потоках веществ и на снижение удельной энергоемкости производимой продукции (Лисицын, 1987).

Во Франции основной целью в развитии природоохранной деятельности были названы разработка и широкое внедрение мало- и безотходных технологий, и менее чем за 10 лет реализации этой программы Франция вышла на мировой рынок технологий с более чем сотней законченных разработок. В основном завершено повсеместно внедрение экологически чистых технологий в Японии

(прежде всего благодаря продуманным мерам экономического стимулирования, включая прогрессирующее налогообложение за загрязнение среды).

Важнейший позитивный итог экономического регулирования охраны окружающей среды на Западе — формирование такого пути экономического развития, когда рост выпуска продукции сочетается с неуклонным снижением ее ресурсо- и энергоемкости, снижением размеров ущерба, наносимого природе, на единицу продукции.

Исходя из особенностей экономических условий хозяйствования в капиталистических странах, важнейшее значение для них имеют экономические показатели ущерба от нерационального природопользования и показатели экономической эффективности затрат на охрану природы. Разработаны процедуры анализа типа «затраты—выгоды», и собственно природоохранные нормативы выполняют при этом анализе лишь вспомогательные функции.

Первая функция экологического нормирования — исключение неприемлемого экологического ущерба, как правило, имеющего рассчитанный экономический эквивалент. Невыполнение этих ограничивающих нормативов антропогенной нагрузки на окружающую среду грозит нарушителям разорительными санкциями.

Вторая функция — регулирование антропогенной нагрузки и затрат на ее ограничение таким образом, чтобы сохранялись условия для самовоспроизводства экосистем, но меры по их защите не препятствовали бы экономическому росту, это — текущее нормирование, оперирующее в пределах нагрузок, определяемых предельными квотами на воздействие.

Третья функция — стимулирование постоянного снижения удельной антропогенной нагрузки на окружающую среду на каждом новом шаге экономического развития.

Для зарубежных социалистических стран характерны отраслевой принцип, отраслевое регламентирование воздействий на природу. Практически отсутствует охрана природы в целом и действуют правовые нормы по охране отдельных объектов окружающей среды. Природоохранное нормирование регламентирует использование лесных ресурсов, охоту, рыбную ловлю, водопотребление (включая затраты воды на разбавление производственных сточных вод), загрязнение воздуха с упором на санитарно-гигиеническое нормирование (Лисицын, 1987).

В приложениях к принимаемым в социалистических странах законам по охране окружающей среды даются перечни нормативов ПДК и предусмотрены размеры штрафов за загрязнение. Многие нормы устанавливаются дифференцированно для разных зон. В Польше, помимо ПДК загрязняющих веществ в воздухе, установлены и предельные нормативы выбросов пыли и сажи на единицу площади (250 т/км ^{2} в год, но не более 40 т/км ^{2} в 1 мес). Этот опыт Польши заслуживает заимствования и даже может быть расширен.

В социалистических странах взят курс на лесовосстановление с целью довести показатели лесистости территории до 30%. В регионах СССР, где леса чрезмерно сведены, следует также планировать восстановление лесистости до $^1/_3$ территории, первично покрытой лесами до начала их сведения.

В целом в странах — членах СЭВ — охрана окружающей среды и рациональное природопользование пока не нашли адекватного отражения в управленческих структурах. Чехословацкие экологи считают главным недостатком сложившейся системы слабую разработанность комлексной концепции охраны природы. Ориентация на охрану изолированных природных компонентов по отраслевому принципу уже не отвечает объективным требованиям времени.

Если планировать формирование системы природоохранного нормирования, то следует признать наличие общего отставания социалистических стран от уровня регулирования природопользования в таких капиталистических странах, как Япония, Швеция, Канада, США, Великобритания, Франция. Наличие отдельных достижений не меняет общей картины неблагополучного состояния в данной области. Это касается и общего уровня прикладных экологических исследований, результаты которых могут быть использованы в целях нормирования и регламентации природопользования.

Западными экологами обоснован выбор биомов в качестве главного объекта охраны природы и применительно к условиям конкретных биомов решаются задачи охраны атмосферы, литосферы, гидросферы, биосферы. Особого внимания заслуживает переход к гибким системам контроля, девиз которых — «ожидать неожидаемое», что особенно важно для выявления факторов ранее не установленного и потому не учтенного в нормативах риска. Поскольку повсеместно нормами охвачена только очень незначительная часть всех промышленных эксгалатов, то соблюдение этих форм нередко создает лишь видимость благополучия при том, что фактически происходит неприемлемое загрязнение объектов окружающей среды.

Стандарты качества окружающей среды, нормы и средства контроля в США и других капиталистических странах разрабатываются агентствами или министерствами охраны окружающей среды и имеют силу закона. Централизация процедур разработки, утверждения и контроля за выполнением экологических стандартов — объективная необходимость, что подтверждается опытом наиболее развитых капиталистических стран.

В Советском Союзе многие недостатки природопользования объясняются несовершенством нормативной базы реализации и планирования природоохранных мероприятий, поскольку в основе существующего нормирования и стандартизации лежат гигиенические нормативы, которые не во всех случаях обеспечивают безопасность для экосистемы.

Тем не менее методология и нормативная база нормирования

и стандартизации в области охраны здоровья населения от неблагоприятного воздействия факторов окружающей среды, воплощенные в законодательстве СССР о здравоохранении, в настоящее время являются единственной теоретически, методически и организационно оформленной основой природоохранного нормирования в стране. Поэтому опыт формирования и функционирования системы гигиенического нормирования представляет несомненную ценность для использования его при формировании единой эколого-гигиенической нормативной базы планирования, размещения, проектирования и строительства народнохозяйственных объектов и комплексов, которая далее будет именоваться природоохранной нормативной базой. Собственно экологические нормативы пока практически отсутствуют, и потому именно экологические составляющие природоохранного нормирования требуют неотложных мер государственного масштаба, реализация которых тем не менее не должна ни в коей мере затормозить поступательное развитие гигиенического нормирования.

Существующая в настоящее время в СССР совокупность природоохранных норм и правил хозяйственной деятельности природопользователей не представляет собой единой системы. Деятельность многочисленных разработчиков норм (медицинских, проектных, отраслевых НИИ, высших учебных заведений и др.) не имеет согласованной методологической основы и не координируется. Набор норм и нормативов сложился в основном по «авральному» способу и потому охватывает только такие сферы техногенного воздействия, где возникли наиболее острые природоохранные ситуации.

По имеющимся оценкам, разработанные в настоящее время в СССР совокупные природоохранные нормы и правила (ПНиП) рассредоточены по более чем 800 документам, и из этих ПНиП большая часть (80%) носит рекомендательный характер. Большинство нормативно-технических документов, обязательных для размещения, проектирования и строительства предприятий, было разработано на основе достижений санитарно-гигиенических исследований 60-х годов и до сих пор не претерпело практически никаких изменений. Именно в этих документах нашел свое завершенное воплощение экстенсивный подход к природопользованию. Таким образом, в технико-экономические обоснования и проекты нового строительства предприятий и сооружений изначально закладываются решения, ориентированные на достижение морально устаревших показателей и критериев.

Единый кадастр норм и свод методик нормирования отсутствуют. Справочники, содержащие те или иные нормы, не имеют указаний об использованных методиках нормирования, и потому нет возможности оценить обоснованность и надежность норм. Широко распространено волевое, нерегулируемое и неконтролируемое нормотворчество. Государственная экологическая экспертиза норм, как правило, не проводится.

Самые «больные места» природоохранного нормирования в СССР обусловлены отсутствием:

единой концепции природоохранного нормирования, определяющей цели этой деятельности и принципы подбора критериев для оценки состояния окружающей среды и природных комплексов;

унифицированных принципов и методических подходов к разработке нормативов, требований и регламентов, экспертизы их надежности, требований к их периодической корректировке и пополнению;

общего подхода к охране целостных ландшафтов, сообществ, экосистем, ПТК и их компонентов, согласованности норм воздействия на отдельные компоненты целостных ПТК (ландшафтов, биогеоценозов, экосистем);

пространственно-временной дифференциации и ограничений на использование природоохранных норм и правил в различных природных зонах и в разных условиях хозяйствования;

равномерности развития природоохранных норм для всех сфер и отраслей народного хозяйства.

Если с позиции ноосферного подхода оценивать существующую в СССР систему нормирования ПДК и основанную на ПДК систему ПДВ/ПДС, то очевидно ее несоответствие долгосрочным целям ноосферогенеза, так как, по существу, регламентируется скорость поступления отходов хозяйственной деятельности в природные резервуары таким образом, чтобы в каждый момент времени в зонах выбросов и сбросов концентрация техногенных токсикантов не превышала допустимого уровня. На этой основе в принципе невозможно контролировать объемы потребления тех или иных ресурсов, учитывать естественную скорость их возобновления и предотвращать их истощение.

Достижение программной цели КПСС — подлинно гармоничного взаимодействия общества и природы — предполагает поэтапное приведение всех основных форм хозяйственной деятельности природопользователей в соответствие с представлениями о ноосфере, по выражению академика В. И. Вернадского — «сфере жизни» коммунистического общества.

Промежуточными результатами длительного перехода биосферы в ноосферу должны стать структурно-функциональные ячейки будущего общества — нооценозы, формирование которых следует осуществлять на базе научно обоснованных, экологически обеспеченных природоохранных нормативов антропогенных воздействий на природные территориальные комплексы и их компоненты.

Западными экологами принят на вооружение лозунг «Думать глобально — действовать локально». Большая часть решений экологического характера принимается на локальном уровне, и в сумме эти локальные явления и создают глобальный фон техногенной нагрузки. Однако опыт последнего десятилетия свидетельствует о перспективности прежде всего единой региональной экологической политики. Именно в масштабе регионов на базе совершенствования и реконструкций сложившихся территориально-производственных комплексов (ТПК) возможно дости-

жение все большей замкнутости и, следовательно, безотходности техногенного круговорота вещества и максимально эффективное использование энергии. Именно на уровне регионов необходимо проводить в жизнь ноосферные преобразования, формируя нооценозы.

Переход биосферы к ноосфере предполагает неизбежность качественного скачка в глобальных вещественно-энергетических циклах, что потребует не противодействия техногенным изменениям тех или иных параметров, а тщательного изучения и оценки каждого конкретного случая — идет ли речь об угрозе будущей ноосферы или же о конкретном и неизбежном проявлении того самого качественного скачка, который указывает на ее зарождение.

Необходимо иметь в виду, что полного возврата к тому качеству среды обитания, которое было в доиндустриальные эпохи, не будет. Встает проблема дифференцированного отношения к параметрам текущего и прогнозируемого состояния биосферы для выявления тех требований по сохранению прежнего качества, которые действительно должны выполняться неукоснительно во избежание экологических кризисов и учитываться в природоохранных нормативах природопользования.

Исходя из концепции превращения сознательной деятельности человека в основной фактор развития общества и природы как единого целого, ПНиП рационального природопользования как раз и являются тем инструментом, который позволяет осуществлять хозяйственную деятельность в соответствии с объективными закономерностями развития природной среды и общества.

ПНиП рационального природопользования объединяют совокупность требований к размещению, проектированию, строительству новых и реконструкции действующих, а также к эксплуатации народнохозяйственных объектов и комплексов, к новой технике, технологиям и материалам, к различным процедурам текущего и долгосрочного планирования развития народного хозяйства. Они являются основой функционирования экономических рычагов стимулирования ресурсосбережения, рационального природопользования в целом. Главное назначение ПНиП — обеспечение неуклонного снижения удельных показателей антропогенной нагрузки на окружающую среду, исчисляемых на единицу площади, на душу населения, на единицу веса или на рубль стоимости конечной товарной продукции и т. д.

Территориальные нормативы удельной нагрузки на единицу площади в первую очередь направлены на соорганизацию хозяйственной деятельности разных природопользователей на локальном и региональном уровнях в соответствии с объективными закономерностями развития природной среды (буферные свойства, резерв самоочищения, устойчивость). Эти нормативы должны учитывать как функциональное зонирование, сложившееся исторически в ходе освоения, так и естественное зонирование территорий и акваторий в природно обусловленных границах и стимулировать дальнейшее развитие в направлении все более опти-

мального сочетания антропогенного и естественного зонирования.

Объектами территориального нормирования в перспективе должны стать иерархически соподчинившие водосборные бассейны малых, средних и крупных рек как целостные территориальные образования, в пределах которых должно быть гарантировано поддержание высокого качества атмосферного воздуха, оптимального соотношения естественных и антропогенных подсистем (прежде всего уровень лесистости, поддержание и воспроизводство естественного плодородия почв, оптимальный уровень разнообразия, биопродуктивности и устойчивости экосистем и в конечном итоге формирование на данном водосборе поверхностного стока с качеством воды, соответствующим требованиям водоохранного законодательства).

Функции заказчика и гаранта выполнения территориальных нормативов природопользования должны быть возложены на органы территориального управления, что соответствует закону о статусе Советов народных депутатов.

Отраслевые нормативы удельной антропогенной нагрузки на единицу товарной продукции (объем, вес, стоимость единицы мощности основных фондов и др.) должны регламентировать воздействие на основные природные компоненты (воздух, воду, земли, недра, животный и растительный мир, население, пространство и т. д.), исходя из отраслевой специфики.

Эти нормативы должны ориентировать министерства, ведомства, предприятия и объединения на неуклонное снижение воздействия на окружающую среду и ПТК или на поддержание уровня ноосферосовместимой нагрузки. В условиях планируемого роста объемов производства в 2 раза до 2000 г. такая направленность отраслевого нормирования — единственная гарантия недопущения постоянного роста суммарной антропогенной нагрузки и соответствующего роста народнохозяйственного ущерба (экономического и экологического).

Функции заказчика отраслевых нормативов природопользования должны быть возложены на отраслевые министерства и ведомства, а их утверждение и установление порядка контроля за соблюдением — на орган государственного управления, ответственный за организацию и проведение в стране государственной экологической экспертизы хозяйственной деятельности,— на Госкомприроду СССР.

Пересурсные нормативы природопользования, регламентирующие рациональную эксплуатацию тех или иных видов природных ресурсов, должны обеспечивать расширенное воспроизводство возобновимых природных ресурсов и комплексное, безотходное и в перспективе замкнутое на основе рециклинга использование невозобновимых минерально-сырьевых ресурсов, что соответствует представлениям об органичном включении техногенных вещественно-энергетических потоков в биосферные и о формировании на этой основе ноосферного круговорота веществ и ноосферных потоков энергии, о достижении действительно

гармоничного сочетания антропогенной деятельности и закономерностей развития природной среды.

Функции заказчика пересурсных нормативов природопользования должны быть возложены на министерства и ведомства СССР, в обязанности которых входят разработка и эксплуатация данных видов ресурсов. Утверждение нормативов и установление порядка контроля за их соблюдением необходимо возложить на органы государственного природоохранительного надзора Госкомприроды СССР.

Для достижения конечных целей природоохранного нормирования первоочередное значение имеет разработка интегральных показателей воздействия на окружающую среду и природные комплексы. Для токсичных выбросов и сбросов должны быть разработаны территориально-отраслевые приведенные суммарные значения объемов токсичных загрязняющих веществ в расчете на единицу использованного в производстве сырья, на тонну конечной продукции и т. п.

Для нетоксичных отходов должны быть разработаны показатели, характеризующие долю исходного сырья, превращающегося в конечную товарную продукцию как в пределах данного предприятия, так и в масштабах ТПК (в случае, когда отходы одних производств становятся сырьем для соседних предприятий).

Природоохранные нормативы рационального природопользования должны сочетаться с технико-экономическими (прежде всего фондообразующими) нормативами хозяйственной деятельности предприятий и объединений. Существующая обособленность нынешних природоохранных нормативов и регламентов от основных технико-экономических показателей эффективности производства — один из главных факторов, препятствующих практической экологизации современного природопользования.

Указанная система природоохранных норм и правил хозяйственной деятельности, включающая различные нормативы рационального природопользования, должна нацеливать предприятия (объединения), министерства и ведомства, органы территориального управления на достижение конечных природоохранных (эколого-гигиенических) результатов, а не на создание средств природоохранного назначения, эффективность эксплуатации которых во многих случаях низка и не может обеспечить выполнение требований природоохранительного законодательства, что приводит к фактическому омертвлению значительных финансовых и материальных ресурсов, выделяемых на охрану природы.

Природоохранным (эколого-гигиеническим) результатом является прежде всего только такое снижение антропогенной нагрузки на окружающую среду, ПТК и их компоненты, которое обеспечивает соблюдение соответствующего уровня нормативных (текущих, перспективных, конечных) экологических требований. Нецелесообразно считать природоохранным результатом ввод дополнительных систем очистки выбросов и сбросов, дополнительное от-

ведение воды на разбавление неочищенных или недостаточно очищенных сточных вод и другие мероприятия до тех пор, пока не показано соответствие уровня антропогенной нагрузки нормативным требованиям.

Традиции экстенсивного природопользования наложили тяжелый отпечаток на все основные формы хозяйственной деятельности, и поэтому приведение их в соответствие с требованиями ноосферосовместимости является сравнительно отдаленной перспективой. Тем не менее важно обеспечить поступательное и целенаправленное развитие экологизации современных способов ведения хозяйственной деятельности для поэтапного приближения к уровню целевых нормативов рационального природопользования. Это достижимо только при формировании динамичной системы экологического нормирования.

Природоохранные нормы и правила должны быть подразделены на три временные категории — текущие, перспективные и конечные (ноосферные). Это позволит оперативно реагировать на качественные изменения в технологиях, поддерживать соответствие хозяйственной деятельности экологическим требованиям на каждом новом шаге научно-технического прогресса, не допускать возникновения таких тенденций в развитии производительных сил, которые могут замедлить или даже остановить движение в направлении ноогенеза.

Текущий уровень экологического нормирования — совокупность унифицированных и стандартизированных регламентов и нормативов антропогенных воздействий, которые достижимы при данном научно-техническом уровне развития производительных сил в конкретных экологических условиях ведения хозяйственной деятельности и позволяют оптимальным образом сочетать краткосрочные интересы природопользователей и долгосрочные экологические интересы общества в целом. В настоящее время этой категории природоохранного нормирования соответствуют (в определенной мере аналогичны) нормативы ориентировочно безопасных уровней воздействия (ОБУВ), временно согласованных выбросов (ВСВ) и сбросов (ВСС) и другие временно устанавливаемые нормативы (например, временные квоты на промысел).

Перспективный уровень экологического нормирования — совокупность унифицированных и стандартизированных регламентов и нормативов антропогенных воздействий, которые должны быть достигнуты к определенному сроку на основе внедрения в хозяйственную деятельность результатов НТП и экономического стимулирования рационального природопользования в предшествующий период действия текущих нормативов. Это означает, что перспективные нормативы через заранее установленный промежуток времени закономерно переходят в категорию текущих, чем обеспечивается поэтапное и планомерное приближение значения антропогенной нагрузки к уровню конечных (ноосферных) нормативов, а на каждом конкретном этапе экологизации хозяйственной деятельности эти нормативы служат целевыми функциями

осуществления природоохранных мероприятий и позволяют оценивать их результативность.

В настоящее время этой категории нормирования соответствуют периодически пересматриваемые нормативы предельно допустимых выбросов (ПДВ) и сбросов (ПДС), обычно устанавливаемые для того или иного предприятия на срок 5 лет. Но полных аналогов пока не существует, и поэтому в планово-проектной деятельности используются морально устаревшие нормативы предельно допустимых концентраций (ПДК) загрязняющих веществ 15—20-летней давности, что является мощным антистимулятором для ускоренного внедрения малоотходных и безотходных технологий и сдерживает поступательное развитие экологизации хозяйственной деятельности.

Конечный (ноосферный) уровень экологического нормирования — совокупность унифицированных и стандартизированных регламентов и нормативов антропогенных воздействий, соответствующих критерию ноосферосовместимости и обеспечивающих восстановление в ранее освоенных регионах и сохранение в регионах нового освоения высокого качества окружающей среды, соответствующего требованиям законодательства Союза ССР о здравоохранении, законодательства об охране природы и рациональном использовании природных ресурсов, и гарантирующих практическую реализацию программной цели КПСС о достижении подлинной гармонии во взаимодействии общества и природы.

Соответствующий конечным (ноосферным) нормативам уровень экологизации хозяйственной деятельности будет отвечать принципам формирования ноосферы, и, следовательно, дальнейшее социально-экономическое развитие, основанное на соблюдении экологических нормативов конечного уровня, можно будет с полным основанием считать ноосферогенезом.

Текущие и перспективные экологические нормативы рационального природопользования должны устанавливаться для освоенных регионов, тогда как для регионов нового освоения целесообразно изначально вести проектирование, планировать развитие и формирование соответствующих ТПК на основе экологических нормативов конечного (ноосферного) уровня, что позволит обеспечить изначальное формирование новых ТПК как нооценозов — структурно-функциональных ячеек будущей ноосферы.

Таким образом, поэтапное и планомерное приведение хозяйственной деятельности к уровню нормирования, все более приближающемуся к ноосферосовместимому, позволит в конечном итоге совершить планомерный переход от экологически стихийного развития производительных сил, чреватого обострением экологических кризисов разного масштаба и даже экологической катастрофой, к сознательной, природоформирующей деятельности — ноосферогенезу.

В основе экономического нормирования рационального природопользования должен лежать системный подход. При этом центральным объектом нормирования следует принять природный

территориальный комплекс, или его лабораторные аналоги, или математические модели. Объектом управления должно быть предприятие (объединение) — территориальная инженерно-природная система, развитие которой направляется на создание первичного нооценоза — структурно-функциональной ячейки будущей ноосферы — сферы влияния разума.

При разработке экологического нормирования могут быть использованы различные системные принципы, и в частности:

принцип цели — приоритет учета долгосрочных целей и последствий над краткосрочными: региональных над локальными и т. д.;

принцип саморегуляции — учет в хозяйственной деятельности не только положительных, но и отрицательных обратных связей, соблюдение баланса положительного и отрицательного;

принцип «ожога» — интеграция требований по учету внутрисистемных резервов по параметрам пространства, времени, вещества, энергии и информации;

принцип «слабого звена»;

принцип «больше не значит лучше» — переход на путь интенсификации технико-экономического развития за счет максимального совершенства при минимальном количественном росте;

принцип «джиу-джитсу» — максимальное использование внутрисистемных сил, способных действовать в нужном для общества направлении и компенсировать отрицательное антропогенное воздействие;

принцип снижения удельного риска — развитие только таких направлений роста материального потребления, при которых обеспечивается снижение удельной нагрузки на единицу производимой продукции;

принцип ноосферосовместимости и некоторые другие принципы.

Стратегическая цель экологического нормирования рационального природопользования — приведение всех основных форм хозяйственной деятельности в соответствие с целями создания устойчивых, способных к аккумуляции свободной энергии эколого-экономических систем (нооценозов) и постепенного, планомерного формирования на этой основе первичной ноосферы Земли.

Для достижения этой цели необходимо ускоренными темпами развивать теорию и практику экологического нормирования антропогенного воздействия на ПТК и их основные компоненты.

Международный опыт свидетельствует о необходимости приоритетного развития научных исследований по формированию нормативной базы систем раннего предупреждения об экологической угрозе, ориентированной на качественно новое адаптивное управление природопользованием, девиз которого — «ожидать неожидаемое» (Adaptive..., 1978). Одной из первоочередных задач в этой связи является организация стройной системы раннего предупреждения для локального, регионального и национального мониторинга, основанной либо на особо чувствительных индика-

торах (биоиндикаторах), либо на привязке пунктов слежения к особо критическим зонам, где проявление самых ранних признаков опасности наиболее вероятно.

К первоочередным задачам экологического нормирования относятся такие:

организация комплексных обследований базовых предприятий основных отраслей народного хозяйства;

экологическая аттестация действующих технологий;

выявление наиболее представительных и существенно нарушенных регионально экологических систем в типичных для СССР географических зонах (тундра, лесотундра, лесная зона, лесостепи, степи, полупустыни и т. п.);

определение наиболее информативных показателей для типичных выделенных участков, характеризующих состояние экосистем, например показатель измерения плодородного слоя почвы, движения границы леса и т. д.;

построение концептуальных схем движения основных загрязняющих веществ в трофических цепях и переноса их в пространстве в виде математических моделей для обоснования прогнозов изменения состояния изучаемых биогеоценозов;

содержание информационной базы данных, основанной на применении ЭВМ, для идентифицирования математических моделей, локальных биоценозов;

разработка адекватного описания диффузии и переноса загрязняющих веществ в амосфере и водной среде;

развитие методов экологической диагностики состояния биоценозов при различных типах антропогенной нагрузки на них.

На первом этапе нормативного обеспечения регионального и локального ноогенеза необходимо направить научно-исследовательские работы на глубокое изучение основных издержек современного природопользования и на всестороннее описание таких режимов и уровней антропогенной нагрузки на окружающую среду, которые можно обоснованно принять за несовместимые с идеей формирования нооценозов — самовоспроизводящихся и способных к не ограниченному временем прогрессивному саморазвитию эколого-экономических систем, направляемых человеческим разумом, и в рамках которых прогресс цивилизации оказывается частью общего прогрессивного развития всех форм жизни. На основе результатов этих исследований возможно разработать обоснованную систему экологических критериев заведомо ноосферной несовместимости хозяйственных решений и соответствующие жесткие ограничения на осуществление экологически необоснованных народнохозяйственных мероприятий.

Одновременно с решением задачи первого этапа необходимо проанализировать то состояние экосистем и других реципиентов антропогенных воздействий, которое может оказаться совместимым с ноогенезом либо в ограниченном пространстве, либо на коротких отрезках времени. На этой основе следует сформулировать критерии относительной ноосферной совместимости которые от-

вечают существующим представлениям о том, что следует считать допустимой антропогенной нагрузкой.

Второй этап совершенствования природоохранного нормирования — всесторонняя разработка критериев ноосферосовместимости для всех основных форм природопользования и с учетом естественных пределов устойчивости природных территориальных комплексов основных регионов. Эти критерии должны охватывать как внутрисистемные, так и макросистемные связи, увязывать интересы настоящего и будущего. Совместимые с целями ноогенеза уровни антропогенного воздействия и преобразования в сочетании с количественными либо четкими качественными параметрами ноосферосовместимости трансформации ПТК и их ведущих компонентов в совокупности сформируют систему экологических нормативов. Обоснованные перечни мер по соблюдению экологических нормативов образуют систему природоохранных (экологически обеспеченных) норм и правил хозяйственной деятельности.

Третий этап — разработка такой структуры управления природопользованием, планирования и проектирования, в которую природоохранные нормы и правила будут органически встроены и будут определять возможные направления социально-экономического развития общества аналогично тому, как сейчас это развитие определяют наличные и доступные сырьевые или трудовые ресурсы. Этот этап займет продолжительное время, и потому следует предусмотреть установление и законодательное закрепление обязательного проведения экологической экспертизы и иных проверок ноосферосовместимости планов и проектов, как только будут реализованы цели первого и особенно второго этапов.

Необходима также разработка системы положительных стимулов к переходу отраслей народного хозяйства на путь ноосферосовместимого развития. Санкции же за нарушения экологических нормативов должны выполнять лишь вспомогательную функцию. На уровне государства самим экономическим механизмом природопользования должна обеспечиваться реализация стратегии ноогенеза при приоритете положительных экономических стимулов («пряник», а не «кнут»), тогда как «кнуту» (штрафным и прочим санкциям) следует отводить роль лишь тактического средства в руках местного территориального управления.

Курс на ноогенез означает, что роль территориального управления резко возрастает и оно должно получить в свое распоряжение самые эффективные экономические рычаги для организации деятельности всей совокупности природопользователей на данной территории.

Даже первый этап развертывания работ по экологическому нормированию потребует серьезных изменений как в управлении охраной природы в стране, так и в проведении научных исследований. В настоящее время в СССР практически отсутствуют научные учреждения, чей кадровый состав и оснащение были бы адекватны задачам проведения научно-исследовательских работ по экологическому нормированию. Союзные и республиканские

министерства объективно, в силу экономического механизма, не только не заинтересованы в развитии исследований по экологической регламентации собственной деятельности, но и даже заинтересованы в совершенно обратном — в полном отсутствии эффективного экологического нормирования, в сохранении принятых процедур согласования своей предпроектной и проектной документации, которые позволяют им проталкивать необоснованные по своей экологической сущности проекты.

Разработку экологических нормативов целесообразно поручить академическим НИИ и научно-исследовательским организациям Госкомприроды СССР. Разработку концептуальных, теоретико-методологических и методических основ экологического нормирования необходимо поручить научным учреждениям Академии наук СССР, для чего предусмотреть формирование специализированных на данной проблематике научно-исследовательских подразделений, учитывая как специфичность данной научной проблемы и ее комплексный междисциплинарный характер, так и исключительную актуальность научно-исследовательских работ по экологическому нормированию и их народнохозяйственную значимость.

При наличии единой методологии экологического нормирования разработку текущих отраслевых и пересурсных экологических нормативов целесообразно возложить на научно-исследовательские организации отраслевых министерств и ведомств — природопользователей при участии научных учреждений Госкомприроды СССР и Академии наук СССР.

Территориальные экологические нормативы всех уровней (текущие, перспективные, конечные), а также перспективные и конечные отраслевые и пересурсные нормативы должны разрабатываться специально организуемыми для этой цели в центре и основных регионах (экономических районах) страны службами экологического нормирования и экспертизы, функционирующими на межведомственной основе и подчиненными территориальному управлению или Госкомприроде СССР.

Создание эффективной системы экологического нормирования — необходимая предпосылка формирования важнейшего механизма приведения хозяйственной деятельности природопользователей в соответствие с требованиями экологической безопасности, которым является государственная экологическая экспертиза (ЭЭ) планов и проектов экономического развития, различного рода документации на размещение, строительство, реконструкцию, эксплуатацию народнохозяйственных объектов и комплексов, на создание новой техники, технологии и материалов. Само по себе наличие экологических норм и правил не может обеспечить экологизацию природопользования, и именно для этого в руках государства и общественности должен быть специальный инструмент — развитые в теоретическом и методическом отношении процедуры экологической экспертизы, ответ-

ственность за проведение которой в настоящее время возложена на Госкомприроду СССР.

Особое значение экологической экспертизы определяется в настоящее время тем, что реализация выработанной июньским (1987 г.) Пленумом ЦК КПСС программы радикальной реформы управления экономикой страны проходит в период обострения экологических проблем, порожденных глубоко укоренившимся к настоящему времени экстенсивным, ресурсорасточительным способом ведения общественного производства.

На этом фоне повышение хозяйственной самостоятельности природопользователей в соответствии с Законом СССР о государственном предприятии (объединении) может усугубить существующие и породить новые экологические проблемы в различных регионах страны.

В этих условиях исключительно важным является осуществление мер по усилению роли экспертизы проектов на строительство крупных народнохозяйственных объектов для предупреждения отрицательных экологических последствий.

Вместе с тем экспертиза только проектов строительства является важным, но далеко не единственным элементом государственной экологической экспертизы. Основные задачи обеспечения рационального природопользования, включая охрану окружающей среды, должны решаться при выработке стратегий и гипотез территориального и отраслевого развития промышленного и агропромышленного производства, создания новой техники, технологии и материалов.

В настоящее время остро ощущается отсутствие государственной стратегии охраны природы на всей территории страны, которая должна явиться своего рода корректирующим механизмом интенсивного развития экономики и обеспечить соблюдение экологических интересов наряду с социальными, экономическими, политическими и другими интересами страны.

Долгосрочной (конечной) целью ЭЭ является обеспечение трансформации биосферы в ноосферу и создание ее структурно-функциональных ячеек — нооценозов.

В круг рассматриваемых экспертами воздействий должны быть включены возможные изменения условий существования всего разнообразия представленных объектов, и экспертиза должна знать и уметь отстаивать интересы по возможности всех реципиентов в районе предполагаемых воздействий, начиная с обыкновенного размещения объекта.

Для проектов, затрагивающих большие территории (республики, края, области, речные бассейны и т. д.), следует рассматривать интересы этих территорий в целом, а также их частей (административных районов, природных территориальных комплексов, заповедников, водосборных бассейнов средних и малых рек, уникальных ландшафтов).

Ввиду сложности и многообразия охраняемых природных объектов и воздействий на них эксперты вынуждены работать

в условиях неполной информации о воздействиях и их результатах. Поэтому результаты экологической экспертизы всегда содержат элементы некоторой неопределенности и риска, в связи с чем в заключение экологической экспертизы должны быть обязательно отражены и нерассмотренные вопросы, а также указан срок действия принятых оценок. Неопределенность имеется даже в конечных целях экономических стратегий и планов развития.

Внимание экологической экспертизы должны привлекать все стадии принятия решения, отражающиеся на охраняемых объектах:

концепции, планы, программы долгосрочного и пятилетнего развития территории, проекты размещения, строительства новых и реконструкции действующих предприятий и сооружений;

техническая документация на разработку технологий общественного производства, методы и средства распределения и потребления продукции и услуг;

организационное и координационное обеспечение научных, изыскательских, проектных, строительных и эксплуатационных работ в территориальном, отраслевом, проблемном и ресурсных аспектах;

нормативно-правовое и инструктивно-методическое обеспечение работ, включая создание и совершенствование системы показателей и планирования, учета и отчетности;

материально-техническое обеспечение (ресурсы, сырье, материалы, машины, приборы, транспорт, валюта и т. д.) и подготовка кадров;

информационное обеспечение и связь;

оценка убытков, разбор жалоб хозяйственных организаций, населения и общественности;

обоснование системы мер на планируемый период, состояние и воспроизводство природных ресурсов и экосистем, включая население;

эффективность принятых мер;

производство природоохранных средств (оборудование, приборы, материалы и т. д.);

эксплуатация имеющихся и освоение новых средств охраны окружающей среды.

В настоящее время полноценное развитие ЭЭ в СССР в значительной мере сдерживается тем, что пока еще мало внимания уделяется фундаментальным экологическим исследованиям популяций и биогеоценозов, находящихся под антропогенным прессом различной интенсивности и продолжительности. Данное направление НИР признано одним из ведущих по Академии наук СССР, но пока не имеет у нас должного оснащения, материального обеспечения и кадров. Численность экологов в СССР, квалификация которых позволяла бы им работать по данным проблемам, очень мала, и необходимы серьезные меры для приведения экологической науки в СССР в соответствие с современными требованиями. Только на основе глубоких фундаментальных экологических

НИР возможно качественно решить основные вопросы теоретического обоснования ЭЭ и проработать основные проблемы с необходимой для практики конкретностью.

Неразработанность общих теоретических основ ЭЭ наряду с ее организационными и чисто процедурными недостатками имеет следствием весьма низкие эффективность и качество оценок воздействия промышленных объектов на окружающую среду. Основные недостатки ЭЭ в СССР:

формальное закрепление названия ЭЭ за традиционными примитивными и экологически абсолютно неэффективными процедурами согласования проектов: подмена модным термином действенного контроля за степенью экологической обоснованности проектных и плановых разработок;

отсутствие экологических нормативов и однобокая ориентация ЭЭ на нормативы санитарно-гигиенические, что не позволяет решать собственно природоохранные проблемы;

отсутствие гласности при выдвижении проектов и их обсуждении, доминирование узковедомственных подходов и интересов;

множественность форм зависимости экспертов от разработчиков проектов, низкая квалификация экспертов, отсутствие вариантности в рассмотрении проектов из-за неразработанности альтернативных вариантов достижения конечных целей;

отсутствие системы «обратной связи» или ретроспективной экологической экспертизы, на основании которой можно было бы судить о качестве и правильности экспертизы проектов;

отсутствие до последнего времени общегосударственного органа управления, способного эффективно проводить в жизнь единую экологическую политику и противостоять ведомственности и местничеству;

отсутствие в проектах разделов с описанием неизбежного экологического ущерба и вероятности возникновения аварийных или катастрофических режимов;

сравнение возможных вариантов проектов по параметрам затрат без учета долгосрочных экологических последствий;

ЭЭ пока следует за проектированием, а не предшествует ему, по сути дела, ЭЭ сводится к определению необходимых компенсационных мероприятий и в редких случаях позволяет несколько снизить нагрузку на среду, однако исходные посылки и сама идея проекта не проходят экспертизу, и потому постоянно существует угроза выдвижения экологически опасных проектов (например, по переброскам стока северных и сибирских рек) и проведения экспертизы уже разработанных проектов, сама идея которых не выдержала бы экологической критики;

отсутствие системного подхода к рассмотрению вопроса ЭЭ: единый природный объект искусственно подразделяется на типы сред, субстратов, объектов, по ним делают независимые оценки, которые не учитывают взаимодействия этих компонентов между собой и долгосрочные кумулятивные эффекты.

В зарубежных странах история развития ЭЭ насчитывает

15 лет и более, в этом направлении достигнуты безусловные успехи, сложилась адекватная для целей экспертизы методология прикладного системного анализа, опубликовано множество книг и пособий по ЭЭ. Вместе с тем практика ЭЭ на Западе в последние 10 лет со всей остротой поставила вопрос о необходимости осуществлять не только экспертизы проектов, но и послепроектные (ретроспективные) экспертизы, что позволяет определять фактическое соответствие уровней экологического ущерба и нагрузок на среду со стороны объекта, чей проект ранее прошел ЭЭ. Кроме того, ретроспективная экспертиза рассматривается на Западе в качестве инструмента так называемого адаптивного управления качеством окружающей среды, так как позволяет выявлять ранее не учтенные факторы экологического риска. Но основное назначение ретроспективной экспертизы — проверка адекватности экспертизы проектов. По нашему мнению, ретроспективная ЭЭ является важнейшим инструментом и для экологического нормирования, а также для всесторонней экологической аттестации действующих объектов или технологий, для создания детериорационных кадастров.

Можно перечислить основные положительные следствия реализации процедур ЭЭ на Западе: в таких странах, как Канада, США, ФРГ, Великобритания, Япония, Швеция, Австрия, в большинстве случаев в настоящее время обеспечивается соответствие совокупной нагрузки на окружающую среду установленным стандартом качества. Принятая система экономического стимулирования природоохранной деятельности (прогрессирующее налогообложение за сверхнормативное загрязнение, санкции, штрафы) в совокупности делает эксплуатацию предприятий в экологически опасном режиме нерентабельной, позволяет поддерживать требуемое качество среды и не превышать пределов нагрузки, установленных для каждого конкретного района.

Ответственность за выполнение и сохранение стандартов качества возложена на органы государственного управления. Основной критерий выполнения закона состоит не только в соблюдении фирмами ограничений на выбросы, но и в отсутствии вредного воздействия реально существующих загрязнений на здоровье людей и состояние биотического окружения. В случае доказанного воздействия стандарты качества могут быть изменены и ужесточены. В загрязненных районах власти имеют долгосрочные планы по улучшению состояния окружающей среды и достижению стандартов качества. Данные о состоянии среды каждого района являются общедоступными, и в случае невыполнения обязательств по охране природы местные органы власти обычно не переизбираются на новый срок. Вопросы охраны среды занимают в этой связи одно из основных мест в предвыборной кампании кандидатов в местные органы власти.

В США образовано агентство по охране окружающей среды с широкой сетью периферийных органов. Агентство отвечает за мониторинг среды и наделено большими правами по наложению

штрафов, закрытию загрязняющих производств и выдаче разрешений на размещение новых производств.

Фирмы и корпорации представляют на экспертизу в агентство по охране среды проекты строительства новых и реконструкции действующих предприятий, а также общие программы развития используемых территорий на перспективу. Отчеты должны содержать описание выбросов в количественном и качественном отношении, анализ их действия на среду и здоровье людей, расчеты капиталовложений и анализ возможных альтернатив по расширению производств. Отчеты доступны всем заинтересованным лицам и организациям и обязательно рассматриваются местными органами управления.

Поскольку главным критерием природоохранной деятельности является реализующееся в данной местности качество среды, а не объем выбросов из местных источников, в развитых капиталистических странах создан механизм так называемого обмена выбросами. Фирмам во многих случаях выгодно вкладывать средства в снижение уровня выбросов на действующем или строящемся предприятии, расположенном в соседнем, вносящем больший вклад в загрязнение среды импактном районе. Действующее законодательство разрешает производить подобное перераспределение средств, в результате чего в США, ФРГ, Японии практически устранены наиболее мощные источники выбросов.

В отдельных случаях агентство по охране среды закрывает предприятия, не удовлетворяющие стандартами и не проводящие необходимых мер по снижению воздействия. Так, только с 1977 по 1979 г. в США были закрыты 132 предприятия, не удовлетворявшие ограничениям закона об охране атмосферного воздуха, принятого в 1977 г.

Крупные капиталистические страны стремятся занять доминирующее положение в международных программах по охране окружающей среды и экспорту безотходных технологий. Япония, Франция, ФРГ и США занимают лидирующее положение в этих вопросах.

Вопросы охраны среды и рационального использования природных ресурсов занимают одно из важнейших мест в программах крупнейших политических партий. В настоящее время во многих крупных капиталистических странах образованы партии или движения «зеленых», которые приняли решение проблем экологизации природопользования в качестве основной цели своей деятельности.

В целом опыт стран Запада по ЭЭ для нас весьма полезен.

Концепции экологической экспертизы проектов и другой НТД по развитию производительных сил основаны на достижениях целого ряда естественнонаучных, технических, юридических и гуманитарных дисциплин.

Перечислим основополагающие аспекты ЭЭ. Во-первых, ЭЭ должна быть ориентирована на достижение конкретных и определенных конечных результатов по охране природы и рациональ-

ному использованию ее ресурсов. Лишь во вторую очередь ЭЭ должна оценивать конкретные способы достижения этих целей и необходимые объемы капзатрат. На практике это должно означать последовательное применение в ЭЭ метода программно-целевого планирования, предполагающего обязательную предварительную экспертизу конечных целей нашей деятельности. Эти цели не могут возникнуть вместе с деятельностью по ЭЭ как таковой. Они должны следовать из более общих теоретических представлений.

Научной концепцией, которая позволяет четко сформулировать конечные цели ЭЭ, является, на наш взгляд, концепция В. И. Вернадского о биосфере и ее трансформации в ноосферу. Следуя этой концепции, мы приходим к выводу, что цель ЭЭ — создание ноосферы и ее структурно-функциональных ячеек — нооценозов. Поэтому основными критериями ЭЭ должны быть критерии ноосферосовместимости плановых и проектных решений.

Настоящий период можно классифицировать как начальный этап становления НИР ноосферного содержания в СССР. Развитие теории ноосферы затронуло многие научные дисциплины и направления, в том числе и классическую экологию — биологическую дисциплину, которая изучала общие закономерности взаимодействия биосистем (видов, популяций, сообществ) с окружающей естественной средой. В эпоху интенсивной индустриализации в экологии возникло направление по изучению реакции биосистем на эти новые техногенные изменения среды.

Уже на самых первых шагах проведения прикладных экологических исследований стало очевидно, что представляющие практическую ценность результаты могут быть получены только в рамках специальных исследований, методология которых принципиально отличается от классических экологических исследований. Разнообразные экологические исследования техногенного (или в целом антропогенного) воздействия на окружающую среду с полным основанием объединены ныне в единый комплекс исследований по прикладной экологии.

В рамках этого комплекса исследовательские работы по решению конкретных проблем экологизации (оценка воздействия на среду со стороны действующих промышленных объектов; экологическая аттестация основных технологий и форм ведения хозяйства; изучение аварийных ситуаций; выявление нарушителей действующего природоохранительного законодательства; разработка природоохранных норм регламентов; оценка экологической безопасности разрабатываемых планов и проектов) целесообразно выделить в особое направление. Это направление естественно именовать ЭЭ хозяйственной деятельности. ЭЭ должна строиться на анализе предшествующего опыта природопользования в части выявления долгосрочных экологических последствий, издержек и ущербов (ретроспективная ЭЭ), на разностороннем контроле за текущим природопользованием (оперативная ЭЭ или экологи-

ческая инспекция) и на этой основе решать вопросы формирования будущего экологического облика хозяйственной деятельности. Основу последнего составляет контроль за соответствием планов и проектов требованиям действующего природоохранительного законодательства, долгосрочной государственной экологической политики и идее ноосферогенеза (экологическая оценка проектов и планов, перспективная экологическая экспертиза).

Таким образом, ЭЭ должна охватывать прошлое, настоящее и будущее. Крайне важно, по нашему мнению, не повторить ошибки западных ученых и не свести экспертизу только к оценке проектов, без создания надежной обратной связи между ЭЭ и последствиями ее применения. Мы считаем необходимым обратить на данный аспект концепции ЭЭ особое внимание, так как без скрупулезного и всестороннего анализа прошлого опыта, без постепенного перехода к адаптивному управлению текущим природопользованием на эффективность экспертиз нельзя надеяться. Как показывает опыт государств Запада, ЭЭ с легкостью и в короткий срок может выродиться в примитивные формальные и совершенно неэффективные бюрократические процедуры (New Directions..., 1985).

В общем виде экологическую экспертизу можно определить как междисциплинарное исследование, направленное на выработку четкого заключения о фактическом или будущем состоянии тех или иных природных объектов при прошлых, текущих или планируемых антропогенных воздействиях.

Экологическая экспертиза — особый вид деятельности экологов-экспертов. Эта деятельность включает анализ конкретной проблемы (с широким использованием методологии прикладного системного анализа); постановку точного диагноза — объяснение природы выявленных на фазе анализа эффектов; выработку на основе диагноза обоснованного заключения о состоянии экосистемы (с возможно более широким использованием количественных оценок) в качестве базы для суждения о степени экологической безопасности или риска. Если эколог классического направления нацелен на разработку экологической теории и «идет» от частного к общему, то эколог-эксперт использует наиболее разработанные теоретические представления и в ходе подготовки экспертного заключения или экологических оценок в гносеологическом плане идет от общего к частному. В этом состоит принципиальная методологическая специфика ЭЭ.

В идеале корректный подход к ЭЭ должен обеспечить соблюдение принципиальных требований экологии, экономики, энергетики, этики и эстетики (принцип единства пяти Э). Следует рассмотреть вопрос о формировании такого междисциплинарного исследовательского центра, в рамках которого будет возможно на практике осуществить системный подход к управлению природопользованием, нацелить его на практический ноогенез, сформировать научную базу для проектирования нооценозов.

В нынешних условиях ЭЭ — только внешний ограничитель

на планы и проекты природопользования, но не является органической составной частью процессов планирования и проектирования. Нынешние подходы к планированию очень далеки от системного подхода и полностью подчинены узковедомственным интересам. Будущее за сбалансированными региональными эколого-экономическими системами — нооценозами. Нооценозы будут системами организменного типа, основанными на глубоко органичной пропорциональности всех формирующих их подсистем. Целостный нооценоз, по определению, должен быть способен к неограниченному прогрессивному развитию. Рассчитывать на то, что такие системы могут сформироваться стихийно в рамках нынешней антисистемной ведомственной структуры управления природопользованием, просто утопично.

До тех пор пока не будет решен вопрос об организации научно-исследовательских институтов и центров, чья структура отвечала бы системным требованиям, прежние институты будут в состоянии решать лишь частные экологические проблемы, вырванные из целостного контекста.

Развитие ЭЭ сдерживается тем, что отсутствует конкретизация общих требований природоохранительного законодательства в нормативно-правовых, инструктивно-методических и, в частности, в нормативно-технических документах по проектированию — строительных нормах и правилах, государственных стандартах, общесоюзных и ведомственных нормах технологического проектирования, республиканских и ведомственных строительных нормах и т. д., а их экологизация осуществляется неудовлетворительно и не поднимает ответственность конкретного природопользователя (предприятия, объединения) за недостаточное обеспечение рационального использования природных ресурсов и охраны окружающей среды. Министерства и ведомства не заинтересованы в проведении комплексной экологической оценки воздействия своих новых объектов на состояние окружающей среды и не выступают заказчиками природоохранных (экологически обеспеченных) нормативов предельно допустимой нагрузки отраслевой хозяйственной деятельности на природные территориальные комплексы и природные компоненты для всех уровней предплановой, предпроектной и проектной документации.

Разделение хозяйственной и природоохранной деятельности закреплено системой показателей планирования, учета и отчетности по охране окружающей среды и рациональному использованию природных ресурсов, предусматривающей компенсацию ущербов и недостатков технологии без рассмотрения вопросов рационализации природопользования (кроме водооборотных систем и рекультивации нарушенных земель).

Действующие органы государственного природоохранительного надзора контролируют результаты хозяйственной деятельности только в части объемов выбросов и сбросов загрязняющих веществ в окружающую среду, а причины их образования и несовершенство технологии, а также социальные и эко-

логические результаты воздействия остаются вне их контроля.

Слабым барьером на пути экологических нарушений является и само природоохранительное законодательство, которое не учитывает экономические условия функционирования министерств и ведомств — природопользователей. Это привело к тому, что несмотря на многочисленные случаи нарушения требований природоохранительного законодательства, факты судебного разбирательства и наказания виновных крайне редки. Следует добавить, что законодательным актом не регламентируется уровень рациональности использования ресурсов, что позволяет природопользователям допускать большие потери сырья, топлива, материалов, а это приводит к неоправданно большому потреблению природных ресурсов страны и воздействию на окружающую среду.

Крайне низок по сравнению с зарубежными промышленно развитыми странами уровень использования вторичных ресурсов, а также выход продукции по отношению к добываемому сырью.

Таким образом, сложилось ненормальное положение, когда разработчики отраслевых проектов не занимаются решением проблем рационального использования природных и вторичных ресурсов и охраны окружающей среды.

При рассмотрении всей системы принятия решений важно обратить внимание на проблемы современного этапа развития отраслевого проектирования.

Тенденция постоянного образования новых министерств и ведомств привела к тому, что в 1985 г. их уже было около 600 и каждое создавало свою сеть проектных институтов. Кроме того, проектные институты имеют исполкомы столичных городов и крупных областных центров.

Технология проектирования совершенствуется крайне медленно, производительность и качество труда проектировщиков меняются не в лучшую сторону, что связано с низким по сравнению с работниками других профессий заработками и социальным обеспечением.

Научно-техническая революция вносит в жизнь страны перемены, за которыми проектировщик физически не успевает следить: новые материалы (вещества), новые товары, новые города и поселки, новые регионы освоения, новые источники и виды воздействия, новые группы охраняемых объектов, новые нормативы, методики и пособия, новые возможности и средства решения традиционно решаемых задач (открытия, изобретения, ноу-хау и т. д.).

В этих условиях проектирование идет по пути упрощения своей технологии: применение типовых проектов, проектов повторного применения, укрупнение объектов (чем больше крупных объектов, тем меньше их общее число), сокращение глубины проработки, удорожание стоимости строительства, поскольку финансирование проектных организаций, размеры фондов материального поощрения проектировщиков непосредственно зависят от сметной стоимости проектируемого объекта. Им абсолютно не выгод-

но изыскивать противозатратные проектные решения по чисто экономическим причинам. Нормы проектирования устарели и заставляют проектировщика спешить выдавать готовую продукцию в ущерб качеству проектирования.

До последнего времени не было экономического механизма, способствующего снижению потерь, экономии ресурсов и уменьшению воздействия на окружающую среду. В связи с принятием Закона о государственном предприятии (объединении) и введении хозрасчета это положение должно измениться.

В настоящее время работа экспертных органов направлена на обеспечение выполнения в проекте требований существующих норм и правил, а сами эти регламенты, разработанные и утвержденные в течение многих лет, создавались без экологического контроля, действуют до сих пор и не являются объектом экспертизы.

Главной целью формирования государственной экологической экспертизы является обеспечение единой государственной политики регионального и отраслевого развития, гарантирующей экологическую безопасность проектируемых объектов и функционирования действующих предприятий.

Для этой цели требуется решение следующих основных задач: достижение мирового уровня технологии производства, городского строительства, благоустройства; комплексное использование и максимальная экономия ресурсов, сырья, энергии, труда, пространства; повышение надежности, технической и экологической безопасности предприятий, зданий, сооружений, техники, технологии и материалов; снижение числа вновь сооружаемых объектов за счет реконструируемых предприятий, что предотвратит появление новых источников воздействия и уменьшит экологическую опасность эксплуатируемых предприятий.

В конечном счете каждый регион должен рассматриваться как часть ноосферы Земли, все жизненные процессы которой отвечают требованиям сохранения биосферы и социальных условий жизни населения, исторических и культурных памятников.

Чтобы избежать монополии в принятии решений, государственная экологическая экспертиза должна состоять из сети региональных, межведомственных, ведомственных, технологических и проблемных служб и общественных организаций, которые обладают равными правами по рассмотрению и оценке проектов, а также одинаково влияют на принятие решения по осуществлению конкретных проектов.

Проведение единой государственной политики в организации экологической экспертизы должно обеспечить тщательное рассмотрение интересов конфликтующих сторон, принадлежащих к разным уровням управления, географическим зонам, отраслям и ведомствам, т. е. единый подход основывается на последовательном и полном осуществлении изложенных выше принципов (многообразие охраняемых объектов, множественность воздействий, защита интересов всех реципиентов и т. д.).

Единая политика требует единой системы показателей развития регионов и отраслей народного хозяйства, что обусловливает необходимость пересмотра методологии разработки технико-экономических обоснований и показателей проектируемых объектов.

Уровень проектирования может оцениваться числом использования авторских свидетельств, патентов, лицензий, ноу-хау, отвечающих мировым стандартам, а также минимумом затрат на обеспечение охраны окружающей среды с помощью специализированных природоохранных объектов.

Экономия ресурсов, сырья, энергии, пространства должна характеризоваться системой показателей, позволяющих сравнить достигаемый уровень с лучшими мировыми аналогами.

Надежность, техническая и экологическая безопасность должны подтверждаться специальными расчетами вероятности аварий и полнотой предусмотренных мероприятий по предотвращению отрицательных воздействий во время аварий.

Строительство нового объекта допускается лишь в тех случаях, когда поставленных целей нельзя достичь иными средствами (реконструкцией действующих предприятий, экономией ресурсов, импортом и т. п.).

Государственная экологическая экспертиза должна использовать широкий набор средств и методов, относящихся как к самой организации социально-экономической и инженерно-технической экспертизы документации по развитию производительных сил, так и к рассматриваемым объектам.

Прежде всего государственная сеть экспертных органов должна учитывать интересы страны в международных отношениях, отдельных регионов, групп населения, хозяйственных объектов, министерств и ведомств, исторических и культурных памятников, особо охраняемых природных комплексов. В эту сеть должны входить экспертные органы законодательной и исполнительной власти, хозяйственных предприятий, общественных организаций.

Ответственность за организацию, методологию и контроль за обеспечением экологической функции государственной сети экспертных органов должна быть возложена на Госкомприроду СССР.

К средствам обеспечения государственной сети экспертных органов следует отнести:

правовые основы — положение о государственной экологической экспертизе, положение об эксперте государственной экологической экспертизы, инструкции о работе экспертных органов по вопросам экологической экспертизы на местах, в министерствах и ведомствах, в органах законодательной и исполнительной власти и т. д.;

материально-технические средства — помещения, лабораторное и полевое оборудование для диагностики, измерения и контроля воздействий, средства для регионального (экологиче-

ского) мониторинга, создания лабораторных аналогов экосистем, множительная техника, средства связи и транспорта и т. д.;

кадровый состав — лимиты по труду и безлимитные фонды, подбор, комплектация и обучение кадров, проведение школ, семинаров, конференций, симпозиумов, лекционно-пропагандистская работа, привлечение средств массовой информации, создание постоянных и временных комиссий специалистов по экологической экспертизе;

информационные средства — система инструктивно-методических и нормативно-технических материалов по размещению, проектированию, строительству и эксплуатации народнохозяйственных объектов и комплексов; эталоны технических решений, проектов строительства, нормативных актов, каталоги наиболее важных изобретений и открытий, патентов, лицензий, проспекты; данные о генофонде, Красные книги редких и исчезающих животных и растений, методы и средства агрегации первичной информации о воздействиях в регионах и т. д.

Особое место в работе экологической экспертизы занимает информация о состоянии окружающей среды и воздействиях, получаемая с помощью космических средств обнаружения и контроля, сведения о перспективах развития производительных сил и прогнозах развития регионов, отраслей, территориально-промышленных комплексов, о материальных балансах веществ и энергии, о вторичных ресурсах и уровне их использования.

Важным элементом информационной системы о состоянии окружающей среды являются государственные кадастры состояния природных объектов, представляющие собой свод сведений о фактическом уровне деградации природных территориальных комплексов и их основных компонентов.

В настоящее время в СССР действуют три государственных кадастра — земельный, лесной и водный, которые введены для учета этих природных ресурсов и их качества. Во всех случаях принята иерархическая система кадастров, и начинается она от предприятия — пользователя ресурса или реки — до союзной республики — пользователя бассейна океана, моря.

Все кадастры содержат данные о качестве природных компонентов, однако в земельный и лесной кадастры включены сведения, отражающие достоинства объекта прежде всего как ресурса. Пополняются кадастры данными специальных обследований, проводимых либо подразделениями ведомств, ответственных за их ведение, либо самими предприятиями.

Земельный и лесной кадастры ведутся Гослесхозом СССР соответственно в виде шнуровой книги (предприятия, районы, области, республики), водный — в форме справочников органами Гомкомгидромета СССР.

Помимо государственных кадастров, ряд министерств имеют свой свод кадастровых данных, как, например, Государственная комиссия по запасам имеет кадастр полезных ископаемых и т. д.

Недостатком земельного и лесного кадастров является рассредоточенность первичных данных.

Государственный кадастр состояния природных территориальных комплексов (ТПК) необходимо создать для обеспечения плановых и проектных организаций экологической и инженерно-экологической информацией, для повышения надежности оценок ценности природных комплексов и размеров наносимого им ущерба, для снижения риска разрушения возводимых объектов, разрешения конфликтов между природопользователями, рационализации изыскательных работ, для реализации требований ст. 20 Закона СССР о государственном предприятии (объединении) и о компенсации наносимого ими ущерба и включении платы за природные ресурсы в экономическую деятельность природопользователей.

Такой кадастр должен отразить прежде всего данные, характеризующие:

ресурсовоспроизводящие и средовоспроизводящие способности ПТК;

устойчивость ПТК против некоторого (стандартного) набора воздействий;

способность аккумулировать опасные для здоровья населения загрязняющие вещества;

биоэкологическую ценность;

разнообразие генофонда, наличие редких животных, птиц, ценозов, экономическую ценность;

степень существующей нагрузки и деториорации района или региона, основные типы природопользования.

Вместе с тем наличие государственного кадастра состояния природных территориальных комплексов не исключает проведение специализированных (в соответствии с особенностями технологии и масштабом проектируемых предприятий) проектных (в том числе инженерно-экологических) полевых изыскательских работ.

Ответственность за ведение государственного кадастра состояния ПТК необходимо возложить на Госкомприроду СССР.

Однако введению такого кадастра должно предшествовать осуществление программы работ, в ходе реализации которой необходимо решить следующие вопросы:

о пространственной единице учета;

о содержании сведений;

о критериях бонитировки ценности природных территориальных комплексов и сроках их обновления;

об источниках и технике получения информации;

о способах хранения и выдачи данных;

об источниках и путях финансирования;

об экономической эффективности;

об управленческих аспектах.

В современных условиях государственный кадастр состояния ПТК следует создавать на базе комплексов ЭВМ в виде сети

региональных и централизованных информационных систем. Опираться такой кадастр должен на существующую систему земельного, лесного и водного кадастров с использованием сети кадастровых, съемочных и таксационных экспедиций и партий.

Целесообразен научный эксперимент по созданию кадастра (Красной книги) особо ценных, ценных, редких и особо хрупких экосистем.

Научно обоснованные методы экологической экспертизы хозяйственной деятельности в настоящее время отсутствуют ввиду того, что представляющие практическую ценность результаты могут быть получены только в рамках специальных исследований, методология которых принципиально отличается от классических экологических исследований. Разнообразные исследования техногенного или в целом антропогенного воздействия на окружающую среду, которые ведутся академическими организациями, высшими учебными заведениями, научно-исследовательскими и проектно-изыскательскими институтами министерств и ведомств СССР, должны быть сосредоточены в едином комплексе — в прикладной экологии.

В рамках этого комплекса к экологической экспертизе относятся научно-исследовательские и изыскательские работы по решению конкретных проблем экологизации хозяйственной деятельности — оценке воздействия на окружающую среду действующих промышленных объектов, экологической аттестации основных технологий и форм ведения хозяйства, изучению аварийных ситуаций, выявлению нарушителей требований природоохранительного законодательства, разработке научно обоснованных природоохранных норм и правил размещения, проектирования, строительства и эксплуатации народнохозяйственных объектов и т. д.

Разработка методов ЭЭ включает и развитие математического моделирования трансформаций природных территориальных комплексов и природных компонентов под воздействием хозяйственной деятельности, приоритетными направлениями которого являются следующие:

построение моделей изменения видового состава фитоценозов;

построение моделей движения основных загрязняющих веществ и их производных в трофических цепях;

построение моделей диффузии и переноса основных загрязняющих веществ в воздухе и в воде с учетом форм превращения химически активных соединений популяций массовых видов:

построение пространственных моделей возрастной динамики основы биоценозов суши — лесов, болот, степей, тундры;

построение моделей агроценозов с упором на оценку выноса минеральных удобрений и пестицидов (гербицидов) в естественные биоценозы и на переход загрязняющих веществ в сельскохозяйственную продукцию;

изучение роли пространственного и временного шкалирования при построении экосистем; создание иерархической системы

моделей с уменьшающим пространственным и временным разрешением;

объединение существующих экологических и экономических моделей в системы управления эколого-экономическим развитием природных территориальных комплексов регионального масштаба;

создание банка данных по объему, характеру выбросов загрязняющих веществ, климатическим и погодным условиям для разного разрешения по пространству (районные, областные, региональные, для всей страны);

разработка методов оптимизации вложения средств в строительство природоохранных объектов с учетом длительности последствий и возможности трансграничного переноса загрязняющих веществ и катастрофических воздействий при авариях;

создание централизованной системы по учету состояния здоровья и демографии населения с обязательным указанием направления его миграций;

разработка и внедрение пакетов статистических программ по анализу воздействия нескольких факторов риска на демографию населения и его заболеваемость.

Подводя итог сказанному по поводу государственной экологической экспертизы, отметим, что в сложившихся условиях управления природопользованием ЭЭ едва ли не единственно возможный механизм практической реализации жизненно важной для нашего общества природоохранной функции Советского государства и обеспечения экологической безопасности на основе эффективных процедур регламентации всей хозяйственной деятельности природопользователей, которая может оказать неблагоприятное воздействие на состояние окружающей среды и природных комплексов.

Результатом функционирования государственной экологической экспертизы должно стать экологически обоснованное развитие народного хозяйства, ведущее к созданию ноосферы как среды жизни коммунистического общества.

Для организации всеобъемлющего экологического контроля за ведением хозяйственной деятельности, обеспечения рационального природопользования в соответствии с объективными закономерностями развития природной среды необходимо принятие закона СССР о государственной и общественной экологической экспертизе, в котором должен быть заложен эффективный механизм корректировки планов и проектов социально-экономического развития районов, регионов, отраслей народного хозяйства с учетом требований экологической безопасности.

Говоря о важности эмпирических наблюдений и формирования надежной информационной основы системы экологической безопасности, нельзя не остановиться подробнее на современных тенденциях развития такого направления прикладной экологии, как **экологический мониторинг**. В этой области заслуживает внимания тенденция развивать наряду с текущим мониторингом,

который получил развитие в большинстве промышленно развитых стран мира, мониторинг ретроспективный. Ретроспективный мониторинг на локальном, региональном и глобальном уровнях позволяет на качественно новой основе осуществлять исследование взаимосвязей между различного рода управленческими решениями и формами природопользования, с одной стороны, и их долгосрочными эколого-экономическими последствиями — с другой. Вторая важная тенденция — развитие прогностических функций мониторинга на основе развития соответствующих моделей и, что очень важно, на основе создания специализированной системы раннего предупреждения. Общее направление совершенствования мониторинга — его интеграция в состав единых систем управления (адаптивного или гибкого) природопользованием, и в том числе качеством окружающей среды. Набирает силу тенденция ускоренного развития мониторинга регионального как следствие того, что в последнее десятилетие сложилось так, что акцент был сделан на системах локальных или же глобальных и возникло явное отставание промежуточных между ними региональных систем мониторинга. Несмотря на предпринимаемые усилия, в области мониторинга остается много еще не решенных проблем: это однобокая ориентация не на конечные результаты деятельности, а на процесс массового сбора и переработки информации об уровнях загрязнения окружающей среды при слабой ориентации на анализ динамики целых природных комплексов под влиянием не только загрязнения, но и факторов антропогенного воздействия, это и практическое отсутствие заинтересованных потребителей данных текущего мониторинга, и их практическая непригодность или неадекватность (по форме представления материалов) для применения в планово-проектой и иной деятельности по управлению природопользованием.

В настоящее время получили развитие различные направления экологического мониторинга, которые отражают разный пространственный охват объектов наблюдения, оценки и прогнозирования (локальный, региональный, глобальный, иногда с выделением городского и национального) и разные временные аспекты. Повсеместно наиболее развит текущий локальный мониторинг, менее развит мониторинг прогностический (прогнозирование будущего), активно развивается ретроспективный мониторинг. **Региональный экологический мониторинг** в настоящее время реализован в достаточно совершенной форме в Швеции (Bernes et al., 1986; Monitor, 1985). Именно на уровне надежных региональных прогнозов возможны полноценное управление развитием эколого-экономических систем и реализация единого территориального подхода к соорганизации деятельности основных природопользователей.

Интересный технический обзор по ретроспективному или историческому мониторингу был подготовлен и опубликован в 1985 г. университетом Лондона (Исследовательским центром мониторинга и оценок воздействия) при содействии Программы

ООН по окружающей среде. В СССР в том же 1985 г. была опубликована монография А. М. Никанорова, А. В. Жулидова и А. Д. Покаржевского «Биомониторинг тяжелых металлов в пресноводных экосистемах», где в двух главах обсуждаются проблемы методологии ретроспективного мониторинга, но для более узкого круга вопросов. Важность этого направления определяется прежде всего тем, что на его основе возможно проводить ретрспективную экологическую экспертизу ранее реализованных проектов и тем самым провести верификацию принятых процедур экологической экспертизы и оценить полноту учета природоохранных требований на стадии экспертизы проектов.

Второе направление прикладных экологических НИР, которое зависит от развития ретроспективного мониторинга,— экологическое нормирование антропогенных воздействий на окружающую среду и природные комплексы, которое будет в состоянии учитывать не только прямые эффекты текущих нагрузок, но и долгосрочные кумулятивные эффекты.

Есть и третье направление прикладной экологии, которое нуждается в ретроспективном мониторинге,— экологическая токсикология. Учитывая возрастающие масштабы химизации хозяйственной деятельности и крайне сложный, плохо предсказуемый характер поведения в окружающей среде промышленных эксгалатов и пестицидов, возможность проявления опасных вторичных эффектов, следует признать ретроспективный мониторинг весьма важным направлением развития мониторинга в целом.

Следует отметить, что получающие все большее развитие на Западе процедуры «Оценки воздействия кумулятивных эффектов» как особой составной части процедур экологической экспертизы также фактически базируются на информации, получаемой в рамках ретроспективного мониторинга.

Концептуальные основы глобальной системы мониторинга окружающей среды (ГСМОС) были обсуждены и одобрены на конференции ООН по окружающей среде в июне 1972 г., и в настоящее время эта система уже вполне сформировалась, хотя и нуждается в дальнейшем совершенствовании. За эти 15 лет было выдвинуто немало амбициозных, идеалистических или просто чрезмерно сложных вариантов развития ГСМОС, опубликована масса работ и данных по измеряемым переменным. Наибольшие успехи достигнуты в области мониторинга атмосферных явлений: именно в рамках этого направления ГСМОС получены наиболее важные практические результаты для текущего сельскохозяйственного производства и для контроля за трансграничными переносами поллютантов.

Отметим тенденцию использования присутствия в аэрозолях микропримесей тяжелых металлов для выявления удельного вклада тех или иных крупных площадных источников эмиссии поллютантов в формирование трансграничного переноса загрязняющих веществ. В частности, есть сведения о различиях выбросов стран Западной и Восточной Европы по микроэлементам (Расупа, 1983; Расупа и др., 1984). Было показано, что есть возможность

идентифицировать долю источников на Южном Урале и в Казахстане в формировании аэрозолей на Аляске (Heidam, 1985; Lowenthal, Rahn, 1985).

Нам представляется, что ГСМОС имеет стратегическую значимость по двум своим аспектам.

1. По имеющимся возможностям своевременно информировать любое заинтересованное государство о том, что оно подвергается неприемлемому загрязнению со стороны того или иного конкретного «соседа» и предъявлять нарушителю соответствующих соглашений требования по компенсации ущерба: для нас это важно как для применения санкций к соседям-нарушителям, так и для того, чтобы самим не допускать нарушений, грозящих нам экономическим ущербом.

В настоящее время глобальный мониторинг позволяет контролировать национальными средствами значительный круг вопросов по состоянию окружающей среды в третьих странах, выявлять источники опасных выбросов, в том числе и утечки радиоактивных веществ из-за аварий на объектах атомной энергетики или при подземных испытаниях ядерного оружия. О той оперативности, с которой может быть зарегистрирован радиоактивный выброс, можно судить по описанию, к примеру, в журнале «Тайм» (1986, № 12) того, как за нашими пределами, в Скандинавии, были зафиксированы первые признаки аварии в Чернобыле. Совершенствование ГСМОС в настоящее время связано с формированием международной (референтной) системы для источников унифицированной информации об окружающей среде, которая более четко ориентирована на качественный сбор исходных данных как по их объему, так и по местам сбора. Для нас важно иметь полную информацию о возможностях этой системы. Это позволит нам, помимо всего прочего, оптимизировать собственные процедуры мониторинга, которые обременены в настоящее время сбором массы практически бесполезных показателей при необоснованно большом числе повторов, что удорожает систему мониторинга, создает видимость деятельности, но имеет ограниченную конечную эффективность.

Второе стратегически значимое направление ГСМОС — возможность прогнозирования долгосрочных тенденций изменения климата и, следовательно, последствий этих изменений для сельского хозяйства в разных природных зонах. На этой основе возможно заранее переориентировать сельское хозяйство на такие формы его ведения, которые позволят скомпенсировать неблагоприятные эффекты и максимально эффективно использовать и возможные положительные сдвиги.

В связи с расширением масштаба интенсивного поражения природных комплексов на региональном уровне и вследствие необходимости последовательного осуществления территориального подхода к управлению природопользованием в настоящее время все большее значение приобретает региональный экологический мониторинг. Это важнейший источник прогностической информации для обоснования региональной стратегии рационального при-

родопользования и предотвращения неприемлемого ущерба окружающей среде. Именно на региональном уровне проявляются в полном масштабе издержки от исходно необоснованных решений локального уровня и наиболее вероятна реализация риска исходно ошибочных управленческих решений, приводящих к необратимым формам ущерба. Региональный мониторинг — средство идентификации ключевых региональных проблем, факторов риска и установления приоритетности возможных локальных мер по охране природы.

Именно на региональном уровне и в региональных стратегиях наиболее целесообразно учитывать кумулятивные долгосрочные эффекты интегральной антропогенной нагрузки на окружающую среду и природные комплексы, которые обусловлены всей совокупностью размещенных в регионе источников нагрузки. Материалы регионального экологического мониторинга должны быть положены в основу проектирования будущих устойчивых и сбалансированных эколого-экономических систем и в основу установления региональных пределов на совокупную нагрузку (региональных нормативов предельно допустимой нагрузки). На основе регионального мониторинга могут быть сформулированы процедуры интегральных региональных оценок (экологических экспертиз), которые пока практически не проводятся, и региональная информация представляется как механическая сумма локальных наблюдений на локальном (импактном) уровне.

Развитие регионального мониторинга необходимо для того, чтобы достичь внутренней согласованности между системами мониторинга разного пространственного охвата. В настоящее время развит текущий локальный и глобальный мониторинг, а промежуточный региональный развит в меньшей степени.

В качестве удачного варианта решения методических проблем по организации региональных наблюдений и выбору элементарных объектов мониторинга следует отметить реализованный в Швеции (Monitor, 1985) «принцип малых водосборов» или «элементарных водосборов», средней площадью порядка 1 км ^{2}. Аналогичный подход был ранее реализован и в ряде других программ (в Международной гидрологической программе, в канадской программе по кислым дождям Канадской лесной службы). В настоящее время этот подход внедряется в интегрированные системы мониторинга ряда стран Северной Европы (Швеция, Норвегия, Дания, Финляндия) и целесообразно незамедлительно реализовать его для основных регионов севера европейской части СССР, прежде всего на севере ЕТС и на Урале.

Следует отметить, что развитие мониторинга повсеместно происходит на фоне широкого фронта НИР по математическому моделированию контролируемых процессов и все большего расширения практики проведения модельно ориентированного мониторинга, когда сбор исходных данных заранее производится в соответствии с моделью, позволяющей их наиболее адекватно интерпретировать. Эта деятельность была инициирована Законом

об охране атмосферного воздуха, принятым в США в 1977 г., и поддержана его более поздними редакциями (аналогичным образом обстояло дело и в отношении мониторинга водной среды). В настоящее время разработаны и широко применяются на практике математические модели распространения поллютантов в воздухе и воде, работающие в разных пространственных и временных масштабах. Результаты модельных расчетов хорошо согласуются с контрольными наблюдениями на территориях размером порядка от 100×100 до 300×300 км (регионы), позволяют объективно оценивать значения трансграничного переноса поллютантов. В рамках этих моделей по метеорологическим данным и по данным о мощности источников выбросов и сбросов (которые могут быть оценены дистанционно и по расчетам косвенными методами) можно определить уровни загрязнения воздуха, воды, почв и других объектов для любых точек какого-либо региона, что в сочетании с наземными экотоксикологическими исследованиями по выявлению зависимостей типа «доза—эффект» позволяет оценивать пространственно-временную изменчивость техногенной нагрузки и размеры экологического ущерба. При наличии хороших ЭВМ с развитой многоцветной графикой получаемые сведения по системам мониторинга имеют очень наглядную и убедительную для лиц, принимающих решения, реализацию в виде мультипликационных сценариев, которые позволяют демонстрировать вероятные конечные результаты наблюдаемых или планируемых процессов. Использование графической реализации повышает конечную результативность мониторинга, так как его информация доходит до потребителя в максимально понятной форме.

Пока же следует в качестве всеобщего недостатка систем мониторинга отметить неадекватность получаемой информации для целей управления, отсутствие, по сути дела, связи мониторинга и реального управления. Результаты представлены в виде двухтрехмерных графиков, меняющихся во времени в соответствии с кумулятивными эффектами, что, на наш взгляд, представляет собой существенный шаг вперед. Это должно получить отражение в направлениях совершенствования отечественных систем мониторинга.

Другим недостатком систем мониторинга (пока повсеместно) является несколько однобокая ориентация на регистрацию текущих средних параметров, что не позволяет с достаточным опережением регистрировать возникновение опасных тенденций непосредственно на основе текущих наблюдений и их анализа. На Западе набирает силу тенденция к формированию специальных систем раннего предупреждения, основанных либо на особо чувствительных индикаторах (часто это биоиндикаторы), либо на основе привязки пунктов слежения к особо критическим зонам, где проявление самых ранних признаков опасности наиболее вероятно.

Нам представляется, что организация стройной системы раннего предупреждения для локального, регионального и националь-

ного мониторинга в СССР — задача неотложная и имеющая безусловную стратегическую значимость, так как нет смысла регистрировать возникновение неприемлемого поражения природных комплексов на значительных пространствах и при достижении значительного совокупного ущерба, тогда как более эффективно установить риск до его реализации в максимальной для объекта пространственном масштабе. В этом контексте следует рекомендовать дополнить систему фонового мониторинга системами раннего предупреждения: если пункты фоновых наблюдений приурочены к сравнительно благополучным биосферным заповедникам, то пункты системы раннего предупреждения должны быть приближены к границам импактных зон, если речь идет о региональном мониторинге, к наиболее неустойчивым природным комплексам типа лесных экосистем на крайних пределах распространения лесов на юге, севере и в горах или зон опустынивания, если речь идет о глобальной системе раннего предупреждения, и, наконец, следует предусматривать экспозицию особо чувствительных тест-систем в непосредственной близости от локальных источников потенциального, но еще не определенного риска.

В целом нельзя не согласиться с западными экспертами по мониторингу в том, что раннее предупреждение о реальной, а не о мифической опасности, без сомнения, критический элемент мониторинга. В настоящее время наблюдается еще одна столь же важная тенденция — превращение мониторинга в целевую систему для сбора информации, предназначенной для калибровки и верификации принятых процедур экологической экспертизы и прогнозирования, используемых в этих процедурах моделей. Мониторинг — максимально приближенная к реальности система, и в этом его огромное преимущество, которое пока не используется. Кроме того, от этого разрыва страдает экологическое нормирование. Следует ожидать, что мониторинг будет постепенно включаться в более интегрированные системы управления природопользованием, что будет означать преодоление хронической псевдонаучности традиционного мониторинга.

В завершение краткого обзора тенденций развития мониторинга можно отметить формирование такого его подраздела, как мониторинг текущего состояния разных контингентов людей с четкой пространственной интерпретацией данных для оконтуривания на локальном уровне зон особой опасности (проблемных ареалов) и для обоснования региональных мероприятий с целевой ориентацией на устранение неприемлемого риска в конкретных районах (обоснование концентрирования средств и внимания на самых «горячих» точках и ареалах) (Martin, 1986).

Поскольку у нас не получает должного развития такая пространственная интерпретация данных медицинской статистики и плохо поставлен массовый скрининг физиологического состояния людей, имеющаяся информация о состоянии здоровья людей в среднем для какой-либо территории не позволяет извлекать из нее сведения о пространственном распределении риска. Монито-

ринг экологический и мониторинг медицинский должны быть объединены, и это уже проявляется в ряде стран Запада.

Еще одна важная проблема, решаемая в настоящее время,— экономичность мониторинга и оценки его конечной результативности: недопустимо следовать традиции экстенсивного расширения процессов измерений, часто измерения становятся самоцелью и идут без учета сигналов «обратной связи» с потребителем и с конечными результатами.

Экологическое прогнозирование — основной потребитель «данных мониторинга».

(Экологическими прогнозами мы будем далее называть теоретически и эмпирически обоснованные утверждения относительно ожидаемых состояний изучаемых экологией объектов, прежде всего популяций и биогеоценозов.) Поскольку на повестку дня встала задача развития методологии экологического прогнозирования, имеет смысл задуматься о природе научного предвидения и «пределах разрешения» прогностических методов. Согласно диалектико-материалистическому принципу познаваемости мира, не существует принципиальных ограничений на полноту и всесторонность воспроизведения объекта, полагаемых его собственной природой. Нет оснований считать этот принцип не применимым в полной мере и к области изучения механизмов смены состояний материальных объектов любого типа. По мере раскрытия закономерностей строения и изменчивости последних доля надежно обоснованного и формализованного знания в общем его массиве, используемом для прогностических целей, должна возрастать. Соответственно следует ожидать и повышения степени «объективности» прогнозов. Вряд ли стоит резко противопоставлять прогнозы общих тенденций изменений объектов предсказаниям о конкретных их состояниях, поскольку возможно множество промежуточных вариантов.

В силу многих обстоятельств наука лишь в последние десятилетия приступила к целенаправленной разработке «прогнозирующих» теорий многих сложных систем. Большую эвристическую ценность имеет различение прогнозов изменений объектов в режимах функционирования (динамических прогнозов) и прогнозов состояний, возникающих в результате их необратимых качественных перестроек (эволюционных прогнозов).

Экология имеет дело с системами, развитие которых ни на практике, ни в теории нельзя игнорировать. Закономерно поэтому требование разработки методов эколого-эволюционного прогнозирования. На сегодняшний день ситуация в данной области представляется очень сложной. Можно говорить о небольшом опыте применения, соответственно о задачах совершенствования двух методов — прогностической аналогии и теоретического (концептуального и математического) моделирования.

Наиболее трудным делом при построении эволюционного прогноза оказывается конструирование образа качественно нового состояния изменяющегося объекта. В рамках метода аналогии за

искомый образ принимается образ состояния системы — аналога, уже реализованного на другой «эволюционной траектории». Если в интересующих прогнозиста аспектах исходный и выступающий в качестве аналога объекты действительно подобны, то можно дать удовлетворительный прогноз без раскрытия механизма детерминации эволюционного процесса. Критерии сходства в рамках этого и других аналогичных исследований устанавливались преимущественно на интуитивной основе. Многообразие возможных подходов остро ставит проблему целостности будущей теоретической системы. Актуальной задачей становится конструирование схемы (модели) строения и генезиса «прогнозирующей» теории эволюции популяционных систем. То же самое можно сказать и применительно к концепции биогеоценотической эволюции. Необходимо понять, с какими особенностями организации теории в первую очередь связана ее прогностическая сила.

Весьма полезным представляется в данной ситуации использование и опыта других наук. Обобщение данных о механизмах детерминации многообразных процессов развития позволяет в первом приближении построить их типологию. Исторические изменения, рассматриваемые интересующими нас теориями, есть веские основания отнести к одному типу, включающему и преобразования, рассмотренные экономической теорией К. Маркса.

Условно назовем этот тип развития развитием «сообщественных» систем или с-развитием. Он может быть противопоставлен, например, развитию «организменных» объектов (о-развитию). К последним можно отнести живые организмы и экономику развитого социалистического общества, качественные изменения которых программируются. К. Марксом была создана совершенная теория капиталистического способа производства, впервые позволившая дать подтвердившийся прогноз главных черт нового экономического строя. Целесообразно поэтому использовать данную теорию в качестве основы для разработки общей схемы «прогнозирующей» теории с-развития. В полной мере должны быть учтены, разумеется, и методологические представления современной (в том числе математической) системологии.

Основными этапами построения теории, по нашему мнению, являются: 1) формирование исходной модели объекта как обладающего определенной организацией и являющегося одновременно носителем эволюции на основе анализа процессов его воспроизводства; 2) построение системного изображения функционирования объекта при помощи метода восхождения от абстрактного к конкретному; 3) выявление характера влияния среды на динамику объекта, построение модели среды и раскрытие механизма функционирования объекта; 4) системное представление развития с использованием модели механизма функционирования и методов восхождения; 5) выявление влияния среды на развитие объекта и раскрытие его механизма. Особый этап составляет определение общих тенденций изменений подсистем и элементов объекта и конструирование образа его нового состояния. Каждому из этапов

отвечает некоторый фрагмент теории со своим набором идеальных объектов и процедур мыслительной работы. Последовательностью становления теории и заложенными в ней соответствиями устанавливаются взаимосвязи фрагментов, и они стягиваются в единое целое.

Взгляд на СТЭ и теорию эволюции биогеоценозов сквозь призму приведенной схемы позволяет выявить «разрывы» в их системах. Можно сформулировать определенные «технические условия» на модели, создаваемые для нужд теорий в рамках различных биологических дисциплин. Ориетация на их соблюдение поможет мобилизовать уже имеющиеся в биологии знания и целенаправленно накапливать новые. Ограничимся указанием лишь на некоторые идеи и исследовательские направления, конкретизирующие приведенные выше весьма абстрактные положения.

Модели функционирования популяции являются ключом для раскрытия механизма эволюционных преобразований при соблюдении, однако, важного условия: эмпирически выделяемые при изучении функционирования объекты должны соответствовать теоретическому представлению о популяции как элементарной единице эволюции. Единством функционирования обладают разнообразные группировки организмов, однако популяциями в строгом смысле этого слова (т. е. системами, эволюирующими как целое) могут быть только наиболее стабильные, «потенциально бессмертные» (С. С. Шварц) образования. В свете данного критерия обнаруживается, что исследователи, весьма часто говоря о популяциях, имеют фактически дело с псевдопопуляциями. Недавние наблюдения над рядом видов животных свидетельствуют о наибольшей устойчивости группировок, расчлененных на «микропопуляции», образованные выходцами из одной или нескольких близких резерваций с особым режимом динамики численности. Открывается путь к построению индикаторов «истинных» популяций, применимых к достаточно широкому кругу видов животных.

Обращаясь к проблемам динамики биогеоценозов, отметим, что обычно выделяются два типа их исторических изменений — сукцессии и филоценогенез. К первому относятся преобразования систем, заключающиеся в изменении наборов составляющих их видов (но видов «готовых»). Второй тип объединяет перестройки ценозов, вызываемые филогенетическими трансформациями входящих в них популяций. Следует присмотреться внимательнее к тем мыслительным процедурам, которые используются при формировании моделей развития объектов популяционного и биогеоценотического уровней. В первом случае следят за сдвигами в среде генетически связанных поколений безотносительно к положению популяции в пространстве. Во втором же фиксируются некоторые участки земной поверхности и рассматриваются «потоки» проходящих через них особей и популяций. Принципиально важен ответ на вопрос о том, является ли биогеоценоз эволюционно-целостной системой (его функциональная целостность считается установленной) в каждом из указанных выше смыслов.

Имеющиеся в распоряжении экологии знания позволяют, на наш взгляд, считать биогеоценоз как целое носителем эволюционных изменений первого типа, т. е. сукцессией. Можно привести, с другой стороны, аргументы в пользу отказа от признания биогеоценоза эволюционно-единым образованием в филогенетическом аспекте. Это, однако, не означает согласия с представлением филоценогенеза как простой суммы эволюционных преобразований автономных популяций. Накапливается все больше данных о реальном существовании внутри биогеоценозов групп совместно эволюирующих популяций разных видов. Мы предложили называть подобные сообщества с собственной эволюционной судьбой гломерациями. Заметим во избежание недоразумений, что границы биогеоценозов связываются нами с границами единых водосборных бассейнов.

В биогеоценозах средних и высоких широт могут быть выделены группы видов-эдификаторов. Каждый эдификаторный вид какого-либо класса продуцентов оказывается трофической основой той или иной гломерации. При этом неспециализированные виды консументов могут одновременно входить в несколько гломераций. Филоценогенез в рамках намеченной модели выступает как совокупность преобразований набора относительно автономных гломераций некоторых популяций. Входящие же в состав гломераций популяции «сцеплены» между собой (в эволюционном плане) достаточно жестко. Заслуживают всемерной поддержки поиски способов агрегированного описания популяций, составляющих гломерации, и их интегральных параметров. Особого внимания заслуживают биоэнергетические и кинетические параметры функционирования биосистем, подверженных техногенному воздействию.

В научной литературе проведен глубокий, многоплановый анализ современной экологической ситуации. Для нашей темы особое значение имеют представления о магистральном пути экологизации природопользования. Мы считаем правильной выдвинутую С. С. Шварцем (1974а, б) идею, суть которой состоит в следующем. Тенденции общественного развития таковы, что делают неизбежным рост антропогенного давления на природную среду, принимающего различные формы. Поэтому необходимо осуществление всех возможных мер для уменьшения негативных последствий человеческой деятельности. Вместе с тем принципиально ошибочна установка на консервацию современного состояния биосферы.

Опираясь на представления естественных и общественных наук и опыт взаимодействия человека с природой, можно определить цели преобразовательной деятельности. Главной целью должно, по-видимому, стать поддержание динамической устойчивости биосферы при одновременном повышении эффективности функционирования ее компонентов. Для этого предстоит научиться создавать искусственно-естественные технобиогеоценозы (нооценозы), отличающиеся высокой устойчивостью по отношению к

антропогенным воздействиям и в максимальной степени реализующие продуктивный и средообразующий потенциалы существующих сообществ растений, животных и микроорганизмов. В перспективе следует ожидать вхождения в состав формируемых ноосценозов также и популяций организмов, «изготовленных» методами генной инженерии. При создании ноосценозов следует в полной мере использовать способности экосистем к саморегуляции, сохранив за человеком функции корректировки хода процессов воспроизводства этих объектов и направления их развития в требуемое русло.

Современная наука располагает многочисленными данными, которые свидетельствуют о значительных адаптивных возможностях биосистем. Зафиксированные выше основные требования к ноосценозам представляются в свете этих данных совместимыми друг с другом, и принципиальных запретов на их реализацию, очевидно, не существует. Можно полагать поэтому, что закономерным итогом усиления активности человека явится в соответствии со взглядами В. И. Вернадского превращение сознательной, разумной его деятельности в основной детерминант исторических изменений общества и биосферы как целого, что знаменует переход техно- и биосферы Земли в качественно новое состояние — состояние ноосферы.

Популярность идей становления ноосферы неуклонно возрастает, так как она указывает путь кардинального решения экологической проблемы, намечает плацдармы для развертывания результативных междисциплинарных исследований.

На эмпирическом уровне усилия ученых сконцентрированы на создании и внедрении в практику исследований точных методов наблюдения за процессами, протекающими в различных «блоках» и во внешнем окружении экосистем, а также оценок их интегральных состояний. Совершенствование теории идет по пути построения комплекса взаимосвязанных логических и математических моделей изменений объектов организменного, популяционного и биогеоценотического уровней при антропогенных воздействиях. Эти модели призваны усилить прогностические возможности теоретических концепций экологии. Здесь же важно отметить, что анализ происходящих ныне в экологии изменений позволяет глубже понять специфику этой науки и более точно оценить перспективы ее участия в будущих исследовательских программах «ноосферной» ориентации. Обращает на себя внимание следующее обстоятельство.

В рамках классической экологии впервые стали систематически изучаться со стороны интегративных, целостных свойств надорганизменные биосистемы и биокостные системы в их взаимодействии с окружающей средой.

Практическая деятельность по построению ноосферы должна, очевидно, начаться с отработки способов перестройки существующих естественных ценозов и агроценозов. Из сказанного выше становится понятным, что именно экологии предстоит сыграть

главную роль в создании адекватной теоретической основы ноосферогенеза. Нам потребуется не только выйти на новый уровень интеграции биологического знания, но и осуществить синтез представлений целого ряда естественных, общественных и технических наук. Следует вместе с тем ясно видеть и то, что система знаний, отображающая уже наличествующие данные объекты, не может служить образцом (в плане своей организации) для системы, предназначенной выполнять функции научного базиса проектирования качественно новых объектов. Фундаментальные экологические процессы должны быть совмещены с целями общества. Речь, по-видимому, должна идти о формировании теории, в большей степени сходной с теориями современных технических наук, нежели наук естественных.

Полученные в ходе изучения строения и генезиса теорий технических наук результаты представляются полезными для указания контуров теоретического базиса деятельности по перестройке отдельных экосистем и ландшафтных комплексов. Отметим прежде всего два существенных момента. При проектно-инженерном подходе к экосистемам они предстают как «естественно-искусственные» образования. С методологической точки зрения весьма важно понимание возможности существования (и соответственно необходимости различения) объектов с очень разным соотношением естественных и искусственных компонентов. Степень «искусственности» системы определяется, очевидно, тем, процессы каких ее структурных уровней фактически подверглись перестройке и (или) реализованы на новом субстрате. Это, во-первых. Во-вторых, необходимо иметь в виду кардинальные различия технических систем и «экосистемных конструкций» в плане их способности к развитию. Вопрос о способах «учета» этого обстоятельства в рамках инженерной теории нового типа приобретает особую значимость.

Развитие теории невозможно без «ассимиляции» ею теоретических и практико-методических знаний, возникающих в ходе проектирования, изготовления и эксплуатации «экосистемных конструкций». Требуется целенаправленное и комплексное осмысление уже имеющегося опыта перестройки экосистем разных классов и масштабов. Значительные резервы таит использование уже осуществляемых природопреобразовательных мероприятий также в функции экспериментов над соответствующими объектами. Можно, на наш взгляд, утверждать, что отсутствие развитого слоя инженерно-экосистемной практики является сегодня одним из основных препятствий, сдерживающих развитие теории. При ориентации на создание теории инженерного типа этот разрыв будет давать о себе знать все чаще. Первоочередной задачей становится поэтому создание экспериментальных нооценозов на основе имеющихся сегодня представлений и нормативов и всестороннее исследование происходящих в них процессов.

Зафиксируем исходные экологические принципы, которые необходимо реализовать при создании нооценозов. Так, их основные

типы должны соответствовать зональным типам климаксовых экосистем (арктическому, тундровому, таежному, степному, пустынному) и основным интразональным типам (горному, пойменному). Границы каждого нооценоза следует устанавливать с учетом однородности почв (однотипности почвообразовательных процессов) и ареалов эндемичных видов растений и животных. Это отражает историческую и физико-географическую специфику и пространственную определенность природных комплексов, которые лягут в основу каждого проектируемого нооценоза.

Требование обеспечения стабильности создаваемых систем может быть осуществлено путем формирования экологических ниш для большого числа видов-гетеротрофов, чье видовое разнообразие в современных экологически нестабильных техногенных экосистемах резко снижено.

Проекты нооценозов должны предусматривать выполнение последними такой важной биосферной функции, как улавливание и аккумуляция рассеянной энергии солнца, приливов, ветра, геотермальной энергии и других восстановимых источников. Эти системы изначально необходимо формировать как энергоаккумулирующие и почвообразующие независимо от их производственной специализации. Важнейшим требованием к ноосферному проектированию должно стать бережное отношение к пространству как особому виду конечного ресурса природы и сохранение на возможно большей территории естественного круговорота веществ и естественных энергетических потоков с целью стабилизации основных биосферных процессов на региональном и глобальном уровнях.

В заключение отметим, что новейшая история экологии представляет большой интерес с точки зрения изучения механизмов формирования отклика фундаментальных дисциплин на запросы бурно развивающейся практики и включения их в процессы синтеза и интеграции знаний, объективно противостоящих тенденциям все более узкой специализации и редукционизма, проявляющимся в развитии фундаментальных дисциплин. Нам представляется, что процесс дальнейшей дифференциации в развитии подразделов общей (классической) экологии должен органично сочетаться с усилением интеграции экологических знаний при решении конкретных проблем научного обоснования природопользования. Это интегративное направление развития экологии и представлено в настоящее время прикладной экологией.

Для практической реализации программной цели КПСС по достижению гармоничного взаимодействия общества и природы необходим коренной пересмотр прежних форм природопользования и всей системы мер по охране природы и регулированию использования природных ресурсов. Для формирования в СССР научно обоснованной экологической политики необходимо разработать общегосударственную экологическую программу, возможно быстрее преодолеть глубоко укоренившуюся ведомственность, сформировать общегосударственную систему обеспечения эколо-

гической безопасности и резко усилить весь комплекс НИР и НИОКР по прикладной экологии.

Основным инструментом практической экологизации природопользования на Западе является экологическая экспертиза проектов развития производств, технологий и материалов. Более чем десятилетний опыт проведения экологических экспертиз позволяет прийти к выводу, что этот вид деятельности государственных органов по защите окружающей среды от неприемлемого воздействия техногенных факторов достиг **критической стадии** в своем развитии. Основная причина этого — несбалансированность решения текущих задач экспертизы с интересами развития ее научного базиса. Доминирование текучки над решением фундаментальных проблем привело к тому, что нельзя правильно оценить, в какой мере принятые процедуры экологической экспертизы фактически способствуют достижению природоохранных целей.

В рамках деятельности по экологической экспертизе необходимо уделять самое серьезное внимание **ретроспективной экологической экспертизе,** на основе материалов которой необходимо постоянно совершенствовать процедуры экспертизы проектов и планов (перспективная экспертиза).

Для эффективного функционирования перспективной экологической экспертизы принципиальное значение имеет формирование в СССР систем экодиагностики и экологического нормирования. В основных регионах страны целесообразно организовать региональные центры экологической безопасности, подчиненные АН СССР и Госкомприроде СССР. Международный опыт свидетельствует о необходимости специальной подготовки специалистов-экспертов, и эта проблема будет какое-то время остро стоять и у нас, так как современная система высшего образования не обеспечивает подготовку специалистов этого профиля.

Заслуживает внимания ныне распространенное мнение крупных специалистов (прежде всего канадских) о том, что современные процедуры экологической экспертизы обречены на полный в конечном счете провал из-за исходной невозможности с достаточной точностью предсказать, заранее выявить и оценить все экологические последствия от реализации рассматриваемого проекта. Возможный выход из наметившегося тупика — формирование процедур так называемой адаптивной экологической экспертизы как элемента адаптивного (гибкого) управления природопользованием. Для наших условий можно сделать вывод о необходимости исходно формировать экологическую экспертизу как минимум по трем направлениям — перспективному, ретроспективному и оперативному. Их сочетание позволит снять те ограничения, с которыми столкнулась экологическая экспертиза на Западе, развивавшаяся лишь по одному (перспективному) направлению.

Анализируя сильные и слабые стороны экологической политики стран Запада и имея в виду в перспективе выход СССР на уровень, превосходящий лучшие мировые достижения в области охраны природы и рационального природопользования, можно сделать

вывод о приоритетности регионального подхода к решению экологических проблем. Именно при реализации единых региональных планов экологизации, а в перспективе при сознательном формировании целостных региональных эколого-экономических систем — нооценозов — возможна, на наш взгляд, полномасштабная реализация коренных преимуществ социализма в деле достижения гармоничного взаимодействия общества и природы. Нам необходимо сосредоточить усилия на решении такой фундаментальной проблемы, как разработка теоретических основ формирования ноосферы и ее региональных структурно-функциональных ячеек (нооценозов).

В качестве первоочередной меры решения экологических проблем в СССР целесообразно рекомендовать коренной пересмотр экономических условий функционирования предприятий и промышленных объединений с целью создания эффективного механизма экономического стимулирования разработки и быстрого внедрения ресурсосберегающих, малоотходных и безотходных технологий. Для этого необходимо объективно оценить фактический эколого-экономический ущерб от основных форм и методов современного природопользования и учитывать его при оценках конечных общегосударственных результатов деятельности министерств и ведомств. К числу первоочередных мер следует отнести и коренной пересмотр действующей нормативно-технической документации по проектированию, строительству и эксплуатации народнохозяйственных объектов с целью добиться полноценного учета в ней экологических требований, которые, в свою очередь, должны быть соответствующим образом конкретизированы и оформлены в виде системы экологических нормативов и регламентов.

Приведение антропогенного воздействия в соответствие с требованиями экологической безопасности необходимо рассматривать в качестве важнейшего направления научно-технического прогресса. Необходим общегосударственный экологический стандарт для качества окружающей среды и для основных типов природных комплексов. Необходимо разработать районные и областные (региональные) планы по достижению этого стандарта (соответственно следует усовершенствовать процедуры составления ТерКСОП).

Учитывая статистическую значимость и сложность разработки теоретических и методических основ формирования системы обеспечения экологической безопасности, необходимо безотлагательно решить проблемы организации, оснащения и финансирования НИР по прикладной экологии в СССР.

Есть надежда, что с 1989 г. прикладные экологические исследования в АН СССР получат целостное развитие в рамках приоритетного направления «Антропогенная динамика биосистем и проблемы экологии», которым предусмотрены разделы по биоиндикации, экодиагностике, экологическому нормированию, экспертизе, мониторингу и прогнозированию, а также по экологической токсикологии.

Таким образом, можно говорить о прикладной экологии как об

одном из сформировавшихся фундаментальных направлений современной экологии, чье длительное становление вступило в стадию завершения. Мы являемся свидетелями организационного оформления именно той теоретической дисциплины, с развитием которой академик С. С. Шварц еще в начале 70-х годов связывал разработку теории измененного мира и методов управления важнейшими экологическими процессами, протекающими в системе общество—природа.

Популяционные аспекты экологической токсикологии млекопитающих

Идеи С. С. Шварца в области популяционной экологии в полной мере могут быть оценены при решении современных проблем природопользования. Поскольку именно популяция является основной формой существования организмов и элементарной единицей эволюционного процесса, только на базе детального изучения популяционных процессов возможны научно обоснованная эксплуатация природы, рациональное и экономически выгодное управление численностью животных.

Вся история и успехи популяционной экологии убедительно свидетельствуют о том, что практические меры по охране животных в природе должны основываться на детальном изучении особенностей их популяций и процессов регуляции численности, в том числе и в условиях интенсивного антропогенного воздействия на природную среду. Согласно С. С. Шварцу, связанное с антропогенным изменением среды вымирание отдельных видов часто происходит не в результате непосредственной гибели организмов, а вследствие необратимых изменений популяционной структуры (Шварц, 1967б). Именно популяционные механизмы поддержания биоценотического равновесия играют существенную роль в условиях техногенного загрязнения.

Первоначально сфера техногенного воздействия включала лишь ограниченные пространства бытовой и производительной деятельности человека. Современный глобальный характер воздействия на биосферу в сочетании с повышенным загрязнением отдельных регионов создает особые условия для существования природных комплексов и экосистем. Речь идет не просто об изменении масштабности или меры регулирующего воздействия человека. Возникла необходимость принципиально новых подходов к проблеме защиты природной среды. В этих условиях основные теоретические положения С. С. Шварца и его методы изучения и анализа функционирования надорганизменных биологических систем определяют наш подход к проблемам техногенного загрязнения.

Хотя представление о популяционном строении видов у животных, во всяком случае у млекопитающих, в настоящее время утвердилось в экологии достаточно прочно, единого понимания термина

«популяция» у экологов пока нет, даже по отношению к какой-либо отдельной крупной таксономической группе организмов, в том числе и мелких млекопитающих. Вследствие этого и биохорологическая структура вида у животных разными исследователями трактуется далеко не однозначно.

Наше понимание указанного термина совпадает с точкой зрения С. С. Шварца и других авторов, согласно которой популяция рассматривается в качестве единой устойчивой группировки особей, объединенных территориально, имеющей единый жизненный цикл, в какой-то мере репродуктивно изолированной от других аналогичных группировок вида и обладающей способностью к гомеостазу в изменяющихся условиях внешней среды (Шварц, 1967б, 1969а; Яблоков, 1987).

При этом важно отметить, что в условиях неоднородности техногенного загрязнения природных комплексов большая подвижность границ популяционных ареалов у большого числа видов животных, обусловленная такими процессами, как изменение численности, периодические миграции, разобщение в определенные периоды мест обитания, расселение молодняка, и другие периодические и непериодические перестройки пространственной структуры, с нашей точки зрения, ни в коей мере не являются препятствием для понимания приводимого выше термина «популяция». Эти явления лишь затрудняют для исследователя выделение отдельных популяций животных. Представляя собой особые формы экологической адаптации к изменяющимся условиям природной среды, эти процессы обеспечивают устойчивость природных популяций к действию техногенного фактора.

Последнее время исследования, связанные с последствиями техногенного загрязнения природной среды, оформились в виде самостоятельного научного направления — экологической токсикологии, включающей в качестве самостоятельного раздела популяционную экотоксикологию млекопитающих. Некоторым аспектам этого направления и значению для его успешного развития идей С. С. Шварца посвящается настоящий раздел монографии.

Накопление токсических элементов природными популяциями мелких млекопитающих. Представление о популяции как о биологической системе надорганизменного ранга предполагает наличие определенной структуры, обеспечивающей ее существование во времени и в пространстве. В условиях техногенного загрязнения среды реакция природных популяций на токсическое воздействие определяется тем, в какой мере их исходная разнокачественность реализуется через различие уровней токсических агентов, накапливаемых организмами отдельных пространственных и эколого-функциональных группировок в популяции.

С этих позиций особый интерес представляют мелкие млекопитающие, обладающие совершенной и достаточно изученной популяционной структурой. Это позволяет рассматривать их в качестве удобного объекта экотоксикологических исследований.

Влияние экологических факторов на накопление токсических

элементов природными популяциями грызунов было исследовано нами при анализе уровней свинца и цинка у нескольких видов полевок, обитающих в различных районах Северного и Южного Урала. При выборе участков мы руководствовались следующим.

1. Выделяемые стации обитания при прочих равных условиях должны отличаться уровнями элементов в объектах внешней среды.

2. Интенсивное загрязнение наземных экосистем сказывается не только на увеличении уровней элементов в растительности и связанном с этим повышенном поступлении последних в организмы консументов, но и на изменении структуры фитоценоза (снижение продуктивности, упрощение видового состава, изменение пространственной структуры и т. д.). Такое опосредованное воздействие через изменение среды обитания ведет к широкой миграции мелких грызунов в более пригодные места обитания. В условиях ограниченного пространства и интенсивного загрязнения наземных экосистем отловленные животные могут быть случайными мигрантами, содержание токсических элементов в организмах которых не адекватно их уровню на изучаемых участках. Поэтому при анализе закономерностей накопления свинца мы должны рассматривать лишь такие участки, содержание элемента во внешней среде на которых не достигает уровней, нарушающих нормальное функционирование природных популяций и приводящих к усиленной миграции животных.

3. Свойственный мелким грызунам экстенсивный характер освоения территории обусловливает освоение значительных по площади участков каждой особью и их естественными группировками. Так, мечение полевок красителями (Бердюгин, Садыков, 1981) или радионуклидами (Садыков и др., 1984) показало, что кормовая активность оседлых зверьков охватывает в летнее время площадь до 5 га в 1 сут. В то же время при интенсивном техногенном загрязнении, как правило, речь идет об ограниченных зонах воздействия: участки вдоль крупных магистралей (Берзиня, 1980; Getz et al., 1977), промышленные отвалы (Bull et al., 1977; Quarles et al., 1974; Smith, Rongstad, 1982).

Анализируемые в этом случае выборки животных включают как оседлых зверьков, так и мигрантов из других, менее загрязненных мест. Такая неоднородность выборок может существенно исказить истинную картину воздействия. Следовательно, речь может идти о достаточно протяженных и равномерно загрязненных территориях или локальных геохимических провинциях, характеризуемых различной величиной фоновых концентраций свинца. Важна при этом пространственная изоляция исследуемых популяций, осуществляемая за счет значительных расстояний либо благодаря наличию естественных барьеров в виде водных преград или открытых пространств, ограничивающих миграционные потоки.

4. Необходимое условие выбора участков — их сходство в основных эколого-климатических показателях (среднегодовые тем-

пературы, количество осадков, продолжительность вегетационного периода и т. д.), идентичность видового состава и обилия растительности и животных, а также других характеристик стаций обитания.

В качестве районов, в наибольшей мере соответствующих выдвинутым условиям, мы рассмотрели две геохимические провинции Южного и Северного Урала. Исследуемый район Южного Урала включает обширную территорию горного массива Иремель (Белорецкий район БашкАССР). Участки отлова животных расположены в интервале высот от 850 до 1350 м. Это преимущественно темнохвойная тайга, разновозрастные вырубки и гари, а также зоны подгольцового редколесья и горной тундры. Другой район расположен в гористом поясе Северного Урала и принадлежит Уральской металлогенической провинции, характеризующейся повышенными уровнями полиметаллов, в том числе свинца, в подстилающих горных породах.

Кроме расстояния (3—5 км), исследованные участки разделены рекой и ее притоками, имеющими быстрое течение с большим перепадом высот и порогами. Хотя естественные водные преграды не могут в полной мере изолировать стации обитания грызунов, они существенно снижают интенсивность миграционных потоков и обеспечивают однородность анализируемых выборок.

Сходство экологических условий определяет и близость видового состава мелких грызунов. Видом-доминантом во всех случаях является красная полевка. В меньшем количестве представлены полевки рыжая и красно-серая, а также обыкновенная и пашенная.

Зверьков ловили с помощью давилок и живоловок. Поскольку свыше 90% свинца, депонированного в организме млекопитающих, сосредоточено в скелете, в пробы отбирали черепа, которые после предварительной очистки и кислотного сжигания анализировали на содержание свинца. Измерения проводили атомно-адсорбционным методом на приборе Перкин—Эльмар.

Дисперсионный анализ данных по накоплению свинца мелкими грызунами показал наличие видовых различий. Максимальные уровни элемента наблюдали у красных полевок (до 17 мкг/г на участке С-4), меньшие уровни — у рыжих и красно-серых полевок (до 3,6 мкг/г на том же участке), минимальные уровни — у типичных зеленоядных видов (обыкновенная и пашенная полевки) (рис. 11).

По состоянию репродуктивных органов животных подразделяли на половозрелых и неполовозрелых. Дисперсионный анализ полученных данных позволил установить достоверные возрастные различия в содержании элементов в скелетах полевок. Низкие уровни свинца у неполовозрелых зверьков (не превышающие 9 мкг/г на участке С-4) по сравнению с половозрелыми (до 17 мкг/г там же), по нашему мнению, обусловлены спецификой метаболизма кальция и других элементов в костных тканях в онтогенезе. Ограниченная проницаемость плацентарного барьера обус-

ловливает низкие уровни поллютантов в процессе кальцификации костных тканей плода. В постанатальный период развития идет интенсивное накопление загрязнителей, достигающее максимума у половозрелых. Половые различия наиболее выражены у половозрелых животных (достоверно более высокие уровни у самцов, см. рис. 12).

Встают вопросы: в какой мере наблюдаемая гетерогенность природных популяций по накапливаемым уровням токсических элементов обусловлена спецификой внутриорганизменных процессов обмена (процессы организменного уровня) и какова в этом роль экологических факторов, включающих особенности питания и различие функций животных в популяции (популяционный уровень)?

Сравнение данных, получаемых в лабораторных условиях на организменном уровне, с результатами популяционных исследований (по существу анализ функционирования последовательных уровней организации) может явиться серьезным аргументом в пользу качественной и количественной обоснованности выдвигаемых теоретических представлений.

Организменный уровень. В настоящее время мы располагаем подробными токсикологическими данными, полученными на лабораторных животных (см., например: Гигиенические критерии..., 1980; Критерии..., 1979), по поведению в животном организме большинства элементов, входящих в состав техногенного

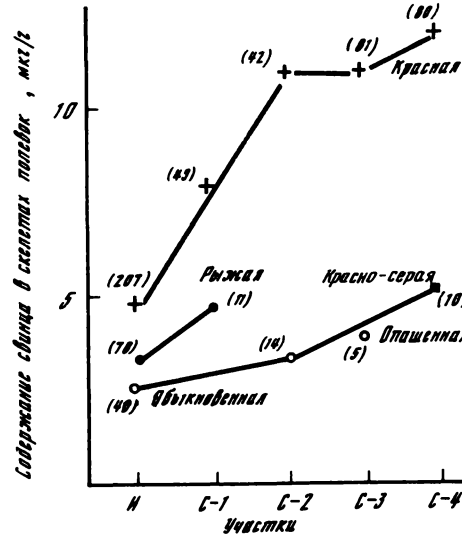

Рис. 11. Содержание свинца в скелетах полевок на различных участках
В скобках — число проанализированных экземпляров

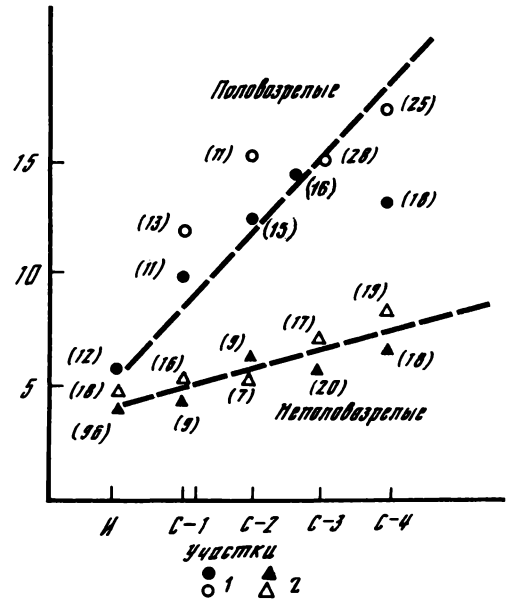

Рис. 12. Содержание свинца в скелетах красных полевок
1 — самцы; *2* — самки; в скобках — число проанализированных экземпляров

загрязнения среды. Для математической формализации особенностей обмена токсических элементов на организменном уровне в качестве эмпирической основы необходимы строгое дозирование элемента как меры воздействия, исходная возрастная и половая однородность выборок животных и тождественность виварного содержания.

Показано, что последовательное применение принципов системного анализа при исследовании обмена токсических элементов на уровне организма выражается в представлении его в виде совокупности отдельных камер, соединенных потоками вещества и имитирующих кинетические свойства элемента в отдельных органах и тканях организма. Рассмотрение подобной структурированной модели организма в качестве единой биологической системы может быть реализовано при создании математической модели обмена токсических элементов. При этом подразумевается последовательное решение следующих задач.

1. На основе имеющейся информации формулируется концептуальная модель, отражающая основные закономерности изучаемых процессов. Выделяются основные блоки модели (камеры) и потоки элемента между ними.

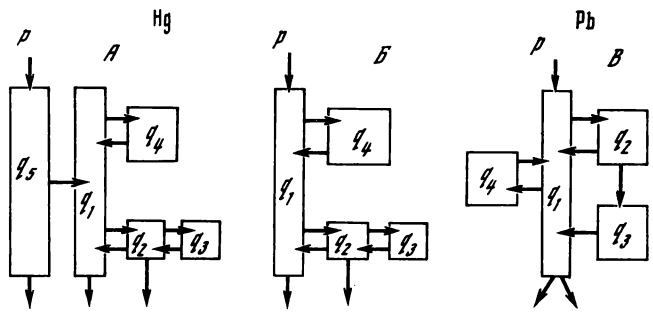

Рис. 13. Схема моделей обмена токсических элементов в организме млекопитающих

А — обмен метилртути: q_1 — содержание неорганической формы элемента в крови, q_2 и q_3 — эта же форма элемента в почках, q_4 — то же, в прочих тканях организма, q_5 — метилртуть в целостном организме; *Б* — обмен неорганической ртути: q_1 — элемент, содержащийся в крови, q_2 и q_3 — в почках; q_4 — в прочих тканях; *В* — обмен свинца: q_1 — элемент, содержащийся в крови, q_2 и q_3 — свинец в скелете, q_4 — в прочих тканях организма

2. Этап идентификации модели, в результате которого по исходным эмпирическим данным определяются числовые значения констант переноса и их стандартные отклонения. Здесь под исходным материалом будем понимать совокупность данных, используемых на этапе идентификации модели.

3. Этап верификации, в процессе которого осуществляется проверка адекватности модели в условиях и режимах, не использованных ранее при идентификации.

Математические модели представляют собой систему обыкновенных линейных дифференциальных уравнений с постоянными коэффициентами

$$\dot{q}_i = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^{N} K_{i,j} q_j - \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^{N} K_{j,i} q_i + P_i, \qquad (1)$$

где q_i — содержание токсических элементов в i-й камере; $\dot{q}_i$ — производная этой величины по времени $K_{i,j}$ — константы переноса элемента из j-й камеры в i-ю; P_i — поступление токсических элементов в i-ю камеру извне; N — число камер.

В качестве примера на рис. 13 представлены схемы моделей обмена некоторых элементов и описывающие их системы дифференциальных уравнений.

При моделировании обмена ртути в качестве самостоятельных блоков выделены: элемент, содержащийся в крови и межклеточных жидкостях (q_1); два различных пула элемента в почках, из которых один имитирует быстрообменивающуюся часть элемента (q_2), другой — более прочно связанную фракцию (q_3); выделен также элемент, содержащийся в прочих тканях организма (q_4). Экскреция ртути осуществляется с калом ($K_{6,1}$) и мочой ($K_{5,2}$) (Безель и др., 1979; Безель, 1981).

Учитывая особую экотоксикологическую значимость органических соединений ртути, мы рассмотрели обмен их в животном организме (Безель, Розенберг, 1981). Поскольку токсикокинетика этих соединений целиком определяется свойствами органических молекул, распределение по тканям и экскреция их из организма могут в значительной мере отличаться от обменных свойств неорганических форм. Эти обстоятельства были учтены нами при моделировании обмена метилртути.

1. Предполагается, что при поступлении метилртути в организме существует две формы элемента — органическая ртуть и неорганическая, образующаяся в результате биотрансформации.

2. Поведение органической ртути в организме может быть представлено в виде единого, кинетически однородного пула.

3. Закономерности распределения неорганической ртути по тканям остаются неизменными независимо от того, поступает ли она в организм извне или образуется в результате распада органической молекулы. Это позволяет использовать неизменные кинетические параметры модели обмена неорганической ртути при имитации распределения метилртути.

Иначе имитируется обмен свинца (Безель, 1978). В качестве основного депо рассмотрен скелет, включающий легкообменную фракцию элемента (q_2) и более прочно фиксируемую часть (q_3). Выведение элемента из организма происходит с калом ($K_{6,1}$) и мочой ($K_{5,1}$).

Предложен метод непосредственного, без предварительного аналитического, решения системы уравнений, определения параметров моделей, основанный на последовательном применении метода случайного поиска и метода последовательных приближений Нью-

Таблица 10. Константы переноса моделей обмена токсических элементов у полевок ($K_{i,j} \pm s_K$) 1/сут

Обмен соединений ртути				Обмен свинца	
Константа переноса	Неорганические соединения	Пары элементарной ртути	Метилртуть	Константы переноса	Неорганические соединения
$K_{1,2}$	0,26±0,05	1,07±0,20	0,26±0,05	$K_{1,2}$	0,62±0,10
$K_{1,4}$	0,11±0,055	0,11±0,04	0,11±0,04	$K_{1,3}$	0,028± ±0,0035
$K_{1,5}$	—	—	0,025±0,012	$K_{3,2}$	0,39±0,12
$K_{2,1}$	6,58±1,24	8,98±1,42	6,58±1,24	$K_{5,1}$	1,07±0,25
$K_{2,3}$	0,19±0,07	0,25±0,07	0,19±0,07	$K_{1,4}$	1,81±0,23
$K_{3,2}$	0,64±0,12	0,51±0,12	0,64±0,12	$K_{2,1}$	6,99±3,20
$K_{4,1}$	2,42±0,53	2,06±0,46	2,42±0,53	$K_{4,1}$	17,75±6,50
$K_{7,1}$	1,42±0,19	2,52±0,28	1,42±0,19	$K_{6,1}$	2,81±0,90
$K_{6,2}$	0,19±0,05	0,089±0,035	0,19±0,035		
$K_{7,5}$	—	—	0,11±0,004		

тона—Гаусса (Попов и др., 1974; Попов, Безель, 1983). Конкретная реализация этого метода выполнена в виде машинной программы COMPAR, позволяющей находить по исходной совокупности эмпирической информации численные значения $K_{i,j}$ и оценку их вариабельности в виде дисперсии или стандартного отклонения S_K.

В табл. 10 приведены значения констант переноса, определенные нами по экспериментальным данным.

Проблема экстраполяции основных закономерностей обмена и токсического действия загрязнителей с организменного уровня на природные популяции животных требует применения стохастических моделей обмена. Непостоянство внешней среды и особенности экологии животных в сочетании с индивидуальной изменчивостью обменных свойств организмов, составляющих популяцию,— все это обусловливает статистический характер накапливаемых уровней загрязнителей. Стохастические методы моделирования оказываются в этом случае наиболее адекватными реальным процессам накопления токсических элементов животными из природных популяций.

При имитации конкретных условий существования популяций рандомизация модели осуществляется не на каждом шагу интегрирования, а путем случайного выбора значений констант переноса и величины суточного поступления токсического элемента в организмы животных, согласно предварительно определенным вероятностным законам распределения K_i и P_i. Последующее решение системы уравнений, описывающих модель, проводилось при постоянных значениях параметров. Многократное повторение таких решений при случайном выборе параметров модели и величины P_i позволяет получить выборку случайных траекторий, описывающих накопление токсического элемента в камерах модели, статистическая обработка которых позволяет рассчитать среднее

и дисперсию содержаний элемента в каждый момент времени для всех камер модели.

Популяционный уровень. Экстраполяция закономерностей накопления токсических элементов с организменного уровня на популяционный реализуется нами при имитации на ЭВМ условий существования природных популяций некоторых видов полевок на изучаемых нами участках Южного и Северного Урала.

Расчеты основаны на математических моделях обмена токсических элементов, отражающих организменный уровень этих процессов, с учетом следующих обстоятельств (Безель, 1987а).

1. Условия существования природных популяций, выраженные через содержание токсических элементов в различных видах растительности. Для наших условий содержание свинца в растительности составляло от 1,5 (злаки, черника, побеги малины и т. д.) до 41,2 мкг/г (кукушкин лен, некоторые виды мхов). Цинка содержалось соответственно от 70 до 780 мкг/г.

2. Специфика экологии животных: видовой состав рационов и содержание в них токсических элементов, ежедневное поступление их в организм (по наполненности желудочно-кишечного тракта). По нашим оценкам, на тех же участках среднее содержание свинца в рационах красных полевок колеблется от 3 до 8 мкг/г. У рыжих и серых полевок уровни элемента в рационах меньше в 1,35 и 1,4 раза соответственно. Уровень желудочно-кишечной абсорбции для свинца, по различным литературным данным, у грызунов находится в пределах 0,05—0,10 (Гигиенические критерии..., 1980). При известной величине суточного рациона (от 1,3 до 3,5 г сухого веса растительности в 1 сут для различных половых и возрастных групп животных) ежедневное поступление свинца в кровь животных составит от 4 до 26 мкг/сут на различных участках и в разных группах. Зависимость содержания токсических элементов в организмах полевок от уровня ежедневного поступления загрязнителя в кровь иллюстрирует рис. 14.

3. Особенности обмена элементов у животных различных группировок: вес животных и удельное потребление корма (токсических элементов) на единицу веса половозрелых и неполовозрелых зверьков (для остеотропных элементов — на вес скелета); длительность поступления загрязнителей в организмы зверьков (возраст). В нашем случае вес половозрелых особей составлял 26,3 г (самцы) и 27,8 (самки). У неполовозрелых — соответственно 14,8 и 13,9 г. В расчетах принято, что возраст неполовозрелых зверьков менее месяца.

Перечисленные обстоятельства позволяют соответствующим образом выбрать значения P и $K_{i,j}$ с целью имитации накопления токсических элементов различными внутрипопуляционными группами. Адекватность экстраполяции с организменного уровня на популяционный для всех выделенных группировок на пяти обследованных участках (всего 15 выборок) была проверена по критерию x^2. С достоверностью $0{,}4 > P > 0{,}3$ может быть принята

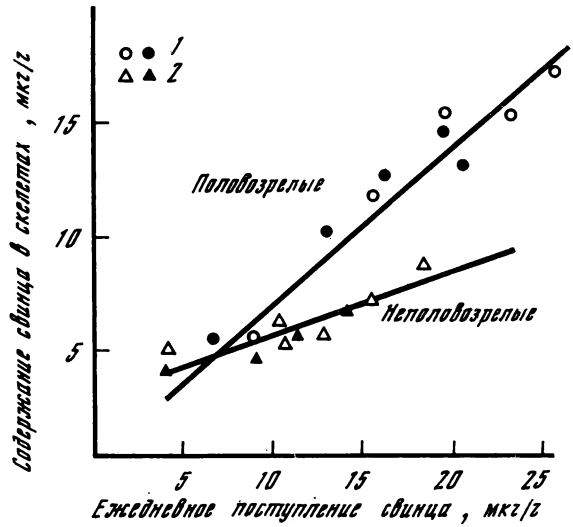

Рис. 14. Содержание свинца в скелетах самцов (*1*) и самок (*2*) красных полевок при различном ежедневном поступлении элемента с пищей

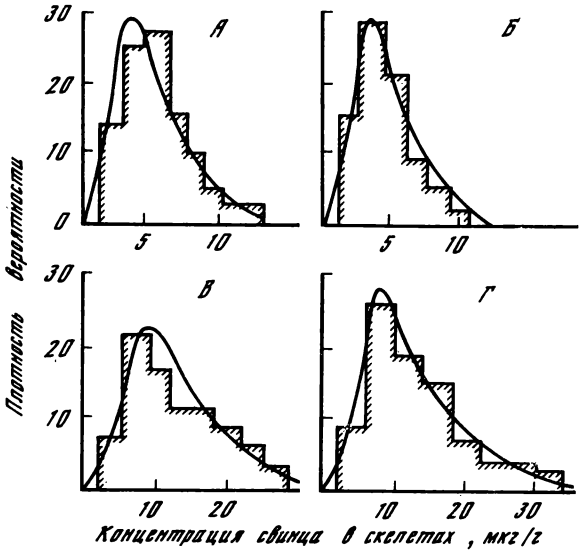

Рис. 15. Распределение концентраций свинца в скелетах самцов (*А*) и самок (*Б*) красных полевок с участков Южного Урала. Обобщенные выборки животных с участков С-3 (*В*) и С-4 (*Г*). Гистограммы соответствуют эмпирическим данным. Сплошная линия — результат имитации на модели условий обитания на соответствующих участках

гипотеза о совпадении расчетных распределений концентраций свинца и цинка в скелетах красной полевки с соответствующими измеренными величинами. Аналогично была проверена адекватность экстраполяции для рыжих и серых полевок ($0{,}7>P>0{,}4$) (Безель, 1987а). На рис. 15 приведены спектры концентраций свинца в скелетах красных полевок, полученные в результате расчетов и при измерении элемента у отловленных животных.

Вероятно, ряд не учтенных нами экологических и физиологи-

ческих факторов (внутривидовые и сезонные различия рационов, некоторая половая и возрастная специфика метаболических процессов и т. д.) может влиять на накопление загрязнителей животными. Однако в рамках разброса эмпирических данных любое усложнение нашего подхода к экстраполяции на популяционный уровень за счет введения дополнительных факторов и влияний неоправданно.

В отличие от других антропогенных воздействий влияние техногенного загрязнения на природные популяции допускает прямое количественное определение меры воздействия, выраженной через содержание токсических веществ в биологических объектах. Вместе с тем широко публикуемые данные различных авторов по содержанию токсикантов в тканях и целостном организме животных, в том числе мелких млекопитающих, представляют лишь оценку токсического воздействия на среднюю особь в выборке, не отражают особенности пространственно-функциональной гетерогенности природных популяций и поэтому не характеризуют степень токсического воздействия на популяцию и ее состояние.

Гетерогенность популяции по накапливаемым уровням токсикантов и вариабельность этого показателя для отдельных ее функциональных группировок могут быть учтены, если в качестве меры токсического воздействия рассматривать плотность распределения концентраций токсических элементов в организмах животных, выраженную одним из законов распределения. Показано, что в качестве наиболее адекватной аппроксимации распределения концентраций элементов у животных в популяции можно рассматривать логнормальное распределение (Безель, 1982а, 1987б).

Вводимый нами показатель меры токсического воздействия отражает внутреннюю структурированность популяции, поскольку представляет совокупность распределений содержания элемента в отдельных, выделяемых нами половых и возрастных группировках животных. В то же время этот показатель, характеризуя интегральное содержание поллютантов в популяции, позволяет рассматривать ее в качестве единого биологического объекта, подверженного внешнему токсическому воздействию.

В качестве примера приведем распределение концентраций свинца в скелетах красных полевок, отловленных на одном из участков Северного Урала (рис. 16). Каждая выделяемая нами внутрипопуляционная группировка характеризуется своим распределением, а кривая *5*, соответствующая распределению концентраций элемента в общей выборке, отражает меру токсического воздействия на всю популяцию.

Очевидна прямая связь меры токсического воздействия с важнейшими популяционными параметрами, контролирующими динамику численности. Действительно, изменение внешних условий существования, приводящее к изменению половой и возрастной структуры популяции, определяет вклад каждой внутрипопуляционной группировки в распределение элементов, следовательно, влияет на меру токсического воздействия. С другой стороны,

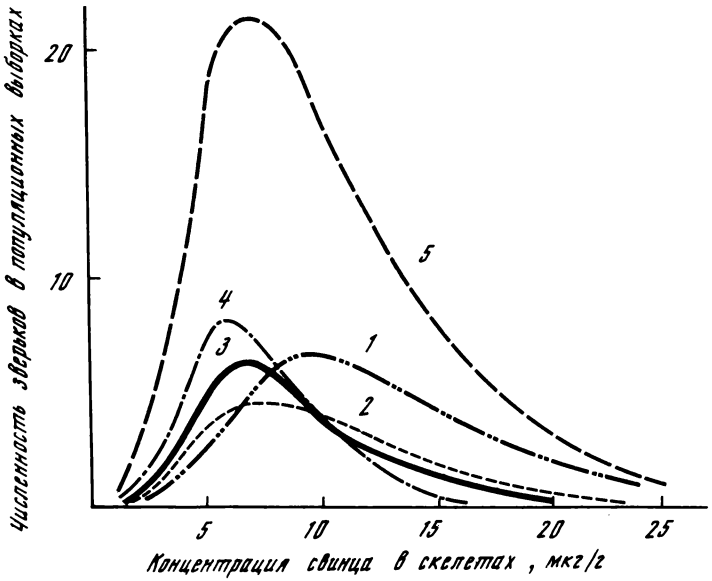

Рис. 16. Распределение концентраций свинца в скелетах половозрелых самцов (*1*) и самок (*2*), неполовозрелых самцов (*3*) и самок (*4*) красных полевок с участка С-3. Кривая *(5)* соответствует распределению элемента в общей выборке

известно влияние токсических элементов на плодовитость и выживаемость животных, что в конечном счете отражается на динамике численности, возрастной и половой структуре популяции.

Популяционный характер зависимости доза—эффект. Любые оценки последствий техногенного загрязнения среды обитания должны основываться на количественной зависимости доза—эффект. В экологической токсикологии животных в качестве аргумента этой зависимости нами предложено рассматривать меру токсического воздействия (распределение концентраций токсических элементов у животных в популяции). Несмотря на разнородность группировок, составляющих популяцию, а также на множество возможных параметров, определяющих ее устойчивость и жизнеспособность, задача количественной оценки состояния популяции в условиях техногенного загрязнения требует формулировки некоторого интегрального показателя, однозначно и в количественной форме характеризующего состояние популяции. Подобная оценка эффекта токсического действия на популяцию должна основываться, с одной стороны, на совокупности физиологических, биохимических, функциональных и иных показателей состояния организма; с другой — иметь популяционный характер, отражая свойства популяции как биологической системы.

Подробный анализ лабораторно-токсикологического материала по воздействию основных техногенных загрязнителей на животный организм показал, что первичные эффекты токсического действия

реализуются прежде всего через поражение центральной нервной системы (гиперактивность животных, их возбудимость, поведенческие нарушения и др.) и репродуктивных функций животных (Гигиенические критерии..., 1980; Критерии..., 1979). Это обстоятельство подчеркивает особую уязвимость именно популяционных механизмов поддержания стабильности популяции (плодовитость животных и адекватное поведение, определяющее их выживаемость).

Поскольку стабильность природных популяций в основном зависит от системы устойчивых информационных и функциональных связей между субпопуляционными группировками (Соколов, Каменов, 1979; Шилов, 1977; Шилова, Туров, 1977), отклонение в поведении животных, вызванное действием загрязнителя, может привести к полной или частичной «разбалансировке» популяционной системы. Естественно, в этом случае состояние популяции и ее будущее определяются долей зверьков, у которых возможно проявление признаков токсического действия.

Решение вопроса о переходе от диагностики состояния конкретного организма к оценке состояния популяции требует специальных аналитических и математических разработок.

В современной токсико-гигиенической практике зависимость доза—эффект носит, как правило, непрерывный характер, т. е. в количественной форме отражает изменение того или иного показателя состояния организма как функцию внешнего воздействия. Биохимические, функциональные или иные показатели определяют однозначно статус организма только в том случае, если их значения выходят за рамки нормы. Переход к альтернативному эффекту (есть поражение или его нет) предполагает пороговость вредного действия загрязнителя, в качестве которой может быть принято критическое значение показателя состояния организма — его верхняя или нижняя граница нормы (Саноцкий, Уланова, 1975; Саноцкий, 1975).

Чаще всего в качестве допустимой нормы принимается диапазон, равный двум стандартным отклонениям ($M \pm 2\sigma_м$), выход за пределы которого диагностируется как проявление патологии (Саноцкий, Уланова, 1975). В ряде случаев доверительный интервал нормы определяется при помощи критерия Стьюдента $M \pm tm$, где m — ошибка среднего, а конкретное значение параметра t находят с учетом числа наблюдений и принятого уровня доверительной вероятности (Показатели нормы..., 1978). В токсико-гигиенической литературе упоминаются и другие методы оценки границы нормы, например $M \pm 1{,}5\sigma_м$ или $M \pm \sigma_м$ (Соколов, Грибов, 1972).

Подобный подход к оценке нормы по каждому из выбранных показателей еще не определяет нормальный статус организма как целого, поскольку нормальное состояние в целом не сводится к простой совокупности частных норм отдельных показателей. Чем большее число показателей учитывается, тем меньше вероятность обнаружить их всех в пределах выбранных диапазонов норм даже

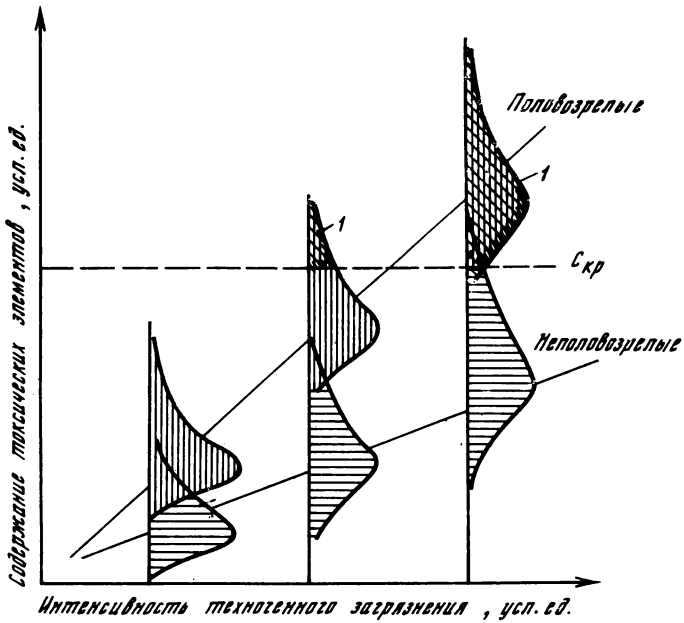

Рис. 17. Содержание токсических элементов у половозрелых и неполовозрелых животных в природных популяциях в зависимости от интенсивности техногенного загрязнения стаций обитания

1 — доля «пораженных» зверьков в популяции; $C_{кр}$ — критический уровень элемента

при отсутствии токсического воздействия (Баевский, 1979). Наоборот, отклонение некоторых показателей за пределы нормы еще не определяет однозначно наличие патологических сдвигов у конкретного организма. Таким образом, проблема определения границы нормы по совокупности показателей состояния интактных животных неразрывно связана с интегральной диагностикой состояния организма как целого.

В рассматриваемой популяционной зависимости доза—эффект дозой является не среднее содержание элемента в организме, а вводимая нами мера токсического воздействия, описываемая одним из статистических законов распределения $f(x)$. Здесь x означает содержание элемента во внутренних средах организма (например, концентрация тяжелых металлов в крови). Состояние популяции в этом случае (эффект) определяется количеством или долей зверьков $\varphi(x)$, содержание токсических элементов в организмах которых превышает $C_{кр}$ (рис. 17).

Таким образом, задача оценки состояния популяции определяется следующим образом: имеется непрерывная случайная величина x с плотностью распределения $f(x)$. Интересующая нас случайная величина состояния популяции связана функциональной зависимостью $F=\varphi(x)$, которая предполагается непрерывной

и дифференцируемой. Математическое ожидание и дисперсия соответственно определяются так:

$$M(F)=\int_0^{+\infty}\varphi(x)f(x)dx,$$
$$D(F)=\int_0^{+\infty}[\varphi(x)-M(F)]^2f(x)dx. \qquad (2)$$

Так, если речь идет о поступлении токсических элементов в организмы грызунов, то оценка состояния популяции последних сводится к определению плотности распределения содержания элементов в организме или отдельном органе $f(x)$ и к нахождению функциональной зависимости $\varphi(x)$ (Безель, 1982а, б). Остановимся на этих вопросах последовательно.

Определение распределения содержания токсических элементов в организмах (спектр концентраций). Трудности, связанные с необходимостью статистического анализа значительных выборок, и главным образом невозможность прямых оценок в изменяющихся условиях воздействия токсического фактора (изменение уровня воздействия или его прекращение, различная протяженность воздействия и т. д.), усложняют непосредственное использование экспериментально установленных распределений. Решение этих проблем мы видим в возможности использования упомянутых выше стохастических моделей обмена.

Напомним, что константы переноса $K_{i,j}$ предлагаемых моделей находятся из условия максимального приближения решений, получаемых в результате имитации определенных режимов, к соответствующим эмпирическим данным по содержанию токсических элементов в организмах животных. При этом дисперсия каждого из таких параметров отражает вариабельность обменных процессов в выборке, используемой при идентификации параметров модели. Характер распределения концентраций элемента определяется суперпозицией величины P, имитирующей стохастический характер поступления токсического элемента извне, и совокупностью случайно распределенных $K_{i,j}$.

Реализация на ЭВМ цикла последовательных решений модели при константах переноса и величине P, выбираемых случайным образом, согласно логнормальному распределению и дисперсии этих величин, позволяет расчетным путем получить искомую функцию $f(x)$.

Определение функции $\varphi(x)$. Рассматриваемая функциональная зависимость определяет связь между содержанием токсических элементов в организме и наличием признаков поражения. Мы отмечали, что подобное соответствие не всегда имеет место, если речь идет о диагностике состояния отдельного организма. Так, в условиях повышенных содержаний токсических элементов в организме признаки не всегда могут быть обнаружены. Возможна и обратная картина, когда низкие уровни загрязнителя сопровождаются четкими признаками поражения (Гигиенические критерии..., 1980; Критерии..., 1979). Поэтому зависимость $\varphi(x)$ должна рассматриваться только как популяционная

оценка поражающего действия загрязнителя, справедливая для значительных выборок.

Выше отмечалось, что в основе современных токсикологических подходов к оценке вредных и безвредных уровней лежит концепция порогового действия вредного фактора, основанная на сопоставлении показателей опытных и контрольных групп животных. В рамках такого подхода функция $\varphi(x)$ должна иметь вид

$$\varphi(x)=\begin{cases} 0 \text{ при } x \leqslant C_{кр}, \\ 1 \text{ при } x > C_{кр}, \end{cases}$$

Здесь $C_{кр}$ — критический уровень элемента в организме или его системах, превышение которого однозначно означает наличие признаков токсического действия.

Таким образом, при многократной реализации на модели интересующих нас режимов токсического воздействия мы получаем по уравнениям (2) оценку доли особей в популяции, в организмах которых следует ожидать уровни элемента, превышающие $C_{кр}$.

Оценка $C_{кр}$ по ряду биохимических и цитологических показателей. Определение критических уровней токсических элементов подразумевает последовательное решение следующих вопросов:

выбор наиболее информативных для данного токсического элемента показателей состояния организма;

оценка границы нормы по каждому из показателей;

установление корреляционных зависимостей между выбранными показателями и уровнем токсического элемента в организме;

оценка диапазона возможных значений $C_{кр}$, основанная на полученных зависимостях границы нормы для каждого показателя.

Три группы животных по 40—50 крыс в каждой подвергали круглосуточной пятимесячной ингаляционной затравке окислами свинца в концентрациях 10, 1, 0,07 мкг/м^3. Четвертая группа была контрольной.

При выборе показателей функционального состояния организма мы исходили из того, что развитие хронической свинцовой интоксикации характеризуется рядом специфических симптомов. К ним относятся изменение морфологической картины крови, ингибирование активности ряда ферментов и др. Исходя из этого, определение нормы в ходе эксперимента проведено по пяти показателям: содержание ретикулоцитов в крови, содержание SH-групп в сыворотке крови, активность холинэстеразы печени и щелочной фосфатазы крови, содержание копропорфирина в моче (Безель и др., 1983). После окончания эксперимента было определено содержание свинца в крови и тканях забитых животных.

Оценка результатов наблюдений основана на наличии значимых функциональных изменений в организме, характеризующихся выходом выбранных показателей за пределы нормы, определяемой у интактных животных в течение достаточно длительного времени, учитывающего возможные временные и сезонные колебания этих величин. Интактных животных забивали ежемесячно в тече-

Таблица 11. Параметры уравнений, описывающих связь между показателями состояния организма и уровнем свинца в крови

Показатель состояния	Параметры		Критические уровни Pb, мкг/100 мл
	A	*B*	
Содержание SH-групп в крови, мкмоль/100 мл	—0,027	8,36	30,5
Копропорфирин мочи, мг/г креатинина	4,9	100,2	43,2
Активность щелочной фосфатазы, мкмоль/мл/мин	—0,01	—1,61	38,0
Уровень ретикулоцитов в крови, %	0,032	0,79	19,7
Активность холинэстеразы печени экстинкции	—0,039	5,52	25,7

ние полугода, кровь и ткани анализировали по выбранным показателям.

При длительной затравке животных наблюдается постоянное накопление свинца в скелете, которое в рамках нашего опыта не достигает равновесия. Именно уровни элемента в тканях и крови в первую очередь определяют те сдвиги выбранных показателей, которые связаны с токсическим действием элемента.

При описании динамики содержания SH-групп в крови, активности щелочной фосфатазы крови и холинэстеразы печени наиболее адекватной будет логарифмическая зависимость вида

$$\ln C_{\text{SH, ЩФ, ХЭ}} = AC_{\text{Pb}} + B. \quad (3)$$

Остальные показатели состояния хорошо описываются линейной зависимостью

$$C_{\text{КП, РЦ}} = AC_{\text{Pb}} + B. \quad (4)$$

Здесь $C_{\text{SH, ЩФ, ХЭ}}$ — содержание SH-групп в крови, активность щелочной фосфатазы или холинэстеразы соответственно; $C_{\text{КП, РЦ}}$ — содержание копропорфирина в моче и уровни ретикулоцитов в крови; C_{Pb} — концентрация свинца в крови, мкг/100 мл. Значения параметров этих уравнений приведены в табл. 11.

Следует отметить также достаточно высокий коэффициент корреляции полученных зависимостей ($r = 0{,}8$). Это обстоятельство позволяет в дальнейшем рассматривать содержание свинца в тканях в качестве критического уровня. Воспользуемся границами нормы по каждому показателю для оценки по уравнениям (3) и (4) критического содержания элемента в крови (см. табл. 11). Получен диапазон критических концентраций свинца в пределах от 19 до 43 мкг/100 мл со средним значением 30 мкг/100 мл.

Таким образом, проведенный анализ разнородных показателей состояния организма и установление соответствующих корреля-

ционных зависимостей позволяют свести многообразие проявлений токсичности к единому показателю — уровню свинца в крови. Установление границы нормы по каждому из них определяет критический уровень элемента.

Применение моделей обмена токсических элементов для оценки $C_{кр}$ В современной токсикогигиенической литературе имеется большое количество экспериментальных данных по оценке действующих уровней токсических элементов. Уровни подобных воздействий определяются, как правило, для внешней среды (воздух, вода, пища). Оценка соответствующих им действующих концентраций элементов во внутренних средах организма (например, в крови) позволила бы говорить о критических уровнях.

С этой целью мы использовали математические модели обмена. Поскольку речь идет об имитации достаточно длительных режимов затравки, в качестве критического уровня мы рассматривали концентрации элемента в крови, которые для свинца, ртути, цинка и некоторых других элементов у крыс уже через 2—3 мес с момента начала воздействия находятся практически на постоянном уровне.

При анализе опубликованных данных мы исходили из следующего.

1. Приоритетность показателей. В процессе патогенеза можно выделить наиболее чувствительные, первичные (как правило, неспецифичные конкретному токсиканту) признаки токсического действия и показатели, отражающие более глубокие и специфичные сдвиги. С точки зрения проблемы экстраполяции на животных из природных популяций приоритетность показателей должна учитывать экологическую значимость последних. Поэтому несомненным приоритетом обладают показатели эмбрио- и гонадотоксического эффектов, влияющие на важнейший параметр — плодовитость особи. Экологически значимы также показатели нарушения функционирования ЦНС и связанные с этим изменения в поведенческих реакциях, такие, как фактор, определяющий смертность животных.

2. Оценка критических уровней возможна лишь по данным хронических экспериментов, по наиболее адекватным условиям воздействия на природные популяции. В рамках кратковременных опытов и интенсивного воздействия могут наблюдаться эффекты, в том числе эмбрио- и гонадотоксические. Однако применяемые при этом дозы при длительном воздействии приведут к таким уровням элементов в организме, которые значительно превышают критические.

С этих позиций мы рассмотрели данные ряда авторов по хронической ингаляционной или пероральной затравке лабораторных крыс различными соединениями ртути. Несмотря на разброс полученных оценок (от 0,03 до 1,12 мкг/100 мл), критические концентрации элемента в крови для случаев гонадо- и эмбриотоксического эффектов близки независимо от пути поступления элемента в организм и его химической формы. Поскольку решающим

в судьбе природных популяций является их репродуктивный потенциал, в наших последующих оценках будем исходить из приоритетности этих показателей и критический уровень ртути в крови может быть принят равным 0,5—1,0 мкг/100 мл.

Проведена аналогичная оценка $C_{кр}$ свинца в крови по данным ряда авторов. Диапазон полученных значений (от 0,02 до 24 мкг/100 мл), кроме естественной вариации материала и методик исследования, отражает разнородность показателей токсического действия. Подобно ртути, минимальные уровни (0,12—4 мкг/100 мл) соответствуют, как правило, воздействию на репродуктивную функцию животных и на ЦНС. Биохимические и цитологические показатели менее чувствительны и отражают, вероятно, более глубокие изменения.

К сожалению, получение прямых данных, по которым возможна оценка критических уровней элементов у мелких млекопитающих, обитающих в природных экосистемах, крайне затруднено. При современных уровнях глобального или регионального загрязнения внешней среды диагностировать наличие первичных, неспецифических признаков поражения даже для значительных выборок животных практически невозможно. Нам известно лишь исследование Бартона и соавт., проведенное на природных популяциях оленьих хомячков, обитающих на четырех островах с различными уровнями ртути в объектах внешней среды (Burton et al., 1977). Содержание элемента в шерсти животных равнялось 0,31, 1,7, 7,6, 10,8 мкг/г. Зверьки с максимальным содержанием ртути проявляли пониженные способности к плаванию, имели отклонения в поведенческих реакциях. Авторы определили, что основу пищевого рациона животных (свыше 60%) составляют мушки-береговушки с содержанием ртути 0,5 мг/кг. Наши оценки содержания элемента в крови таких животных, выполненные на модели, показали, что в этом случае речь идет о концентрациях, очень близких к тем, которые определены нами по другим авторам ($C_{кр}$=0,6 мкг/100 мл). Приведенные оценки (к сожалению, единственные из известных нам) могут служить дополнительным аргументом в пользу правомерности предлагаемого подхода к экстраполяции токсикологических закономерностей на животных из природных популяций.

При определении $C_{кр}$ были использованы главным образом токсикологические данные, полученные на лабораторных крысах. Встает вопрос: в какой мере оправданно применение этих результатов для оценки состояния природных популяций? [1]. В токсико-гигиенической практике получил применение коэффициент видовой чувствительности (КВЧ), определяемый для конкретного токсического элемента как отношение среднесмертельных доз $ЛД_{50}$ для наименее чувствительных животных к этой же дозе для

[1] Отметим, что правомерность экстраполяции процессов накопления токсических элементов природными популяциями мелких млекопитающих обсуждалась нами выше (см. рис. 15).

наиболее чувствительного вида. Естественно, что величины КВЧ, соответствующие достоверным видовым отличиям, определяются точностью, с которой могут быть установлены среднесмертельные дозы.

Многочисленные данные свидетельствуют, что значения среднесмертельных доз конкретного токсического элемента для каждого вида могут изменяться во много раз. Показано, что $ЛД_{50}$ может изменяться в 2 раза в зависимости от времени года (Selisko et al., 1963). Групповое или изолированное содержание животных изменяет этот показатель в 3—9 раз (Уждавани, 1980). По оценкам М. Н. Коршуна и Л. М. Брайченко, только систематическая погрешность экспериментального определения $ЛД_{50}$, связанная с изменением массы животных, объема вводимого раствора и т. д., достигает у лабораторных крыс и мышей 500 и 50% соответственно (Корщун, Брайченко, 1983). Поэтому даже в ответственных случаях экстраполяции на человека нет оснований говорить о выраженных видовых отличиях при КВЧ, равном от 2 до 3 (Красовский, 1970; Сидоров, 1971).

Мы проанализировали среднесмертельные дозы 77 различных химических соединений, приводимые И. В. Саноцким и И. П. Улановой (1975) для лабораторных мышей и крыс. Лишь в 13% случаев величина КВЧ выходит за указанные пределы, и как следствие этого следует признать для этих соединений возможную роль видовой чувствительности. В остальных вариантах различия недостоверны.

Данные о близкой видовой чувствительности лабораторных крыс и мышей мы дополнили сравнительными острыми токсикологическими экспериментами на лабораторных мышах и полевках из природных популяций (Безель, 1985). Красным полевкам (половозрелым и неполовозрелым) в отдельных опытах вводили однократно под кожу различные дозы хлористой ртути и ацетата свинца. В течение 5 сут после этого регистрировали количество погибших зверьков. Расчет среднесмертельных доз $ЛД_{50}$ для красных полевок показал, что полученные дозы не отличаются статистически от таковых для лабораторных мышей, опыт на которых был поставлен параллельно и в тождественных условиях. Во всех рассматриваемых случаях КВЧ для лабораторных животных и красных полевок не превышал 1,3, что дополнительно свидетельствует об отсутствии видовой специфичности чувствительности к соединениям ртути и свинца.

Мы рассмотрели хорошо диссоциирующие соединения, токсический эффект которых обусловлен ионами ртути и свинца. Это в определенной мере подчеркивает общность полученных результатов, позволяя экстраполировать их на другие соединения этих элементов.

Естественно, что показатель токсического действия $ЛД_{50}$ отражает лишь некоторую интегральную чувствительность организма грызунов на острое воздействие. Остается открытым вопрос, в какой мере этот показатель адекватен реакции на низкие

уровни свинца и ртути обеих групп животных, имея в виду прежде всего воздействие на плодовитость и поведение зверьков.

Сошлемся на результаты токсикологических исследований. Г. Н. Красовский при анализе токсичности 106 различных химических соединений показал, что по величине $ЛД_{50}$, полученной в острых или подострых опытах, и по пороговым дозам, определяемым в хроническом эксперименте, видовые различия примерно одинаковы (цит. по: Саноцкий, Уланова, 1975). Аналогичное совпадение пороговых доз ряда фармакологических препаратов для мышей, крыс, собак и обезьян показано в работе (Макнамара, 1967).

Приводимые материалы позволяют в дальнейшем широко использовать токсикологические данные по пороговым дозам элементов для лабораторных животных с целью оценки состояния природных популяций мелких млекопитающих.

Загрязнение природных экосистем и оценка состояния популяций мелких млекопитающих. В качестве оценки состояния природных популяций мелких млекопитающих мы рассматриваем долю зверьков, содержание токсических элементов в организмах которых превышает некоторый критический уровень $C_{кр}$ в крови.

Подобная оценка носит популяционный характер, поскольку она связана с отмеченной ранее структурированностью природных популяций по уровням элементов, содержащихся в выделяемых субпопуляционных группировках. Любые изменения уровня загрязнителя во внешней среде и у животных, так же как изменение возрастной и половой структуры популяции, приводят к изменению в ней доли особей с повышенным содержанием элементов (см. рис. 17). Важно и другое: градированная форма обсуждаемого показателя является необходимым этапом последующей альтернативной оценки судьбы популяции, т. е. может ли она устойчиво существовать в этих условиях.

Располагая математическими моделями обмена и значениями $C_{кр}$, можно рассчитать любые режимы токсического воздействия на популяцию и оценить долю зверьков, у которых уровни элемента превысят критические.

Воздействие свинца. Мы проанализировали данные ряда авторов, исследовавших содержание свинца в организмах мелких грызунов (Beardsley et al., 1978; Getz et al., 1977; Jefferies, French, 1972, 1976; Quales et al., 1974; Roberrs, Johnson, 1978; Roberrs et al., 1978). Показано, что в большинстве случаев в приводимых данных должен наблюдаться высокий процент «пораженных» особей. Низкие уровни поражения соответствуют контрольным участкам.

Так, по данным Роберса и соавт. (Roberrs et al., 1978) следует, что на старых отвалах шахт рыжие и пашенные полевки должны иметь, согласно нашему расчету, уровни свинца в крови, равные 200—500 мкг/100 мл, что соответствует полному «поражению» животных в популяции. Такой же высокий процент следует ожидать у животных, обитающих в придорожных экосистемах, когда уровни свинца в крови рыжей полевки и лесной мыши

Таблица 12. Оценка состояния популяции красной полевки на участке С-4

Показатель	Половозрелые		Неполовозрелые	
	самцы	самки	самцы	самки
Вес тела, г	26,30	27,80	14,80	13,90
Объем крови, мл	1,97	2,08	1,11	1,04
Наполненность ЖКТ, г	3,15	2,64	2,09	1,69
Содержание свинца в рационе, мкг/г	8,30	8,30	8,30	8,30
Поступление свинца в кровь, мкг/сут	1,31	1,09	0,87	0,70
Концентрация свинца в крови, мкг/100 мл	17,12	13,60	20,60	17,40
Процент «пораженных» особей	8,00	2,80	14,00	8,80

Примечание. $f_{жкт}$ принят равным 0,05.

достигали бы 90 и 64 мкг/100 мл соответственно (Jefferies, French, 1972). Высокие уровни элемента в крови (до 40—100 мкг/100 мл) и ожидаемые высокие меры поражения (до 90—100%) можно предвидеть у лесных мышей по данным Роберса и Джонса (Roberrs, Johnson, 1978). Примерно такова же картина по данным других авторов.

Рассмотрим выборки с участков Северного и Южного Урала. Как и следует ожидать, минимальные количества «пораженных» животных должны наблюдаться на Южном Урале (около 0,1%). На северных участках этот показатель возрастает, достигая 8% на участке С-4.

Мы не располагаем данными, которые позволили бы утверждать, что критические уровни элементов у неполовозрелых и половозрелых зверьков отличаются. Наоборот, наши опыты показали идентичность летальных доз ртути для этих группировок (Безель, 1985, 1987б). Можно ожидать поэтому, что у животных выделяемых группировок, несмотря на идентичные условия обитания, в силу установленных ранее различий уровней поступления и накопления токсического элемента будет различной и доля «пораженных» особей.

Мы проанализировали это явление для выборки животных с участка С-4 (табл. 12). Несмотря на то что уровни свинца в скелетах взрослых зверьков выше, чем у неполовозрелых, именно молодые животные оказались наиболее чувствительными к действию загрязнителя. У неполовозрелых самцов доля «пораженных» зверьков достигает 14% по сравнению со взрослыми самцами (8%) или самками (2,8%).

Это различие в чувствительности молодых и взрослых зверьков наиболее выражено для концентраций элемента в рационах, достигающих 15 мкг/г; при больших содержаниях свинца различия

выравниваются, приближаясь к полному «поражению» популяции (рис. 18).

Повышенная чувствительность к воздействию свинца молодых зверьков подчеркивалась многими авторами (см., например: Гигиенические критерии..., 1980) и в рамках наших модельных представлений объясняется следующим.

Уровни свинца в скелетах полевок в силу метаболических особенностей костной ткани отражают медленные, продолжающиеся в течение всей жизни зверьков процессы депонирования.

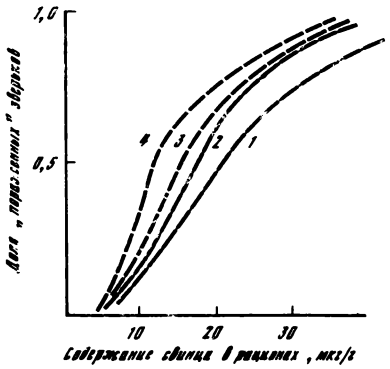

Рис. 18. Чувствительность различных популяционных группировок к воздействию свинца

Половозрелые: *1* — самки, *2* — самцы; неполовозрелые: *3* — самки, *4* — самцы

Стационарные уровни остеотропных элементов в скелете могут быть достигнуты за время, превышающее продолжительность жизни полевок. Иные процессы контролируют обмен этих элементов в мягких тканях организма и в крови. Стационарные уровни здесь достигаются в течение месяца, поэтому у молодых и взрослых зверьков концентрация свинца в крови определяется лишь уровнем ежедневного поступления элемента. Отношение «поступления свинца в кровь — объем крови» у взрослых самцов и самок равно 0,66 и 0,53; у молодых зверьков — соответственно 0,78 и 0,67. Именно это отношение определяет содержание свинца в крови и долю «пораженных» особей.

Прямым подтверждением высказанному являются данные, приводимые Штеенхоутом (Steenhout, 1982). Показано, что концентрация свинца в крови детей и юношей (возраст от 4 до 17 лет) достоверно выше, чем у взрослых птиц, проживающих в условиях промышленного города.

В о з д е й с т в и е р т у т и. В работе Балла и соавт. (Bull et al., 1977) проведено исследование уровней ртути в почвах, растительности, у рыжих полевок и лесных мышей на двух участках, расположенных на расстоянии 0,5 км (загрязненный район) и 10 км (контрольный район) от источника техногенных атмосферных выбросов паров элементарной ртути. Приводимые данные по концентрации ртути в воздухе и растительности позволяют имитировать условия поступления токсического элемента к мелким грызунам, рассчитать возможные уровни в крови, а также оценить долю «пораженных» зверьков в популяции.

• Установлено, что общее ежедневное поступление ртути в кровь (1,33 мкг/сут) обусловлено главным образом его поступлением с пищей. Доля легочного пути поступления не превышает долей процента этой величины. Уровни ртути в крови животных на загрязненном участке достигают 17 мкг/100 мл, что почти в 40 раз превышает таковой у животных из контрольной зоны. В соответ-

ствии с принятым нами критическим уровнем ртути в крови, равным 0,8 мкг/100 мл, доля «пораженных животных» возрастает с 4,5% у контрольных до 100% у зверьков из загрязненной местности.

Закономерности постепенного снижения доли «пораженных» особей по мере удаления от источника воздушных выбросов не вызывают сомнения, однако необходимо отметить, что речь идет о чисто условной популяции грызунов, строго локализованной в месте отбора проб растительности. Несмотря на то что любые пространственные перемещения зверьков могут исказить эту картину, подобные оценки представляются нам оправданными при характеристике среды обитания мелких грызунов и динамики изменения ее качества во времени и по мере возрастания интенсивности загрязнения.

Эти вопросы рассмотрены нами на примере источника атмосферной эмиссии ртути мощностью 70 кг/сут (Безель, 1981), что примерно равно выбросам элемента при работе на угле крупной тепловой электростанции (Глобальный баланс..., 1976). Было рассчитано возможное содержание ртути в растительности на различных расстояниях от источника спустя 5, 20, 50 и 100 лет его непрерывной работы. Поскольку содержание ртути в рационе мелких грызунов определяется уровнем элемента в растительности на этих участках, могут быть рассчитаны его концентрации в крови зверьков и ожидаемая доля «пораженных» особей в популяции. На расстоянии 0,6 км через 20 лет после начала загрязнения содержание ртути в крови грызунов возрастет до 0,6 мкг/100 мл, а доля «пораженных» зверьков достигнет 20%. При принятых нами условиях на расстояниях свыше 2 км влияние выбросов ртути на состояние природных популяций мелких грызунов не будет существенным.

Наши оценки относятся к идеальным условиям равномерной по всем азимутам воздушной эмиссии загрязнителя. Наличие преимущественных ветров и локальных условий рельефа местности может в значительной мере влиять на концентрацию элемента в приземном слое воздуха и, следовательно, на его уровни в растительности и у животных.

Встает вопрос: в какой мере приводимые оценки доли «пораженных» зверьков соответствуют реальной ситуации? Естественно, что при тех уровнях свинца, которые определены нами в экосистемах Северного и Южного Урала, не удается диагностировать наличие первичных признаков поражения у красных полевок даже на тех участках, где ожидаемая частота проявления признаков поражения достигает 14%.

В цитируемых работах, как правило, подобная задача либо не ставилась, либо авторам не удается обнаружить какие-либо отклонения от нормы выбранных показателей токсичности (Карагезян, 1984; Jefferies, French, 1972, 1976). Нам известны лишь данные Роберса и соавт. (Roberrs et al., 1978), которые анализировали состояние полевок (рыжих и пашенных) и лесных мышей, обитающих на старых отвалах шахт. Высокие уровни свинца у грызунов,

достигающие 40 мкг/г и соответствующие, по нашим оценкам, 100%-ному «поражению» популяции, сопровождались проявлением некоторых признаков токсического действия. Авторы установили гистологические изменения в тканях почек. Подобные патологические изменения отмечаются при свинцовой интоксикации у лабораторных крыс (Гигиенические критерии..., 1980; Красовский и др., 1978; Саноцкий, Фоменко, 1979). Отсутствие других признаков, типичных для этого вида воздействия (невропатия, остеопатия, конкретные биохимические сдвиги), хорошо диагностируемых в лабораторных условиях и отсутствующих у зверьков в природных популяциях, не позволяет, по мнению авторов, с определенностью говорить о наличии свинцового отравления.

Специфические признаки воздействия свинца (подавление активности АЛК-Д в крови и почках, гистологические изменения в почках) определены при анализе серых крыс из городских и сельских популяций (Cathy, Gene, 1982). Высокие уровни поступления элемента к животным с воздухом и пищей (достигают, по оценкам авторов, нескольких миллиграммов в сутки) позволяют в этом случае с определенностью судить о наличии типичной свинцовой интоксикации.

Проявление неспецифических признаков токсического действия (изменение некоторых морфофизиологических показателей печени и селезенки, митатическая активность некоторых тканей) отмечено Г. Д. Катаевым при анализе сообщества мелких млекопитающих, обитающих на Кольском Севере в условиях неидентифицированного техногенного загрязнения (Катаев, 1984).

Таким образом, мы располагаем теоретическими оценками состояния природных популяций мелких млекопитающих, основанными, с одной стороны, на представительном токсикологическом материале, полученном в строгом лабораторном эксперименте, а с другой — на математических моделях обмена, адекватность которых для природных популяций установлена с достаточной достоверностью. В то же время прямая диагностика состояния животных в выборках в большинстве случаев не подтверждает теоретические оценки или не позволяет уверенно связать наблюдаемые отклонения от нормы (как правило, слабо выраженные и неспецифические по своим проявлениям) с влиянием конкретного, интересующего нас загрязнителя. Возможные причины подобного несоответствия мы видим в следующем.

1. Прежде всего о применении термина «пораженные» животные. При установлении критических уровней токсических элементов мы имели в виду наличие первичных признаков токсического действия, связанных с поражением репродуктивных функций животных или с изменением в функционировании ЦНС. В первом случае речь идет о целом комплексе неспецифических проявлений (изменение сперматогенеза, различные формы эмбриотоксического действия, включающие повышенную эмбриональную смертность), которые при низких уровнях воздействия часто не поддаются прямой диагностике. Практически невозможно установить в природ-

ных популяциях и наличие у животных признаков поражения ЦНС, выраженных в изменении двигательной активности зверьков, в их повышенной возбудимости или торможении, в изменении условных рефлексов и т. д. Эти отклонения ведут к неадекватной реакции зверьков на изменение внешней обстановки и являются мощным фактором избирательной элиминации «пораженных» особей хищниками.

2. В отличие от растительных объектов мелкие млекопитающие способны к мобильному перемещению по территории. Признаки токсического действия и связанное с этим стрессовое состояние животных могут явиться причиной активной миграции зверьков с загрязненных участков. Это «очищение» популяции от «пораженных» особей может объяснить несовпадение теоретических и эмпирических оценок. Повышенная миграция зверьков с загрязненных участков может явиться причиной наблюдаемого рядом авторов обеднения видового состава населения мелких млекопитающих на территориях, подверженных интенсивному техногенному загрязнению (см., например: Катаева, 1984).

3. Наличие признаков токсического действия возможно установить при сравнении показателей в выборках животных, отловленных на контрольном участке и в зоне повышенных уровней загрязнения. Низкие уровни ожидаемых эффектов, их высокая пластичность и неспецифичность проявления — все это с особой остротой ставит вопрос об идентичности зон отлова. Однако в настоящее время мы не располагаем сведениями о влиянии разнообразных природных факторов (исключая токсические элементы) на анализируемые показатели, поэтому требование аналогичности условий обитания животных не может быть реализовано в полной мере при выборе участков.

4. Несмотря на трудности прямой диагностики состояния животных, перечисленные показатели токсического действия являются ведущими демографическими факторами, определяющими судьбу популяции. Естественно, что любые изменения плодовитости животных, включающие эмбриональную смертность и сниженную жизнеспособность потомства, а также выживаемость взрослых особей, должны реализовываться в особенностях динамики численности. Добавим к этому, что устойчивость популяционных группировок в значительной мере основывается на сложнейших формах поведения животных. Любые отклонения в поведенческих реакциях зверьков не только чреваты опасностью для «пораженных» особей, но и могут привести к нарушению механизмов популяционной устойчивости (Соколов, Каменов, 1979; Шилов, 1984). Однако подробный анализ динамики двух популяций не исключает отмеченного выше требования идентичности рассматриваемых участков по многочисленным экологическим условиям.

5. Нельзя исключить и избирательность применяемых методов отлова. Было показано, что в процессе многодневного отлова в ловушки и давилки в первые сутки идут преимущественно крупные, наиболее активные зверьки (Лукьянов, 1983). В условиях тех-

ногенного загрязнения это может нарушить репрезентативность анализируемых выборок.

Таким образом, упомянутые популяционные механизмы поддержания устойчивости природных популяций могут существенно модифицировать ожидаемую реакцию популяции, которую мы прогнозируем, основываясь на проявлениях токсичности на организменном уровне. Вместе с тем слабая изученность популяционных механизмов поддержания численности не позволяет в полной мере оценить возможные последствия для природных популяций определенного нами расчетным путем «груза» неполноценных особей. В этих условиях мы можем ориентироваться лишь на существенное упрощение ситуации.

При наличии адекватных математических моделей динамики численности грызунов применяемый теоретический метод оценки может быть реализован для прогноза судьбы популяции в условиях техногенного загрязнения среды обитания.

Влияние техногенного загрязнения на динамику численности природных популяций мелких млекопитающих. Определение доли «пораженных» особей в популяции еще не дает альтернативной оценки ее будущего. Переход к подобной оценке подразумевает учет таких важнейших механизмов функционирования природных популяций, как миграционные потоки животных между загрязненными и чистыми участками, зависимость от фазы численности основных демографических параметров у нормальных и «пораженных» животных, их избирательная элиминация хищниками и т. д. Эти факторы, а также допустимая минимальная численность популяции в различных условиях могут оказаться решающими в ее судьбе.

Современный уровень наших знаний механизмов функционирования популяций не позволяет говорить о строгих количественных оценках ожидаемых последствий. Сегодня можно говорить лишь о некоторых качественных закономерностях, получаемых в результате анализа формальных математических моделей динамики численности мелких млекопитающих.

Рассмотрим некоторую условную популяцию грызунов с численностью неполовозрелых зверьков $M_1(t)$, половозрелых самок $M_2(t)$ и самцов $M_3(t)$ (Безель, 1987б). Система разностных уравнений, описывающих динамику такой модельной популяции, будет

$$M_1(t) = M_2(t)\gamma\delta,$$
$$M_2(t) = 0{,}5\delta M_1(t) + \gamma M_2(t),$$
$$M_3(t) = 0{,}5\delta M_1(t) - \gamma M_3(t),$$

где γ и δ — выживаемости в период между пометами зверьков групп M_2, M_3 и M_1 соответственно; r — средняя численность детенышей в помете каждой самки. При ежемесячной частоте пометов сезон размножения длится τ мес. Если динамика такой популяции описывается периодическими подъемами численности в период размножения (весна—лето—осень) и спадами в сезон зимовки,

то вектор решения $\bar{N}(t)$ в один и тот же момент цикла (весной) равен

$$\bar{N}(t+1)=\bar{N}(t)\lambda_{max}^{\tau}\varepsilon,$$

где $\lambda_{max}=0{,}5(\gamma+\sqrt{\gamma^2+2\delta\gamma r})\varepsilon$ соответствует выживаемости в зимний период.

Численность популяции поддерживается на постоянном уровне, если кратность прироста численности за год $k=\lambda_{max}^{\tau}\varepsilon=1$. При условии $k<1$ популяция вымирает.

Можно оценить время T, в течение которого численность популяции снизится от нормального уровня N_0 до уровня N_{min}:

$$T=\ln\ (N_0/N_{min})/\ln\ (1/k).$$

В настоящем варианте модели речь идет о самом общем описании динамики численности зверьков с выделением некоторых динамических параметров, которые представляются нам наиболее существенными с точки зрения ожидаемых последствий техногенного загрязнения.

Пусть p соответствует доле «пораженных» животных в популяции. Особи этой группы имеют в n и m раз пониженную выживаемость и плодовитость соответственно. Можно показать, что в этом случае

$$\lambda_{max}=0{,}5(B_2+\sqrt[2]{B_2+4B_1A}),$$

где

$$A=\gamma r(1-p(1-{}^1/_{min})),$$

$$B_1=0{,}5\delta(1-p(1-{}^1/_n)),$$

$$B_2=\gamma(1-p(1-{}^1/_n)).$$

Определяемая в этих условиях кратность прироста численности за год $k=(1-p(1-{}^1/_n))\ \lambda_{max}^{\tau}\ \varepsilon$ позволяет оценить время T, в течение которого численность популяции снизится до заданного уровня.

В качестве примера рассмотрим ситуацию, которая описана ранее для условий длительного функционирования источника техногенных выбросов ртути. В наших оценках приняты популяционные параметры, хорошо описывающие динамику численности популяции мелких грызунов: $\gamma=0{,}8$ 1/мес, $\delta=0{,}4$ 1/мес, $\varepsilon=0{,}5$ 1/мес. Длительность периода размножения равна 4 мес, а средняя величина помета $r=3{,}5$ шт. Примем также, что в результате токсического действия ртути пораженные зверьки имеют вдвое меньшую выживаемость и плодовитость ($n=m=2$). Состояние такой популяции можно характеризовать временем, в течение которого благодаря токсическим проявлениям у «пораженной» части популяции общая численность зверьков снизится в 10 раз.

Такая популяция мелких грызунов, обитающая в биоценозе, расположенном на расстоянии 1 км от источника, спустя 50 лет после начала техногенных выбросов может быть охарактеризована

временем $T=19$ лет (за это время ее численность снизится в 10 раз). Спустя 100 лет «работы» источника это время будет не более 11 лет [1].

Приведенные оценки носят иллюстративный характер, поскольку речь идет о существенно модельных популяциях, в функционировании которых не учитываются важнейшие моменты (возможное пополнение или уменьшение популяции за счет мигрантов, адаптивно-приспособительные реакции животных, направленный отбор резистентных особей и т. д.). Необходимо учитывать также определенный произвол при выборе популяционных параметров. В частности, принятое нами десятикратное снижение численности в реальных условиях нестабильности комплекса природных условий и связанных или не связанных с этим колебаний численности не всегда может означать критическую ситуацию для популяции, ведущую к ее вымиранию.

В этом отношении сошлемся на работу И. Е. Бененсона и О. А. Жигальского (1982), которые методами стохастического моделирования показали, что ухудшение условий существования природных популяций (снижение выживаемости и плодовитости) ведет к стабилизации весенней численности зверьков, что в значительной мере определяет и стабилизацию общей численности.

Отмеченная закономерность подтверждается наблюдениями над природными популяциями. В исследованиях Л. М. Сюзюмовой и А. Р. Карагезяна (1983) показано, что в условиях молибденовой геохимической провинции наблюдается бóльшая устойчивость структуры и динамики численности популяций кустарниковой полевки и лесной мыши по сравнению с контрольными участками.

Модель И. Е. Бененсона и О. Ф. Садыкова (1985). В последнее время внепространственные точечные модели, аналогичные рассмотренным выше, описывающие динамику популяций и сообществ под влиянием различного рода эндогенных и экзогенных факторов, изучены в общей аналитической форме достаточно полно (см., например: Полуэктов и др., 1980; Свирежев, Логафет, 1978). Но многие важные вопросы экологии популяций, требующие для своего решения учета пространственных связей биосистем и их элементов, оказались недостаточно исследованными. Прежде всего это относится к моделированию популяционной динамики животных, способных к значительным и направленным перемещениям в пределах занимаемой популяцией территории. Установленная сложная пространственная структура популяций мелких млекопитающих (Садыков и др., 1984; Флинт, 1977) и характерная для них высокая подвижность и миграционная активность не позволяют нам надеяться на адекватное описание их популяционной динамики точечными моделями. Это положение справедливо как в отношении использования точечных моделей для описания дина-

[1] Мы не обсуждаем возможное качественное и количественное изменение состояния фитоценоза — среды обитания грызунов — и, как следствие этого, его непригодность к нормальному функционированию природных популяций млекопитающих.

мики локальных группировок на том или ином конкретном участке, так и в отношении описания динамики популяции в целом, когда предполагается равномерное размещение по территории в каждый момент времени (Безель, 1981; Бененсон, Жигальский, 1982). Для изучения популяционных реакций на техногенное загрязнение среды мы использовали пространственную имитационную модель, предложенную И. Е. Бененсоном и О. Ф. Садыковым, которая учитывает специфику использования животными жизненного пространства, связанную с активным выбором участков для размножения, устройства убежищ, мест кормежки и перемещения. Используемая модель учитывает знание животными достаточно большой территории вокруг мест постоянного обитания и их способность к быстрым и далеким пространственным перемещениям.

Рассмотрим основные положения использованной модели (Бененсон, Садыков, 1985; Безель и др., 1986).

1. Каждая популяция мелких млекопитающих базируется на одной или нескольких стациях резервации. К резервациям приурочено «ядро» популяции, которое составляют особи, характеризующиеся наибольшей интенсивностью размножения. Резервации окружены стациями несколько худшего качества, но также обеспечивающими нормальное течение процессов воспроизводства в популяции. Значительные по площади зоны плохого качества имеют ограниченное значение для воспроизводства вида. Таким образом, рассматриваемая территория подразделена на несколько зон, которые в различной мере пригодны для существования мелких млекопитающих. Существующие в конкретной зоне условия обитания определяют выживаемость, интенсивность и продолжительность размножения приуроченной к ней внутрипопуляционной группировки, а также допустимую предельную плотность особей исследуемого вида животных на участках, соответствующих по своим качествам зоне данного типа. Примем в дальнейшем, что наилучшие условия существования в стациях (участках), обозначенных нами Ст-1, несколько худшие условия в стациях Ст-2, еще более неблагоприятные условия в буферной зоне. Для упрощения самцы в модели не учитываются, поскольку вклад самок в создание экологической плотности представляется нам решающим вследствие свойственного им жесткого территориализма.

2. Выделяемые в модели стации и буферная зона заселяются зверьками из других участков при достижении критической плотности их населения. Принципиальное отличие буферной зоны состоит в том, что в ней невозможно размножение животных. Взрослые особи «знают» всю популяционную территорию, и при достижении критической плотности в зоне Ст-1 «лишние» зверьки имеют возможность мгновенно (за один временной шаг модели) переместиться в местообитание, соответствующее второму типу (Ст-2), или в буферную зону. Если по какой-либо причине плотность зверьков в стации Ст-1 стала ниже критической, а стация Ст-2 и буферная зона обитаемы, то освободившиеся участки мгновенно занимают особи из этих зон.

3. В каждой стации животные подразделены на четыре функционально-возрастные группы, различающиеся стадиями онтогенеза и характером участия в размножении:

а) неполовозрелые особи;

б) половозрелые, не участвующие в размножении;

в) половозрелые, размножающиеся;

г) беременные самки.

Во всех описанных во втором пункте перемещениях первыми «мигрируют» половозрелые животные, а наиболее оседлыми являются беременные и кормящие самки.

4. Как было показано авторами модели, сравнительное «качество» зон разного типа удобно характеризовать кратностью прироста численности за год. Этот интегральный популяционный показатель однозначно определяется по параметрам размножения и смертности животных, т. е. непосредственно связан с такими характеристиками состояния организма, по которым в первую очередь следует ожидать проявления упомянутых ранее первичных признаков токсического действия. В нашем случае кратность прироста численности равна 2 и 0,9 для стаций Ст-1 и Ст-2 соответственно. Эта кратность ежегодного прироста соответствует приросту населения популяционного «ядра» и прилежащих к нему субоптимальных стаций в годы со средними погодно-климатическими условиями для районов Южного Урала.

5. В качестве примера примем, что популяционное ядро (Ст-1) занимает площадь 5 га, субоптимальные местообитания (Ст-2) занимают 20 га, буферная зона составляет 75 га.

Было рассмотрено несколько вариантов воздействия техногенного загрязнения на внутрипопуляционные территориальные группировки, приуроченные к разным по качеству стациям, и на популяцию в целом.

Вариант I. Имеются лишь стации Ст-1 и буферная зона. Токсический элемент действует в пределах зоны Ст-1, снижая среднюю плодовитость зверьков с 3,5 до 2. В результате численность грызунов к концу десятилетнего периода токсического воздействия снижается в 20 раз (рис. 19, *4*).

Вариант II. Наличие на той же территории стации Ст-2, не подвергающейся токсическому воздействию, обеспечивает лишь незначительное и кратковременное поддержание численности зверьков в стации Ст-1. Затем численность популяции выходит на тот же уровень, что и в варианте I (рис. 19, *3*). Таким образом, локальное воздействие загрязнителя на «ядро» популяции (Ст-1) приводит к значительному опустошению смежных территорий, не подверженных токсическому воздействию (рис. 19, *3*).

Вариант III. Воздействие техногенного загрязнения на большую территорию второстепенных стаций (Ст-2), реализованное в таком же снижении плодовитости (с 3,5 до 2), приводит к четырехкратному снижению численности зверьков в зоне. Однако в этом случае за счет постоянного притока мигрантов из Ст-1 численность зверьков устанавливается на уровне, почти в 4 раза превышающем полученный в варианте II, при воздействии токсического агента на «ядро» популяции (ср. рис. 19, *2, 3*). Отметим также, что чис-

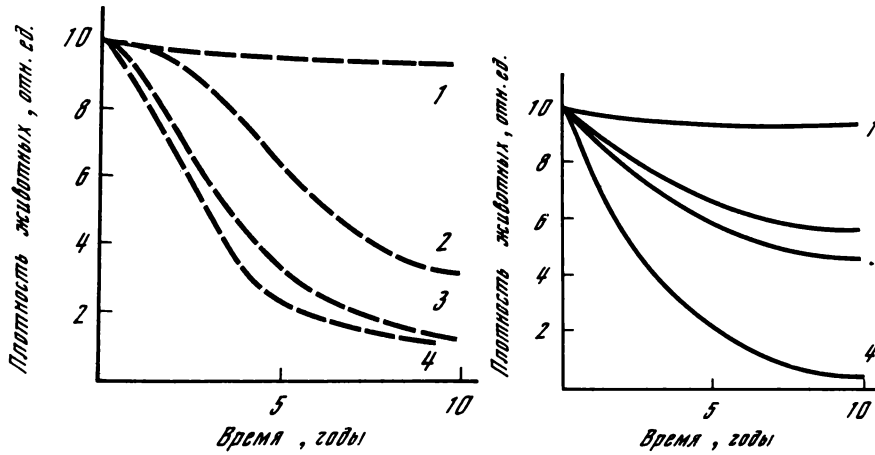

Рис. 19. Динамика средней плотности особей в различных стациях при различных вариантах техногенного воздействия (см. объяснение в тексте)

Рис. 20. Динамика плотности животных в чистых (*1* и *3*) и в загрязненных (*2* и *4*) частях стаций Ст-1 (*1, 2*) и Ст-2 (*3, 4*)

ленность зверьков в стации Ст-1 в данном варианте практически остается неизменной (рис. 19, *1*).

В а р и а н т IV. Более реальной представляется нам ситуация, когда токсическому воздействию подвергается часть территории стаций обоего типа. В этом случае наблюдается закономерное снижение численности во всех стациях; максимальное — в загрязненной отчасти стации Ст-2 (рис. 20, *4*), минимальное — в чистой стации СТ-1 (рис. 20, *1*). Как и в вариантах I и II, площадь зоны, в которой численность животных снижается, может значительно превышать загрязненную территорию. Так, в последнем варианте загрязнению подвергнуты 2,5 и 10 га стаций Ст-1 и Ст-2, а значимые последствия этого воздействия (двукратное и более снижение численности) сказываются на площади 22,5 га. Лишь в незагрязненной части стации Ст-1 снижение численности незначительное.

Таким образом, рассматриваемые варианты техногенного загрязнения, учитывающие пространственное распределение стаций обитания мелких грызунов и полей загрязнения, убеждают нас в том, что последствия такого воздействия могут выходить за рамки зоны прямого токсического действия, оказывая значительное влияние на смежную территорию.

С другой стороны, проведенный анализ подчеркивает особую значимость пространственно-функциональной гетерогенности природных популяций (Шилов, 1984), позволяющую им поддерживать свою жизнеспособность даже в условиях интенсивного техногенного загрязнения среды.

Важнейшим фактором устойчивости природных популяций мелких млекопитающих является разнокачественность отдельных функциональных группировок животных.

Сезонная цикличность жизнедеятельности популяций мелких млекопитающих и их сложная возрастная и функциональная структура в условиях повышенных содержаний токсических элементов в окружающей среде должны приводить к гетерогенности уровней загрязнения в отдельных группах животных и, как следствие этого, к различной выраженности токсических эффектов. Поскольку смежные когорты животных несут в популяции сходную функциональную нагрузку и обладают однородностью по большинству морфофизиологических и других показателей, то, желая упростить ситуацию, можно объединить эти когорты в отдельные «физиологические функциональные группы» (ФФГ).

ФФГ-1 — перезимовавшие животные, как правило, в подавляющем большинстве размножающиеся. Им свойственны бурный весенний рост и дружное вступление в размножение.

ФФГ-2 — неразмножающиеся сеголетки; в основной массе это представители последних осенних когорт. После короткого периода роста на первом этапе постнатального развития (от выхода из гнезда до 30—35-дневного возраста) зверьки прекращают расти и в заторможенном состоянии «законсервированной молодости» (термин С. С. Шварца) переживают зиму и переходят в ФФГ-1. Г. В. Оленев показал, что среди этих (ФФГ-2) животных всегда есть зверьки, родившиеся весной или в начале лета, т. е. представители первых когорт (Оленев, 1982а). При этом также происходит консервация молодых животных, выраженная в ранней задержке развития и в снижении интенсивности обменных процессов. Подобное состояние продолжается до весны, когда животные быстро достигают половозрелости. Если в обычных условиях доля таких «резервных» животных в популяции невелика (по оценкам того же автора, редко превышает 10—15% общего числа сеголеток первых когорт), то при неблагоприятных условиях весенне-летнего периода по этому резервному пути могут развиваться практически все зверьки, родившиеся от перезимовавших животных (Оленев, 1981).

ФФГ-3 — размножающиеся сеголетки; обычно это большинство особей первых весенних когорт, по сравнению с ФФГ-2 не прекращающих рост, бурно развивающихся и быстро вступающих в размножение.

Роль выделенных ФФГ в популяции строго специфична, как и их дальнейшая судьба. ФФГ-1 и ФФГ-3, несмотря на различия в возрасте и происхождении, по всем показателям взрослые особи. Размножаясь, они способствуют наращиванию численности. ФФГ-2 — физиологически молодые по всем показателям особи — основа популяции следующего года. Функция ФФГ-2 — пережить с наименьшими потерями осенне-зимне-весенний период и весной дать потомство. Существенной особенностью группировок является специфика продолжительности их жизни: ФФГ-2, переходящая весной в ФФГ-1, живет 12—14 мес, а ФФГ-3 — всего 3—4 мес. Скорость старения при этом (по динамике возрастных маркеров) у ФФГ-3 в 1,8 раза выше, чем у ФФГ-2.

Возникает вопрос: в какой мере подобная разнокачественность выделяемых ФФГ способна защитить популяцию в условиях техно-

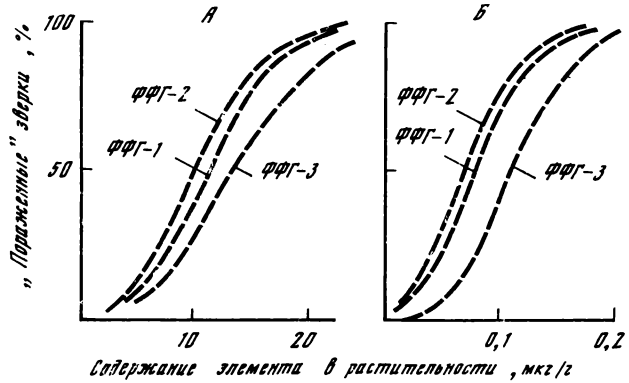

Рис. 21. Зависимость процента «пораженных» животных для различных ФФГ от уровня свинца (*А*) или ртути (*Б*) в растительности

генного загрязнения? Мы имеем в виду время достижения зверьками половозрелости, в течение которого даже в условиях длительной консервации продолжается накопление токсических элементов в организмах. Это может привести к повышенному количеству «пораженных» животных среди тех, которые весной должны обеспечить подъем численности. Возможно, что этот резерв популяции, создаваемый ею при неблагоприятных погодных и климатических условиях, наиболее уязвим при техногенном загрязнении среды.

В качестве примера мы рассмотрели три упомянутые ФФГ в популяции, обитающей на участках, загрязненных ртутью и свинцом. При оценке доли «пораженных» в каждой из них учитывали уровень ежедневного поступления токсического агента с рационом и длительность воздействия до момента достижения половозрелости. Отметим, что половое созревание мелких млекопитающих наступает при достижении животными определенной массы тела независимо от возраста (Perrigo, Bronson, 1983).

Полученные расчетным путем дозовые зависимости представлены на рис. 21. При начальных уровнях загрязнения, достигающих 0,1 и 0,2 мкг/г соответственно для ртути и свинца, токсическим влиянием на популяцию можно пренебречь. Несмотря на различие накапливаемых концентраций токсических элементов, количество «пораженных» животных во всех ФФГ невелико и не может влиять на судьбу популяции. Столь же очевидна и область значительного загрязнения, превышающая для рассматриваемых элементов концентрации в растительности 2 и 25 мкг/г соответственно. Высокие уровни токсикантов у животных всех ФФГ ответственны за полное «поражение» популяции.

Наибольший интерес представляют промежуточные уровни загрязнения. Возможно, что этот достаточно узкий диапазон концентраций токсикантов в растительности (для ртути в пределах от 0,02 до 0,2 мкг/г, для свинца от 5 до 20 мкг/г, определяющий переход популяции от состояния благополучия к ее полному «поражению», характеризуется не только различием концентраций элемен-

тов, накапливаемых отдельными ФФГ животных, но и различием в них доли «пораженных» особей. Именно при таких воздействиях ответ популяции определяется ее физиолого-функциональной гетерогенностью. Если зимующие особи (ФФГ-2 переходит в ФФГ-1) характеризуются примерно равной и наибольшей «пораженностью», то половозрелые сеголетки (ФФГ-3), быстро достигающие репродуктивного возраста, являются наиболее защищенной частью популяции.

Таким образом, обсуждаемая разнородность зимующей части животных, обеспечивающая выживание популяции при неблагоприятных факторах среды, в условиях техногенного загрязнения не может гарантировать ее сохранность. Наоборот, однонаправленность токсического действия загрязнителей и неблагоприятных условий зимовки создает особые критические условия для выживания популяции в зонах техногенного загрязнения. С другой стороны, относительная резистентность половозрелых сеголеток, обеспечивающая быстрое летнее восстановление численности популяции, может привести к периодическому заселению зон интенсивного загрязнения за счет мигрирующих зверьков.

Отмеченная закономерность — меньшая доля «пораженных» зверьков среди половозрелых сеголеток и высокое «поражение» перезимовавших — определена нами для ртути и свинца и, вероятно, носит общий характер. Отметим и другое. На различных фазах динамики численности, когда решающим является вклад в общее обилие зверьков различного числа когорт, в условиях техногенного загрязнения закономерно изменяется и доля «пораженных» животных. В качестве примера рассмотрим данные по вкладу различных ФФГ в наращивание численности рыжих полевок, отловленных и меченных на Южном Урале (Оленев, 1982а). В год депрессии численности (1976) основной вклад в обилие вносили перезимовавшие животные. На участках отлова в течение сезона отмечено появление пяти когорт новорожденных зверьков, а общее число размножающихся перезимовавших самок достигает 16 (все расчеты приведены на 1 га территории). Пополнение популяции от них составляло 99 зверьков. В то же время отмечена лишь одна размножающаяся пара половозрелых сеголеток (ФФГ-2).

Иным был год подъема численности (1977). Примерно у такого же количества перезимовавших самок (15) наблюдали появление 83 новорожденных. Вместе с тем вклад в обилие половозрелых сеголеток был также значителен (15 самок и 81 родившийся). Если предположить, что использованные нами участки были загрязнены ртутью, а концентрация элемента в растительности достигала 0,1 мкг/к, то количество «пораженных» животных составляет 80% у перезимовавших и 45% у сеголеток (см. рис. 21). Это значит, что на фазе депрессии численности, когда основной вклад в пополнение популяции вносят именно перезимовавшие, при техногенном загрязнении популяция будет испытывать более интенсивное воздействие, чем на фазе подъема численности. Это иллюстрирует рис. 22.

Обсуждаемое снижение фактической плодовитости животных на загрязненных участках подтверждается, например, наблюдениями С. И. Исаева (1975) на лесных мышах при воздействии строн-

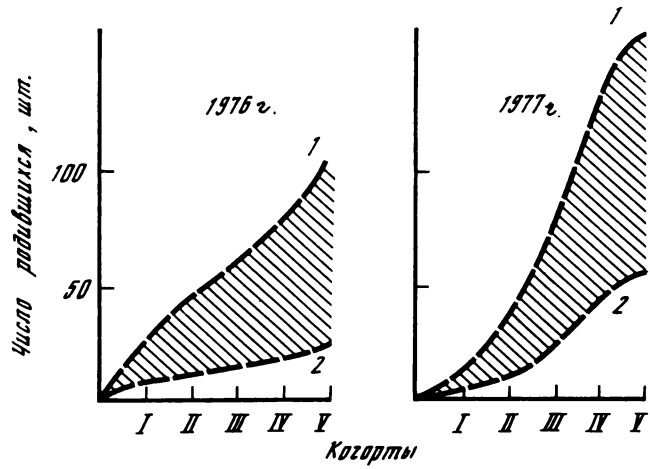

Рис. 22. Численность новорожденных зверьков в течение сезона размножения на чистом (*1*) и загрязненном ртутью (*2*) участках. Эмпирические данные и расчет

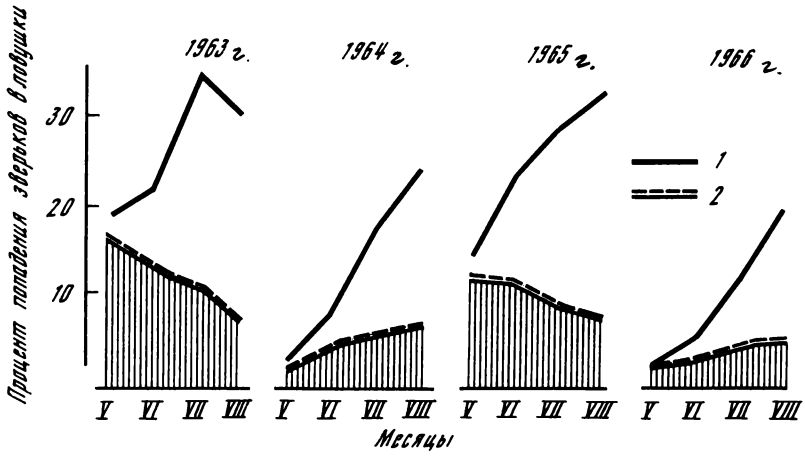

Рис. 23. Динамика численности красных полевок в таежном массиве
1 — общая численность (по: Кошкина, 1974); *2* — расчетная численность «пораженных» животных

ция-90 и более поздними данными Г. Д. Катаева (1988) для красно-серой полевки на Кольском полуострове. Характерно, что эти же авторы отмечают различие в динамике численности животных на загрязненных и контрольных участках. В частности, в полном соответствии с высказанными положениями наблюдается меньший диапазон колебаний обилия животных на загрязненных участках (Исаев, 1975).

Рассмотрим еще пример, рассчитанный нами по данным Т. В. Кошкиной (1974), полученным для популяции красных поле-

вок, обитающих в условиях таежного массива. Данные относятся к 1963—1966 гг. и включают подъемы и спады численности полевок за эти годы. На рис. 23 приведена численность полевок и ожидаемая численность «пораженных» зверьков, рассчитанная для упомянутых выше условий загрязнения стаций обитания ртутью (в растительности 0,1 мкг/г).

Обратим внимание на то, что независимо от фазы численности наблюдается закономерное снижение количества «пораженных» зверьков в течение сезона размножения. Для наших условий в весенние месяцы, когда популяция состоит преимущественно из перезимовавших зверьков, этот показатель достигает 80—85%. К осени «поражение» уменьшается до 24—27% за счет половозрелых сеголеток и неполовозрелых зверьков.

Мы наблюдаем вновь зависимость поражения популяции от фазы численности. Так, процент «пораженных» зверьков будет существенно выше, если популяция находится на подъеме численности. При депрессии количество «пораженных» меньше.

Ранее мы отмечали, что неполовозрелые зверьки более чувствительны к воздействию остеотропных элементов, в том числе свинца, чем половозрелые. Это обстоятельство должно влиять на динамику численности: на фазе максимальной численности «поражение» популяции обусловлено главным образом перезимовавшими и неполовозрелыми зверьками. Более высокий процент «пораженных» неполовозрелых особей при загрязнении свинцом (чем это можно ожидать при воздействии ртути) приводит к тому, что в зиму и до весны следующего года остается меньшая часть животных. Это снижает весеннюю численность, компенсируя прошлогодний высокий уровень.

Такая «компенсация» численности по отмеченным причинам должна быть большей в случае загрязнения свинцом.

Таким образом, на фазе максимума численности техногенное загрязнение среды выступает в качестве компенсирующего фактора. На фазе депрессии возрастает вклад в общее «поражение» половозрелых сеголеток. Выход популяции из депрессии в этом случае также определяется сохранностью к осени полноценных молодых зверьков. С этих позиций загрязнение ртутью и меньшая к этому времени доля «пораженных» неполовозрелых животных (чем это следует при воздействии свинца) позволят популяции быстрее преодолевать депрессию.

Вероятно, описанная особенность токсического влияния загрязнения на динамику численности популяций не может в полной мере объяснить последствия этого явления. Численность популяции в конкретных условиях контролируется и рядом других популяционных механизмов, в том числе зависящих от плотности населения. Так, С. И. Исаевым и А. Д. Покаржевским показано, что в условиях загрязнения среды обитания стронцием-90 у лесных мышей интенсивность размножения (скорость полового созревания и плодовитость) зависит от их численности. Происходит своеобразное «омоложение» популяции (Исаев, Покаржевский, 1978). Иначе говоря, в ответ на снижение численности под влиянием загрязнения может возрасти плодовитость «непораженных» зверьков и их более полное участие в размножении. Все это может привести

к компенсации ущерба, наносимого популяции загрязнением. Возрастной состав при этом, естественно, также будет меняться.

Отметим и другое. Популяция как объект, обладающий физиологической и функциональной разнокачественностью составляющих группировок, проявляет свойства биологической системы лишь в ограниченном диапазоне токсического действия. Это значит, что и в случае пространственной неоднородности загрязнения, связанной, например, с различным удалением стаций обитания животных от источника техногенной эмиссии, обсуждаемая гетерогенность ответа популяции на воздействие может проявиться лишь на ограниченных площадях. Неизбежная в этом случае миграция зверьков с других зон может компенсировать ожидаемую реакцию популяции на воздействие.

Заключение. Центральное место в обсуждаемой проблеме принадлежит популяционному подходу, при котором в качестве единой биологической системы рассмотрена природная популяция животных как совокупность особей, принадлежащих к отдельным субпопуляционным группировкам.

Мы исходили из того, что в ближайшее время нереально рассчитывать на получение значительного объема эмпирических данных. Следует признать оправданным и, вероятно, единственно возможным применение экстраполяционных методов, позволяющих использовать лабораторно-клинические данные для оценки накапливаемых уровней загрязнителей и состояния природных популяций животных. Подобный переход от организменного уровня к популяционному возможен лишь при применении методов математического моделирования. Неизбежный при этом направленный анализ и агрегирование всей доступной информации позволят не только выделить наиболее существенные и ключевые моменты и функциональные связи, но и обосновать минимальный объем экспериментальных и полевых исследований, необходимый для решения первоочередных задач защиты природных популяций.

Значимость проведенных исследований выходит за рамки изучения особенностей обмена и поражающего действия только изучаемых элементов. В современных условиях, когда техногенные загрязнители природной среды включают практически все элементы периодической системы, с особой остротой стоит вопрос о разработке некоторых общих принципов и подходов, позволяющих анализировать как изолированное влияние отдельных элементов, так и их сочетанное действие.

Основные принципы подобного подхода к проблеме были сформулированы в главе и могут быть сведены к следующему.

1. Прежде всего системный подход к анализу обменных процессов, позволяющий выделить в организме основное депо токсического элемента, установить структуру потоков и рассматривать систему взаимосвязанных камер и потоков в качестве единого биологического объекта.

2. Общий характер имеют и результаты, полученные нами при анализе видовой, половой и возрастной специфики накопления токсических элементов. Ведущая роль рационов в их поступлении и накоплении различными внутрипопуляционными группировками зверьков, очевидно, остается справедливой для других токсических агентов. Общим во всех случаях должен быть популяционный под-

ход к оценке накапливаемых уровней. Плотность распределения концентраций токсических элементов в организмах зверьков, принадлежащих к различным субпопуляционным группам, может характеризовать меру токсического воздействия на популяцию для любого вида техногенного загрязнения среды.

3. В обсуждаемом аспекте популяционная оценка состояния популяции имеет особую значимость, поскольку позволяет свести к единому показателю — доле «пораженных» особей — действие любого токсического агента или даже сочетание действия нескольких элементов. При этом мы исходили из того, что в качестве диагностируемых первичных признаков токсического действия рассматриваются наиболее общие показатели состояния репродуктивных функций животных и отклонение в функционировании у них ЦНС. Выделяемые показатели характеризуют первичные неспецифические признаки, не зависящие от вида действующего загрязнителя.

Подчеркивая общий характер исследования и полученных результатов, следует иметь в виду и неизбежную специфику накопления и токсического действия некоторых загрязнителей. Это связано, как со своеобразием процессов депонирования элементов различными тканями организма млекопитающих, так и с неизбежным различием критических уровней элементов, ответственных за диагностику признаков поражения.

Подводя итог изложенному, хотелось бы еще раз подчеркнуть, что проведенное исследование охватывает широкий круг проблем. Вероятно, подобная широта исследования оправданна и объясняется многогранностью проявления поражающего действия рассматриваемых загрязнителей и сложнейшей взаимообусловленностью изучаемых биологических явлений и объектов. В то же время мы отчетливо представляем неизбежный при этом иллюстративный характер некоторых разделов изложенного, известную фрагментарность и в ряде случаев возможный частный характер сделанных выводов.

Однако при современном уровне наших знаний по проблеме, вероятно, нельзя рассчитывать на большую определенность и конкретность исследования. Мы считаем поставленную задачу выполненной, поскольку, кроме изложенных конкретных выводов, в результате проведенных исследований выявлены и особо подчеркнуты ключевые моменты воздействия техногенного загрязнения на млекопитающих, информация по которым отсутствует. Естественно, что получение более подробной информации, в значительной своей части относящейся к фундаментальным и основополагающим закономерностям функционирования биологических систем, не может быть задачей сегодняшнего дня. Решение проблем популяционной экотоксикологии млекопитающих в условиях техногенного загрязнения природной среды неразрывно связано с общими успехами всех разделов экологической науки.

Литература

Абатуров А. В. Лесная древесная растительность как индикатор состояния окружающей среды // Биоиндикация состояния окружающей среды Москвы и Подмосковья. М.: Наука, 1982. С. 97—102.

Абрамов В. К., Пикунов Д. Г. Влияние антропогенных факторов на размещение и численность некоторых видов птиц юга Дальнего Востока // Природа и человек. Владивосток, 1973. С. 229—235.

Абрамчук А. В., Горчаковский П. Л. Формирование и антропогенная деградация луговых растительных сообществ в лесостепном Зауралье // Экология. 1980. № 1. С. 22—34.

Аведикова Т. М., Роков Ю. М., Рогов С. Ф. и др. Вопросы экологии и промысла азовских рыб в условиях изменяющегося режима моря // IV съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва. Киев, 1981. Т. 1. С. 3—4.

Алейникова М. М. Животное население почв и его изменение под влиянием антропогенных факторов // Педобиология. 1976. Т. 16, № 3. С. 195—205.

Амстиславская Т. С. Митотическая активность покровного эпителия у сезонных генераций полевок р. Clethrionomys: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1975. 24 с.

Андреев В. Н. Антропогенный этап развития тундры // Тез. докл. VII делегат. съезда Всесоюз. ботан. о-ва. Л.: Наука, 1983. С. 308.

Андриевский И. В. К вопросу о преобразовании местных орнитоценозов // Вопросы биологии и систематики животных Смоленской и сопредельных областей. Смоленск, 1975. С. 72—80.

Анорова Н. С. Возраст и плодовитость птиц // Проблемы орнитологии. Львов, 1964. С. 73—86.

Ахметбаева Ф. Влияние на численность популяций сазана гидрологического режима реки Нарын в связи с зарегулированием ее стока // Проблемы региональной экологии животных в цикле зоологических дисциплин педвуза. Витебск, 1984. Ч. 1. С. 34—35.

Баевский Р. М. Прогнозирование состояния на грани нормы и патологии. М.: Медицина, 1979. 192 с.

Базилевич Н. И., Семенюк Н. В. Биологическая продуктивность луговой степи Центрально-Черноземного биосферного заповедника при различных режимах использования // Экологический мониторинг в биосферных заповедниках социалистических стран. Пущино: Науч. центр. биол. исслед. АН СССР, 1982. С. 115—142.

Байдерин В. В. Экологическое воздействие зимней рекреации на компоненты биогеоценозов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1978.

Баруков В. В. О виде и видообразовании // Система интеграции вида. Вильнюс: Ин-т зоологии и паразитологии ЛитССР, 1986. С. 162—212.

Бахитова Л. М., Паршин Ю. В. Модификация мутагенной и канцерогенной активности химических загрязнителей // Упехи соврем. генетики. 1982. Вып. 10. С. 131—142.

Башенина Н. В. Движение численности мелких грызунов за 1936—1943 гг. // Материалы по грызунам. М., 1947. Вып.2: Фауна и экология грызунов. С. 149—214.

Безель В. С. Математическое моделирование обмена свинца при однократном и многократном введении его крысам / Моделирование поведения и токсического действия радионуклидов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978. Вып. 114. С. 8—15.

Безель В. С. Поступление ртути в наземные биоценозы и оценка возможных последствий этого дня популяции грызунов // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1981. Т. 4. С. 41—58.

*Безель В. С.*О возможности популяционных оценок токсического действия тяжелых металлов // Там же. 1982а. Т. 5. С. 19—24.

Безель В. С. Некоторые подходы к экологическому прогнозированию последствий промышленного загрязнения наземных экосистем тяжелыми металлами // Экология. 1982б. № 5. С. 65—71.

Безель В. С. Накопление тяжелых металлов грызунами на организменном и популяционном уровнях // Проблемы антропогенного воздействия на окружающую среду. М.: Наука, 1985. С. 28—37.

Безель В. С. Оценка состояния природных популяций мелких млекопитающих в условия техногенного загрязнения // Экология. 1987а. № 4. С. 39—49.

Безель В. С. Популяционная экотоксикология млекопитающих. М.: Наука, 1987б. 127 с.

Безель В. С., Баженов А. В., Мокроносов А. А., Садыков О. Ф. Мышевидные грызуны как возможный биоиндикатор уровней свинца в природных экосистемах // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат. 1985. Т. 7. С. 27—36.

Безель В. С., Бененсон И. Е., Садыков О. Ф. Влияние техногенного загрязнения на динамику численности мелких млекопитающих в мозаичных местообитаниях // Техногенные элементы и животный организм (полевые наблюдения и эксперимент). Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. С. 37—42.

Безель В. С., Егорова Т. С., Плотко Э. Г. Критические уровни тяжелых металлов в организме грызунов // Количественные методы в экологии позвоночных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. С. 61—72.

Безель В. С., Оконишникова И. Е., Попова Б. В. Анализ кинетики обмена ртути у крыс при длительной затравке малыми дозами сулемы // Гигиена труда и проф. заболевания. 1979. № 6. С. 55—56.

Безель В. С., Попов Б. В., Садыков О. Ф. и др. Мелкие млекопитающие в системе регионального экологического мониторинга // Техногенные элементы и животный организм. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. С. 3—13.

Безель В. С., Розенберг Е. Е. К вопросу о скорости биотрансформации органических соединений ртути в организме экспериментальных животных // Гигиена труда и проф. заболевания. 1981. № 7. С. 49—51.

Безель В. С., Садыков О. Ф., Тестов Б. В., Мокроносов А. А. Накопление свинца мышевидными грызунами в природных популяциях // Экология. 1984. № 6. С. 25—31.

Бененсон И. Е., Жигальский О. А. Зависимость демографических параметров популяции от плотности как возможная причина колебаний численности полевок // Там же. 1982. № 3. С. 56—61.

Бененсон И. Е., Садыков О. Ф. Пространственная имитационная модель популяции красной полевки // Моделирование популяционной динамики мелких млекопитающих. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. С. 56—87.

Бердюгин К. И., Садыков О. Ф. Опыт использвания прижизненных красителей для мечения грызунов // Экология. 1981. № 5. С. 63—65.

Берзиня А. Я. Загрязнение металлами растений в придорожных зонах автомагистралей // Загрязнение природной среды выбросами автотранспорта. Рига: Зинатне, 1980. С. 28—45.

Бибиков Ю. И., Дежкин А. В. Возрождение европейского сурка // Природа 1988. № 3. С. 46—49.

Бигалиев А. Б. Генетический эффект солей тяжелых металлов среды // Успехи соврем. генетики 1982. Вып. 10. С. 104—114.

Биоиндикация загрязнения наземных экосистем: Пер. с нем. / Под ред. Р. Шуберта. М.: Мир, 1988. 346 с.

Боаг П., Грант П. Естественный отбор идет интенсивно // Природа. 1982. № 10. С. 114—115.

Большаков В. Н. Пути приспособления меких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 199 с.

Большаков В. Н., Любашевский Н. М., Потапейко С. А., Садыков О. Ф. О роли экологии в решении глобальных проблем современности // Марксизм-ленинизм и глобальные проблемы современности. М., 1983. Вып. 2. С. 208—211.

Большаков В. Н., Смирнов Н. Г. Роль некоторых антропогенных факторов в увеличении темпов микроэволюции // Эволюционная теория и проблема «Человек—природа». Тарту, 1978. С. 36—41.

Большаков В. Н., Шварц С. С. Некоторые закономерности географической изменчивости грызунов на сплошном участке их ареала (на примере полевок рода Clethrionomys) // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. 1962. Вып. 29. С. 29—44.

Буевич Г. В., Павленко В. В. Изучение мутагенного и токсичного действия промстоков сульфат-целлюлозного производства и их органических компонентов с использованием модели Эймса учета генных мутаций на индикаторных штам-

мах Salmonella typhimyrium // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1979. Вып. 2—3. С. 5—6.
Бугровский В. В., Бутусов О. Б., Орлов Д. С. и др. Космический мониторинг антропогенных зон металлургических производств с существенным химическим загрязнением // Проблемы антропогенного воздействия на окружающую среду. М.: Наука, 1985. С. 113—123.
Булахов В. Л., Макарова Т. В. Степень воздействия бесхвостых амфибий на фитофагов в степных лесах Украины // Вопросы герпетологии: V Всесоюз. герпетол. конф., Ашхабад, 1981. Л., 1981. С. 25.
Бурделов Л. А., Жубаназаров И. Ж., Картушин Е. П. Домовая мышь — Mus musculus в населенных пунктах Приаралья // Зоол. журн. 1986. Т. 65, вып. 12. С. 1875—1880.
Бурмакин Е. В. Об изменениях в морфологии сазана, акклиматизированного в бассейне озера Балхаш // Там же. 1956. Т. 35, вып. 12. С. 1887—1891.
Быстрова А. К. Экология и капиталистический город. М.: Наука, 1980. 173 с.
Вавилов Н. И. Избранные произведения. Л.: Наука, 1967. Т 1.
Васьковская Л. Ф. Некоторые виды мышевидных грызунов как возможные индикаторы загрязнения естественной среды пестицидами. Киев: ин-т зоологии АН УССР, 1977. 139. с. Деп. в ВИНИТИ 27.10.77, № 4132.
Вахменина В. И., Кубанцев Б. С. Анатомо-формологическая дифференцировка чехони Цимлянского водохранилища в результате антропогенного изменения среды ее обитания // Антропогенные воздействия на природные комплексы и экосистемы. Волгоград, 1978. С. 86—92.
Вахрушев И. И., Волков М. Г. Охотничьи лайки. М.: Заготиздат, 1945. 145 с.
Викторов Г. А. К вопросу о причинах массовых размножений насекомых // Зоол. журн. 1955. Т. 34, вып. 2. с. 259—266.
Викторов Г. А. Проблемы динамики численности насекомых (на примере вредной черепашки). М.: Наука, 1967. 271 с.
Викторов Г. А. Трофическая и синтетическая теория динамики численности насекомых // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып. 3. С. 361—372.
Викторов Г. А. Динамика численности животных и управление ею // Современные проблемы экологии. М.: Наука, 1973. С. 88—120.
Виноградов Б. В. Классификация морфоструктур антропогенизированных экосистем (АЭС) по дистанционным признакам // Экология. 1980. № 2. С. 5—21.
Виноградов Б. В. Дистанционный экологический мониторинг биосферных заповедников // Экологический мониторинг в биосферных заповедниках социалистических стран. Пущино: Науч. центр биол. исслед. АН СССР, 1982. С. 155—159.
Виноградов Б. В. Аэрокосмический мониторинг, экологический прогноз и оптимизация // Оптимизация, прогноз и охрана природной среды: Тез. докл. Всесоюз. симпоз. науч. основы оптимизации, прогноза и охраны природ. среды. М., 1986. С. 9—13.
Виноградов Б. В., Чернявская С. И. Изменение условий обитания животных в дельте Волги в связи с вводом в действие Волгоградского гидроузла // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. № 1. С. 136—138.
Вирбицкий Ю. Б., Астраускас А. С. Гетерогенность популяций рыб водоемов-охладителей // VI Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб: Тез. докл. Вильнюс, 1985. С. 40—46.
Владышевский Д. В. Птицы в антропогенном ландшафте. Новосибирск: Наука, 1975. 199 с.
Водянова О. С. Изменение формы и окраски луковиц у сортов репчатого лука под воздействием химических мутогенов // Селекция и семеноводство картофеля, овощных и бахчевых культур в Казахстане. Алма-Ата, 1981. С. 69—79.
Воронов Г. А., Реймерс Н. Ф. К изучению антропогенной динамики мелких млекопитающих в консорциях южной тайги // Учен. зап. Перм. пед. ин-та. 1976. Вып. 150. С. 278—280.
Воронцова Л. И. Изменение жизненного состояния эдификаторов растительного покрова южной полупустыни под влиянием экологических условий // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 132—154.
Воронцова Л. И. Ценопопуляция типчака (Festuca sulcata) и белой полыни (Artemisia lercheana) в южной полупустыне Западного Прикаспия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1971. 27 с.
Воскобойников В. А., Крайнов В. М., Феоктистов М. И. Рыбохозяйственное освоение оз. Чаны // IV съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва. Киев, 1981. Т. 2. С. 20—21.
Выскушенко А. П., Копеин К. И., Корбут Г. А. Грызуны орошаемых площадей

центральной части лесостепи Украины // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л., 1984. С. 513—514.
Георгиевский А. Б. Дарвинизм. М.: Просвещение, 1985. 271 с. Гигиенические критерии состояния окружающей среды. 3. Свинец. Женева; М.: ВОЗ, 1980. 193 с.
Гиляров М. С. Почвенные беспозвоночные как индикаторы почвенного режима и его изменений под влиянием антропогенных факторов // Биоиндикация состояния окружающей среды Москвы и Подмосковья. М.: Наука, 1982. С. 8—12.
Гладкина Т. С. Биологические основы многолетнего прогноза распространения и численности мелких грызунов в связи с интенсификацией сельскохозяйственного производства: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1980. 48 с.
Гладкина Т. С., Мейер М. Н. Влияние летних условий на состояние степной пеструшки и узкочерепной полевки в Северном Казахстане // Тр. ВИЗР. 1963. Вып. 18. С. 152—173.
Гладков Н. А., Рустамов А. К. Животные культурных ландшафтов. М.: Мысль, 1976. 220 с.
Глазов М. В. О роли остромордых лягушек в регуляции численности беспозвоночных в биоценозе дубравы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 8. С. 59—66.
Глобальный баланс ртути в биосфере // Вестн. АН СССР. 1976. № 12. С. 89.
Голенищев Н. Н. Влияние недостаточного питания в раннем онтогенезе на дальнейшее развитие обыкновенных полевок в условиях оптимума // Тр. ВИЗР. 1958. Вып. 12. С. 93—100.
Голенищев Н. Н. Очаги вредоносности мышевидных грызунов в Нечерноземной зоне РСФСР // Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М., 1980. С. 396—397.
Голубец М. А. Эволюция — сложный процесс развития органического мира // Методологические аспекты эволюционного учения. Киев, 1986. С. 35—48.
Голубцов А. С., Ильин И. И. Сравнение изменчивости двух белковых локусов ротана (Perecottus glehni) в естественном ареале и районе интродукции // Микроэволюция. М., 1985. С. 36—37.
Горелов Ю. К. Серый варан // Природа. 1983. № 4. С. 57.
Горчаковский П. Л. Десятый Международный ботанический конгресс и экскурсии советских ботаников в научные учреждения Великобритании // Зап. Свердл. отд-ния Всесоюз. ботан. о-ва. 1986. Вып. 4. С. 191—200.
Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск: УФАН СССР. 1969. 288 с.
Горчаковский П. Л. Тенденции антропогенных изменений растительного покрова Земли // Ботан. журн. 1979. Т. 64, № 12. С. 1697—1714.
Горчаковский П. Л. Лесные оазисы Казахского мелкосопочника. М.: Наука, 1987. 160 с.
Горчаковский П. Л., Абрамчук А. В. Пастбищная деградация пойменных лугов и ее оценка по доле участия синатропных видов // Экология. 1983. № 5. С. 3—10.
Горчаковский П. Л., Лалаян Н. Т. Реликтовые черноольховники Казахского мелкосопочника и их изменение под влиянием деятельности человека // Там же. 1981. № 4. С. 19—31.
Горчаковский П. Л., Пешкова Н. В. Проблема синантропизации естественного растительного покрова и ее освещение в работах польских ботаников // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 1. С. 15—22.
Горчаковский П. Л., Рябинина З. Н. Степная растительность Урало-Илекского междуречья, ее антропогенная деградация и проблемы охраны // Экология. 1981. № 3. С. 9—22.
Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с.
Гудериан Р. Загрязнение воздушной среды. М.: Мир, 1979. 200 с.
Гуман М. А. Антропогенные изменения растительности юга Псковской области в голоцене (по палинологическим данным) // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 10. С. 1415—1429.
Данилов Н. Н. Воздействие человека на ход биоценотических процессов // Современные проблемы экологии. М., 1973. С. 145—163.
Дарвин Ч. Происхождение видов. М.: Гос. изд-во колх. и совх. лит., 1935. 630 с.
Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. М.: Просвещение, 1987. 383 с.
Дарлинг Ф. Ф. Воздействие человека на биосферу // Биосфера и ее ресурсы. М., 1971. С. 53—71.
Делицин В. В., Бедро В. В. Вылов частиковых рыб и перспективы развития рыбо-

водства в водоемах Волго-Ахтубинской поймы // Состояние и охрана биологических ресурсов Волгоградской области. Волгоград, 1977. С. 81—83.
Дзыбов Д. С. Горно-луговая растительность Передового и Главного хребтов в пределах Карачаево-Черкесской автономной области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ставрополь, 1973. 24 с.
Динесман Л. Г. Изменение природы северо-запада Прикаспийской низменности. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 159 с.
Дмитриев П. П., Лобачев В. С. Восстановление численности больших песчанок (Rhombomys opimus) после их истребления на севере Прибайкальских Каракумов // Зоол. журн. 1973. Т. 52, вып. 7. С. 1063—1069.
Добринский Л. Н. Динамика морфофизиологических особенностей птиц. М.: Наука, 1981. 124 с.
Доценко Л. В. Особенности видового состава и закономерности распределения мышевидных грызунов в условиях техногенных ландшафтов Западного Донбасса // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л., 1984. С. 521—523.
Дубинин Н. П. Эволюция популяции и радиация. М.: Атомиздат, 1966. 743 с.
Дубинин Н. П. Генетика и синтетическая теория эволюции // Успехи соврем. биологии. 1985. Т. 99, вып. 1. С. 3—21.
Дьяконов В. Н., Кубанцев Б. С. Изучение восстановления численности обыкновенной полевки после истребительных работ // Антропогенные воздействия на природные комплексы и экосистемы. Волгоград, 1976. С. 96—112.
Дьяконов В. Н., Кубанцев Б. С. Влияние биологического метода борьбы на популяционные характеристики обыкновенной полевки в условиях северных районов Нижнего Поволжья // Там же. 1978. С. 126—135.
Евдокимов Н. Г. Исследование механизмов восстановления численности в искусственно разреженной популяции грызунов // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 84—95.
Жадин В. И., Герд С. В. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора. М.: Учпедгиз, 1961. 597 с.
Жерихин А. Н., Ресницин А. Н. Биоценотическая регуляция макроэволюционных процессов // Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980. С. 77—81.
Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. 2-е изд. Л.: Колос, 1964. 791 с.
Захаров И. А. Экологическая генетика и проблемы биосферы. Л.: Знание, 1984. 31 с.
Зенкевич Л. А. Моря СССР, их фауна и флора. М.: Учпедгиз, 1956. 422 с.
Зимин В. Б., Кузьмин И. А. Экологические последствия применения гербицидов в лесном хозяйстве. Л.: Наука, 1980. 173 с.
Зимина Т. А. Возникновение цитоплазматических и ядовитых мутантов с дыхательной недостаточностью под действием антропогенных факторов // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1979. С. 11—13.
Золотухина С. И. Перемещения полевок и их роль в динамике численности популяций // Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1980. С. 198—199.
Зубов В. Г. Численность и проблемы рационального использования диких копытных животных Волгоградской области // Состояние биологических ресурсов Волгоградской области. Волгоград, 1977. С. 99—102.
Зукопп Г., Эльверст Г., Маттес Г. Изучение экологии урбанизированных территорий (на примере Западного Берлина) // Экология. 1981. № 2. С. 15—20.
Иванова Н. Л. Морфологические особенности сеголеток некоторых видов земноводных, выращенных в условиях различной групповой плотности // Экологические аспекты скорости роста и развития. Свердловск, 1985. С. 76—84.
Ивантер Э. В. Особенности популяционной динамики мелких млекопитающих в коренных и антропогенных ландшафтах таежного севера // Экологические механизмы преобразования популяций животных при антропогенных воздействиях. Свердловск, 1987. С. 31—32.
Израэль Ю. А., Новиков Ю. В. Космический экологический мониторинг // Космический мониторинг биосферы. Л., 1985. № 1. С. 5—15.
Иличкина А. Г., Мировецкая Л. В., Шварцман П. Я. К вопросу о генетической опасности производственных сточных вод, содержащих ароматические амино- и нитросоединения // Проблемы Экологии Прибайкалья. Иркутск, 1979. С. 13—14.

Иноземцев К. И. Трофические связи бурых лягушек в хвойных лесах Подмосковья // Зоол. журн. 1969. Т. 68. вып. 11. С. 17—22.
Исаев С. И. Некоторые вопросы размножения диких грызунов в связи с обитанием в загрязненных стронцием-90 биоценозах // Экология. 1975. № 1. С. 45—51.
Исаев С. И., Покаржевский А. Д. Рост и половое развитие лесных мышей при повышенном содержании стронция-90 в биоценозе // Там же. 1978. № 3. С. 64—68.
Ищенко В. Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука, 1978. 147 с.
Ищенко В. Г. Структура и численность популяции остромордой лягушки в подзоне предлесостепных лесов Зауралья // Экологические исследования в лесных и луговых биоценозах равнинного Зауралья. Свердловск, 1979. С. 39—46.
Ищенко В. Г. Экологическая структура популяции и эффективность брачных хоров у малоазиатской лягушки (Rana macrocnemis Begr.) // Экологические аспекты поведения животных. Свердловск, 1980. С. 27—30.
Ищенко В. Г. Хронографическая изменчивость пространственной структуры популяции остромордой лягушки (Rana arvalis Nilss.) и ее возможные экологические последствия // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск, 1982. С. 23—49.
Ищенко В. Г. Антропогенные воздействия и структура популяций амфибий // Экологические механизмы преобразования популяций животных при антропогенных воздействиях. Свердловск, 1987. С. 34—35.
Ищенко В. Г., Леденцов А. В. Экологические аспекты постметаморфического роста остромордой лягушки // Экологические аспекты скорости роста и развития. Свердловск, 1985. С. 11—21.
Ищенко В. Г., Леденцов А. В. Влияние условий среды на динамику возрастной структуры популяции остромордой лягушки // Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987. С. 40—51.
Ищенко В. Г., Молов Ж. Н. Пространственная структура и продуктивность популяции малоазиатской лягушки (Rana macrocnemis Begr.) // Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск: Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1979. Вып. 126. С. 75—87.
Казанская Н. С. Изучение рекреационной дигрессии естественных группировок растительности // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1972. № 1. С. 52—59.
Казанская Н. С. Биогеографические аспекты антропогенной трансформации природных экосистем // Тез. докл. Междунар. геогр. конгр. Секция 4. М., 1976. С. 72—76.
Казанская Н. С., Калмакарова С. А. Изменение некоторых типов лесопаркового пояса Москвы под влиянием рекреационного использования // Вопросы озеленения городов. М., 1971. С. 28—36.
Каневский В. А., Рязанцев В. Ф., Шеляг-Сосонко Ю. Р., Росс Ю. К. Исследование архитектоники растительности по ее обратному блеску с помощью дистанционного лазерного зондирования//Исслед. Земли из космоса. 1983. № 5. С. 81—84.
Карагезян А. Р. Чувствительность кустарниковой полевки к эмбриотоксической дозе молибдена//Вид и его продуктивность в ареале: Материалы IV Всесоюз. совещ. Свердловск. 1984. С. 28—29.
Карасева Е. В., Рыльников В. А., Дубинина Н. В. Влияние рисосеяния на популяции грызунов//Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М., 1980. С. 409—411.
Катаев Г. Д. Мелкие млекопитающие — индикаторы антропогенного воздействия в условиях Кольского Севера//Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. Пущино, 1984. С. 90—92.
Катаев Г. Д. Роль мелких млекопитающих в биоиндикации природной среды Кольского Севера//Экотоксикология и охрана природы. М.: Наука, 1988. С. 195—199.
Кирилова Г. А., Тихонович И. А., Фадеева Т. С. Генетические эффекты пестицидов//Успехи соврем. генетики. 1982. Вып. 10. С. 161—183.
Киселев Н. Н. Экологические основания эволюционного процесса//Методологические аспекты эволюционного процесса. Киев, 1986. С. 164—176.
Климов С. М. Влияние антропогенных факторов на популяционную структуру

зяблика//Экологические механизмы преобразования популяций животных при антропогенных воздействиях. Свердловск, 1987. С. 38—39.

Климченко И. З., Емельянов П. Ф., Найден П. Е. и др. Изучение структуры популяций песчанок Виноградова и краснохвостой в Азербайджане после их истребления приманочным методом//Экология. 1975, № 5. С. 59—63.

Климченко И. З., Найден П. Е. Мехтиев Г. И. и др. Влияние работ на истребление песчанки Виноградова на структуру ее популяций//Там же. 1972. № 5. С. 5—11.

Козлов А. Н. Особенности изменения численности серой крысы в животноводческих помещениях Северного Казахстана//Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М., 1980. С. 208—210.

Козловская Н. В., Парфенов В. И. Хронология флоры Белоруссии. Минск, 1972. 309 с.

Константинов В. М., Бабенко В. Г. О закономерностях годичной динамики численности некоторых воробьиных птиц в антропогенных ландшафтах Московской области//Фауна и экология животных. М., 1976. С. 67—78.

Корнеев Г. А. Карпов А. А. Гепатосупраренальный коэффициент и возможности его использования при прогнозировании эпизоотий//Состояние и перспективы профилактики чумы: Тез. докл. Саратов, 1978. С. 72.

Коротков Ю. М. Материалы по систематике, распространению и экологии дальневосточной лягушки Rana semiplicata Nik//Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974. С. 172—180.

Коршун М. Н., Брайченко Л. М. О величине систематической погрешности установления среднесмертельной дозы вредных веществ//Гигиена и санитария. 1983. № 11. с. 63—65.

Корытин С. А. К воздействию антропогенного фактора на поведение животных// Поведение охотничьих животных. Киров, 1981. С. 5—19.

Корытин С. А. Охотничий промысел как фактор искусственного отбора//Микроэволюция. М., 1985. С. 110—111.

Котов М. И. Коренные изменения видового состава растений Киева и его окрестностей за последние 200 лет под влиянием урбанизации//Тез. докл. VI делегат. съезда Всесоюз. ботан. о-ва. Л., 1978. С. 306—307.

Кошкина Т. В. Плотность популяции и ее значение в регуляции численности красной полевки//Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70, вып. 1. С. 3—19.

Кошкина Т. В. Популяционная регуляция численности у грызунов: Дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1974. 381 с.

Крапивко Т. П., Ильенко А. И. Становление радиорезистентности популяции лесных мышей (Apodemus sylvaticus) под воздействием повышенного фона ионизирующей радиации//Зоол. журн. 1988. Т. 67, вып. 2. С. 246—249.

Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране, Л.: Наука, 1975. 204 с.

Красная книга РСФСР. Растения. М.: Агропромиздат, 1988. 592 с.

Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений/Под ред. А. М. Бородина. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 459 с.

Красовский Г. Н. Некоторые итоги изучения проблемы сравнительной чувствительности человека и животных к действию токсических веществ//Организм и среда. М.: Медицина, 1970. Ч. 1. С. 59—63.

Красовский Г. Н., Чарыев О. Г., Варшавская С. П. Материалы по пересмотру гигиенического норматива свинца в воде//Свинец в окружающей среде. М.: Медицина, 1978. С. 48—50.

Криволуцкий Д. А. Действие нейтронного гамма-излучений на животных — обитателей почвы и подстилки//Проблемы антропогенного воздействия на окружающую среду. М.: Наука, 1985. С. 18—23.

Критерии санитарно-гигиенического состояния окружающей среды. I. Ртуть. М.; Женева: ВОЗ, 1979. 149 с.

Крылов П. Н. Липа на предгорьях Кузнецкого Алатау//Изв. Том. ун-та. 1891. Т. 3, вып. 2. С. 1—40.

Крылова Т. В., Лобачева В. С., Фомушкин В. М. Два подхода к одной проблеме: химический и химико-биологический методы борьбы//Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л., 1984. С. 534—535.

Крылова Т. В., Мельникова В. К. Монгольская песчанка в условиях антропогенного ландшафта//Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М., 1980. С. 415—417.

Крючков В. В., Сыроид Н. А. Почвенно-ботанический мониторинг в центральной части Кольского региона//Мониторинг природной среды Кольского Севера. Апатиты: Кол. фил. АН СССР, 1984. С. 15—26.

Кубанцев Б. С. Восстановление численности малого суслика после истребительных работ//Учен. зап. Волгогр. пед. ин-та. 1959. Вып. 9. С. 181—192.

Кубанцев Б. С. О роли антропогенных факторов в экологических процессах// Антропогенные воздействия на природные комплексы и экосистемы. Волгоград, 1976. С. 3—16.

Кубанцев Б. С. Антропогенные факторы и некоторые типы реакций природных экосистем на их воздействия//Там же. 1978. С. 3—11.

Кубанцев Б. С. О значении антропических факторов в динамике половой структуры популяций животных//Экология. 1983. № 2. С. 39—44.

Кубанцев Б. С. Антропические факторы в микроэволюционных процессах// Микроэволюция: Тез. I Всесоюз. конф. по пробл. эволюции. М., 1984. С. 85.

Кубанцев Б. С., Дьяконов В. Н. О роли некоторых форм антропогенных воздействий в популяционной регуляции у мелких млекопитающих//Антропогенные воздействия на природные комплексы и экосистемы. Волгоград, 1980. С. 14—25.

Кубанцев Б. С., Маркова Е. К. Внутривидовая морфологическая дифференцировка леща в водоемах юга европейской части РСФСР (система р. Дон) в результате антропогенных изменений среды его обитания // Там же. 1976. С. 82—95.

Кудряшов В. С. О факторах, регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике//Тр. Окского заповедника. 1975. Вып. 11. С. 5—124.

Кузнецова В. И., Тющина С. В. Влияние аварийных сбросов нефтепродуктов на зоопланктон и донную фауну Волгоградского водохранилища//Состояние и охрана биологических ресурсов Волгоградской области. Волгоград, 1977. С. 110—111.

Куликова И. Л. Современная проблема изучения млекопитающих техногенных ландшафтов//Биогеоценологические исследования на Урале. Свердловск, 1982. С. 136—151.

Куликова И. Л. Об антропогенном влиянии на популяции мелких млекопитающих//Экологические механизмы преобразования популяций животных при антропогенных воздействиях. Свердловск, 1987. С. 40—41.

Курдюков В. В. Последствия пестицидов на растительные и животные организмы. М.: Колос, 1982. 127 с.

Куренцов А. И. Об изменениях в биоценозах, возникающих под воздействием антропогенных факторов в условиях Дальнего Востока//Энтомофауна советского Дальнего Востока. Новосибирск: Биол.-почв. ин-т, 1973а. С. 15—20.

Куренцов А. И. Изменения в фауне природных зон Дальнего Востока, вызванные вторичными факторами//Природа и человек. Владивосток, 1973б. С. 209—224.

Курышев С. В., Чернявский Ф. Б. Изменчивость генетической структуры флуктуирующих популяций лесных полевок (Clethrionomys, Rodentia, Crecetidae// Зоол. Журн. 1988. Т. 67, вып. 2. С. 215—222.

Кутенков А. П. Перехрестова М. В. Размещение и характер использования территории у травяной лягушки (Rana temporaria) во внерепродуктивный период//Там же. 1985. Т. 64, вып. 3. С. 393—399.

Кучерук В. В. Антропогенная трансформация окружающей среды и грызуны// Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 2. С. 5—19.

Лаптев Н. П. Научные основы охраны природы. Томск, 1970. 489 с.

Лаптев И. П. Теоретические основы охраны природы. Томск, 1975. 267 с.

Леденцов А. В., Ищенко В. Г. Продолжительность жизни и рост остромордой лягушки в разных частях ареала//Вид и его продуктивность в ареале: Материалы IV Всесоюз. совещ., Свердловск, 3—7 апр. 1984 г. Свердловск, 1984. Ч. 5: Вопр. герпетологии. С. 26—27.

Лек Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: Изд-во иностр. лит., 1957. 403 с.

Лекявичюс Р. К. Генетическая изменчивость при загрязнении окружающей среды хлорорганическими пестицидами и ртутью и ее роль в эволюционных процессах вида//Эволюционная теория и проблема «Человек—природа». Тарту, 1978. С. 98.

Лекявичюс Э. Элементы общей теории адаптаций. Вильнюс: Мокалас, 1986. 272 с.

Леонтьев Д. Ф. Избирательность ружейного промысла белки в светлохвойной и темнохвойной горной тайге//Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1979. Ч. 4. С. 32—33.

Лисин С. Р. Несинантропные грызуны в большом городе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983. 21 с.

Лисицын Е. Н. Охрана природы в зарубежных странах. М.: Агропромиздат, 1987. 211 с.

Лужин Б. П. Иссык-кульская форель гегаркуни. Фрунзе, 1956. 133.

Лукьянов О. А. Исследование относительного обилия и демографической структуры лесных полевок по результатам многодневных отловов: Автореф. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983. 24 с.

Любашевский Н. М., Садыков О. Ф., Попов Б. В. и др. Техногенный фтор в лесных экосистемах Урала // Биохимическая экология и медицина. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. С. 234—272.

Лягина Т. Н. О внутривидовой изменчивости плотвы Rutilus rutilus (L.) // Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24, № 5, С. 718—732.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 598 с.

Майр Э. Популяция, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.

Макарова О. А. Влияние промысла на структуру популяции дикого северного оленя Мурманской области//Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1979. Ч. 4. С. 40—41.

Макнамара Б. Испытания на животных в целях определения субтоксического действия медикаментов или химических веществ//Человек под водой и в космосе. М.: Медицина, 1967. С. 95—106.

Максимов А. А. Сельскохозяйственное преобразование ландшафта и экология вредных грызунов. М.; Л.: Наука, 1964. 238 с.

Максимов А. А. Типы вспышек и прогнозы массового размножения грызунов (на примере водяной крысы). Новосибирск: Наука, 1982. 187 с.

Максимов А. А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск: Наука, 1984. 250 с.

Максимов А. А., Ердаков Л. Н. Циклические процессы в сообществах животных. Новосибирск: Наука, 1985. 234 с.

Макфедьен Э. Экология животных. М., 1965. 375 с.

Мартынов Е. Н. Влияние химического ухода за лесом на птиц и млекопитающих. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 97 с.

Мауринь А. М., Раман К. К., Лиепа И. Я. Концепция и методика экологической прогностической оценки рекреационных лесов//Моделирование и прогнозирование в экологии. Рига: Латв. ун-т, 1978. С. 36—42.

Мина М. В. Возрастная организация совокупности у размножающихся особей травяной лягушки (Rana temporaria) в одном из малых водоемов Московской области//Зоол. журн. 1974. Т. 53, вып. 12. С. 1826—1832.

Мина М. В. Микроэволюция рыб. М.: Наука, 1986. 207 с.

Миноранский В. А., Кузина З. Р. Морфометрические изменения песчаного медляка (Opatrum sabulosum) под влиянием выбросов автотранспорта// Антропогенные воздействия на популяции животных. Волгоград, 1986. С. 10—21.

Мозелов А. П. Философские проблемы теории естественного отбора. Л.: Наука, 1983. 198 с.

Моисеев Н. Н. Коэволюция человека и биосферы: кибернет. аспекты//Природа. 1984. № 1. С. 60—67.

Монахов Г. Соболь: Охрана и промысел//Охота и охотничье хоз-во. 1983. № 9. С. 14—16.

Мончадский А. С. Экологические факторы и принципы их классификации// Журн. общ. биологии. 1962. Т. 23, № 5. С. 370—380.

Мошкин М. П., Горлинская А. А., Евсиков В. И. Эколого-генетические механизмы

стресса у водяной полевки//Вид и его продуктивность в ареале. Свердловск, 1984. Ч. 1. С. 54—55.
Муркина И. В. Чернопятнистая лягушка Каракумов//Науч. тр. Моск. вет. акад. 1976. Т. 84. С. 120—133.
Мэннинг У. Дж., Федер У. А. Биомониторинг загрязнения атмосферы с помощью растений. Л.: Гидрометеоиздат, 1985. 141 с.
Насимович А. А. Песец, лисица, енотовидная собака. М.: Наука, 1985. 159 с.
Наумов Н. П. Экология животных. 2-е изд. М.: 1963. 618 с.
Немченко Л. С. Промысел и его воздействие на изменение структуры популяций белки//Проблемы экологии Прибайкалья, Иркутск, 1979. Ч. 4. С. 45—46.
Нефедов В. Н. Промысел и мероприятия по рациональному использованию запасов речного рака в водоемах Волго-Ахтубинской поймы//II межотрасл. науч.-практ. конф. «Состояние и охрана биологических ресурсов Волгоградской области». Волгоград, 1981. С. 53—55.
Нечаева Н. Т., Антонова К. Г., Каршенас С. Д. и др. Продуктивность растительности Центральных Каракумов в связи с различными режимом использования. М.: Наука, 1979. 256 с.
Никодемус О. Э. Исследование геокомпонентов при моделировании влияния рекреации на лесные экосистемы//Моделирование и прогнозирование в экологии. Рига: Латв. ун-т, 1982. С. 119—129.
Николаевский В. С. Влияние промышленных газов на растительность//Региональный экологический мониторинг. М.: Наука, 1983. С. 202—222.
Николишин И. Я. и др. Обзор. Обнинск: ВНИИГМИ: МЦД, 1978. 44 с.
Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1980. 182 с.
Ниценко А. А. Линдуловская лиственничная роща (Larix sukaczewii Dyl.)//Ботан. журн. 1959. Т. 44, № 9. С. 1249—1260.
Новоженов Ю. И. Роль пространственной и временной изоляции в дифференциации природных популяций Melolontha hyppocastani//Вопросы эволюционной и популяционной экологии животных: Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1969. Вып. 71. С. 37—44.
Новоженов Ю. И. Полиморфизм — оптимальная стратегия популяции//Микроэволюция. М., 1985. С. 49—50.
Новоженов Ю. И. Полиморфизм и гомеостазис природных популяций//Экологические механизмы преобразования популяций животных при антропогенных воздействиях. Свердловск, 1987. С. 66—67.
Оленев В. Г. Сезонные изменения некоторых морфофизиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяций: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1964. 26 с.
Оленев Г. В. К вопросу о выделении и анализе внутрипопуляционных группировок у грызунов на примере рыжей полевки//Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1979. С. 55—57.
Оленев Г. В. Роль изменений генерационной структуры в динамике численности полевок на Урале//Материалы Всесоюз. совещ. по грызунам. М.: Наука, 1980. С. 252—254.
Оленев Г. В. Популяционные механизмы приспособлений к экстремальным условиям среды//Журн. Общ. биологии. 1981а. Т. 62, № 4. С. 506—511.
Оленев Г. В. Внутрипопуляционная изменчивость генерационной структуры рыжей полевки в разных биотопах//Морфофункциональные особенности внутрипопуляционных возрастных группировок животных. Свердловск, 1981б. С. 12—21.
Оленев Г. В. Особенности возрастной структуры, ее изменения и их роль в динамике численности некоторых видов грызунов//Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск, 1982а. С. 9-22.
Оленев Г. В. О некоторых путях приспособлений мышевидных грызунов к экстремальным условиям среды//III съезд Всесоюз. териол. о-ва Тез. докл. М., 1982б. С. 262.
Оленев Г. В. Неспецифический триггерный механизм изменения скорости роста и развития грызунов и его роль в адаптивных преобразованиях экологической структуры популяций//Экологические механизмы преобразования попу-

ляций животных при антропогенных воздействиях. Свердловск, 1987. С. 70—71.
Оленев Г. В. Эколого-генетические особенности внутрипопуляционных структурно-функциональных группировок (на примере рыжей полевки)//Экология популяций. М., 1988. Ч. 2. С. 136—138.
Оленев Г. В. Функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в популяционных исследованиях//Экология. Свердловск, 1989. С. 19—31.
Оленев Г. В., Леденцов А. В. Анализ динамики возрастной изменчивости зубов корнезубых полевок (на примере рыжей полевки)//Проблемы экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов на Урале. Свердловск, 1980. С. 96—97.
Оленев В. Г., Покровский А. В., Оленев Г. В. Анализ особенностей зимующих генераций мышевидных грызунов//Адаптация животных к зимним условиям. М.: Наука, 1980. С. 64—69.
Осычнюк В. В., Билык Г. И., Ткаченко В. С. и др. Хомутовская степь. Растительный покров//Почвенно-биогеоценологические исследования в Приазовье. М.: Наука, 1976. С. 37—121.
Павлинин В. Н., Шварц С. С. Перспективное планирование акклиматизационных мероприятий, Свердловск, 1961, 42 с. (Тр. Ин-та биологии УФАН СССР; Вып. 24).
Павлов Б. К. Генетико-популяционные аспекты оценки реагирования популяции на антропогенные факторы // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1982. Т. 4. С. 122.
Паюсова А. Н. Популяционно-генетический анализ адаптивных изменений некоторых физиологических и генетических особенностей растительноядных рыб в процессе их акклиматизации // VI Всесоюз. конф. по экол. физиологии рыб.: Тез. докл. Вильнюс, 1985. С. 178—179.
Паюсова А. Н., Целикова Т. Н. Влияние естественного отбора и антропогенных воздействий на результаты акклиматизации растительноядных рыб в прудовых хозяйствах СССР // Микроэволюция. М., 1985. С. 121—122.
Петрусевич К. Экологическое правило С. С. Шварца // Экология. 1979. № 2. С. 8—11.
Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
Писаренко С. С. Особенности экологии озерной лягушки в водоемах Сухининского рыбхоза Калужской области // Экология. 1980. № 5. С. 101—103.
Планирование, организация и технология защиты растений от мышевидных грызунов: (Метод. указания). Л.: ВИЗР; М-во сел. хоз-ва СССР, 1985. 63 с.
Показатели нормы у лабораторных животных в токсикологическом эксперименте / И. М. Трахтенберг, Р. Е. Сова, В. О. Шефтель и др. М.: Медицина, 1978. 175 с.
Покровский А. В. Сезонные колебания веса тела у полевок // Тр. Ин-та биологии УФАН. 1967. Вып. 51. С. 95—106.
Поле С. Б. Экологические механизмы восстановления популяционной структуры сурка серого после резкого сокращения численности // Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М., 1980. С. 438—440.
Полежаев А. Н. Изменения растительности на пастбищах Чукотки под влиянием выпаса оленей // Экология. 1980. № 5. С. 5—13.
Полуэктов Р. А., Пых Ю. А., Швытов И. А. Динамические модели экологических систем. Л.: Гидрометеоиздат, 1980. 277 с.
Поляков И. Я. Теоретические основы прогноза численности мышевидных грызунов и мероприятия по предотвращению их вредоносности в Европейской части СССР и Закавказье: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1950. 48 с.
Поляков И. Я. Динамика численности животных и управление ею // Современные проблемы экологии. М., 1973. С. 121—145.
Поляков И. Я. Логика этапов разработки проблемы прогноза в защите растений // Тр. ВИЗР. 1976. Вып. 50. С. 5—23.
Поляков И. Я., Гладкина Т. С., Мокеева Т. М., Кубанцев Б. С. Усовершенствование приемов борьбы с малым сусликом зерновыми приманками с фосфидом цинка // Вопросы экологии. Киев: Изд-во Киев. ун-та, 1957. Т. 2. С. 221—253.
Попов В. А. Антропогенные факторы эволюции млекопитающих // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971. Т. 76, вып. 2. С. 16—25.

Попов Б. В., Безель В. С. Математическое моделирование обмена микроэлементов в организме животных // Биологическая роль микроэлементов. М.: Наука, 1983. С. 128—133.

Попов Б. В., Субботина Н. Н., Безель В. С. Применение методов случайного поиска для определения констант камерной модели // Метаболизм радиоактивных изотопов в животном организме. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1974. Вып. 89. С. 98—101.

Работнов Т. А., Насимович А. А. О заповедном режиме в травяных биогеоценозах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Вып. 4. С. 110—111.

Равкин Ю. С., Лукьянова И. В. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1976. 364 с.

Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.

Расс Т. С. Жизнь животных. М.: Просвещение, 1983. Т. 4.

Родендорф Б. Б. Общие закономерности эволюции насекомых // Историческое развитие класса насекомых. М., 1980. С. 174—187.

Росс Г., Росс Ч., Росс Д. Энтомология. М.: Мир, 1985. 570 с.

Рубцов И. А. Исторические факты в динамике численности организмов // Журн. общ. биологии. 1947. Т. 8, № 3. С. 205—228.

Рубцов И. А. Об условиях массового размножения насекомых (влияние паразитов и хищников на колебания численности хозяев) // Зоол. журн. 1953. Т. 32, вып. 3. С. 321—327.

Сабилаев А. С. О причинах изменения численности и ареалов некоторых млекопитающих Каракалпакии под влиянием человека // II съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1978. С. 188.

Садыков О. Ф., Большаков В. Н., Баженов А. В. Пространственная структура горных популяций лесных полевок // Экология. 1984. № 4. С. 58—64.

Садыков О. Ф., Любашевский Н. М., Богачева И. А. и др. Некоторые экологические последействия техногенных выбросов фтора // Проблемы антропогенного воздействия на окружающую среду. М.: Наука, 1985. С. 43—53.

Самарский С. Л. Некоторые особенности развития териофауны в условиях антропогенного ландшафта бассейна среднего Днепра // Проблемы региональной экологии животных в цикле зоологических дисциплин педвуза. Витебск, 1984. Ч. 1. С. 145—147.

Саноцкий И. В. Концепция пороговости реакции живых систем на внешнее воздействие и ее следствие в проблеме противохимической защиты биосферы // Всесторонний анализ окружающей среды: Тр. Сов.-америк. симпоз. Л.: Гидрометеоиздат, 1975. С. 112—120.

Саноцкий И. В., Уланова И. П. Критерии вредности в гигиене и токсикологии при оценке опасности химических соединений. М.: Медицина, 1975. 328 с.

Саноцкий И. В., Фоменко В. Н. Отдаленные последствия влияния химических соединений на организм. М.: Медицина, 1979. 230 с.

Свирежев Ю. М., Логафет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.

Северцов А. С. О некоторых подходах к изучению естественного отбора // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. 1980. № 6/8. С. 5—13.

Северцов А. С. О причинах эволюционной стабильности популяций видов в природе // Журн. общ. биологии. 1986. № 6. С. 723—724.

Сидоров К. К. Расчет коэффициента запаса при обосновании величины ПДК вредных веществ в воздухе рабочей зоны // Гигиена труда и проф. заболевания. 1971. № 6. С. 54—56.

Симкин Г. Н. На пути к разработке новых стратегий охраны и экологической оптимизации природной среды // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93, вып. 1. С. 11—23.

Смирина Э. М. Годовые слои в костях травяной лягушки // Зоол. журн. 1972. Т. 51, вып. 10. С. 1529—1534.

Смирнов В. С., Божко А. М., Рыжков Л. П., Добринская Л. А. Применение метода морфофизиологических индикаторов в экологии рыб. // Петрозаводск, 1972. 166 с. (Тр. СевНИОРХ; Т. 7).

Смирнов Ю. А. Влияние охоты на охотничью промысловую фауну Казахстана. Алма-Ата: Кайнар, 1965. 240 с.
Смит У. Х. Лес и атмосфера. Взаимодействие между лесными экосистемами и примесями атмосферного воздуха. М.: Прогресс, 1985. 423 с.
Соколов Б. В., Грибов И. А. Гематологические показатели здорового человека. М.: Медицина, 1972. 315 с.
Соколов В. Е. Систематика млекопитающих: Отряды зайцеобразных, грызунов. М.: Высш. шк. 1977. 494 с.
Соколов В. Е. Экологическая оптимизация агроландшафта. М.: Наука, 1987. 240 с.
Соколов В. Е., Бочаров Б. В. Экотоксикология и проблемы экологии человека // Экология человека: Основные проблемы. М., 1988. С. 154—158.
Соколов В. Е., Каменов Д. А. О роли процессов возбуждения и торможения нервной системы домовых мышей в регуляции эндокринного ответа при действии варфарина // Докл. АН СССР. 1979. Т. 249, № 3. С. 764—768.
Соколов В. Е., Орлов В. Н. Проблема сохранения и эволюции популяций и сообществ животных в современных условиях // Микроэволюция. М., 1985. С. 55—56.
Стадухин О. В. Специфика динамики численности мелких млекопитающих в очагах эпизоотии туляремии // Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М., 1980. С. 284—285.
Сутокская И. В. Биодеградация и биотрансформация химических водных загрязнений под действием микроорганизмов // Гигиена внешней среды: Экспресс-информ. Всесоюз. НИИ мед. информ. М., 1976. № 5. С. 1—23.
Сутт Т. Я. Некоторые вопросы взаимодействия природы и человека с точки зрения эволюциониста // Вопросы развития эволюционной теории в 20-м веке. Л., 1979. С. 32—39.
Суходольный луг как биогеоценоз / Под ред. Т. А. Работнова. М.: Наука, 1978. 84 с.
Сухопаров И. А. Состояние рыбохозяйственных водоемов Волжского бассейна Волгоградской и Саратовской областей и перспективы развития рыбного хозяйства // Состояние и охрана биологических ресурсов Волгоградской области. Волгоград, 1977. С. 11—15.
Сюзюмова Л. М., Карагезян А. Р. О влиянии геохимических условий среды на экологические особенности популяций мелких грызунов // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1984. С. 450—451.
Сюзюмова Л. М., Хайретдинов Ш. Х. Внутрипопуляционная изменчивость морфогенеза в пространственных группировках остромордой лягушки // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск, 1982. С. 50—71.
Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с.
Терентьев П. В. Некоторые количественные особенности икры и головастиков лягушек // Зоол. журн. 1960. Т. 39, вып. 5. С. 779—781.
Тестов Б. В. О связи динамики численности и полового состава микропопуляций красной полевки // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л., 1984. С. 456—457.
Тимофеев-Ресовский Н. В. Микроэволюция, элементарные явления, материалы и факторы эволюционного процесса // Ботан. журн. 1958. Т. 43. С. 317—336.
Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 407 с.; То же. 2-е изд. 1977. 300 с.
Тимофеева Е. К. Лось. Л., 1974. 167 с.
Титов Ю. В., Нескрябина Е. С., Друзина В. Д. Реакция травяных сообществ поймы р. Хопер на природные и антропогенные факторы // Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 5. С. 624—635.
Трасс Х. Х. Антропогенные изменения в лихенофлоре Эстонии // Лихеноиндикация состояния окружающей среды. Таллинн, 1978. С. 25—27.
Уждавани Э. Р. Групповые отношения животных. Л.: Наука, 1980. 144 с.
Ушаков В. А. К морфологической характеристике рыжих полевок прибрежной зоны крупного водохранилища в первые годы его существования // Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М., 1980. 122 с.
Федоренко А. П. Пестициды как фактор естественного отбора // Вестн. зоологии АН УССР. 1982. № 5. С. 16—18.
Флинт В. Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977. 182 с.

Харин Н. Г. Дистанционные методы изучения растительности. М.: Наука, 1975. 131 с.
Харин Н. Г. Дистанционные методы и охрана природы пустынь. М.: Наука, 1980. 102 с.
Харин Н. Г., Нечаева Н. Т., Николаев В. Н. и др. Методические основы изучения и картографирования процессов опустынивания (на примере аридных территорий Туркменистана). Ашхабад: Инт-т пустынь АН ТССР, 1983. 100 с.
Хлебович В. В. Акклиматизация животных организмов. Л.: Наука, 1981. 133 с.
Чапский К. К. Преобразование животного мира СССР. М.: Сов. наука, 1957. 314 с.
Чельцов-Бебутов А. М. Биологическое значение тетеревиных токов в свете теории полового отбора // Орнитология. 1965. Вып. 7. С. 25—30.
Черепанов В. В. Эволюционная изменчивость водных и наземных животных. Новосибирск: Наука, 1986. 238 с.
Чернобай В. Ф., Шведов В. Г. Многолетняя динамика орнитофауны лесопаркового района Волгограда и адаптация птиц к антропогенным изменениям условий их обитания // Антропогенные воздействия на экосистемы и их компоненты. Волгоград, 1982. С. 120—135.
Чесноков Н. И. Еще одна ода преобразованию фауны // Природа. 1988. № 3. С. 119—121.
Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биологии. 1926. Т. 2, вып. 1. С. 3—54.
Четвериков С. С. Волны жизни // Природа. 1980. № 11. С. 95—99.
Чопик В. И. Флора и технический прогресс // Ботан. журн. 1972. Т. 57, № 3. С. 281—289.
Шапошников Г. Х. Сравнительно-морфологическое описание сигов рода Coregonus оз. Севан // Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 11, вып. 4(69). С. 575—586.
Шварц С. С. О специфической роли амфибий в лесных биоценозах в связи с вопросом об оценке животных с точки зрения значения их для человека // Зоол. журн. 1948. Т. 27, вып. 5. С. 441—444.
Шварц С. С. К вопросу о специфике вида у позвоночных животных // Там же. 1954. Т. 33, вып. 3. С. 507—523.
Шварц С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии животных // Там же. 1958. Т. 37, вып. 2. С. 804—819.
Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. 1959а. Вып. 11. С. 1—132.
Шварц С. С. Некоторые вопросы акклиматизации наземных позвоночных животных // Там же. 1959б. Вып. 18. С. 3—32.
Шварц С. С. Принципы и методы современной экологии животных // Там же. 1960. Вып. 21. С. 50.
Шварц С. С. Ступень к управлению природой (об изучении популяций у высших животных). М., 1962а. 42 с.
Шварц С. С. Возрастная структура популяций млекопитающих // Вопр. экологии. 1962б. Т. 6. С. 165—167.
Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. 1963. Вып. 33. С. 1—130.
Шварц С. С. Возрастная структура популяций животных и проблемы микроэволюции (теоретический анализ проблемы) // Зоол. журн. 1965. Т. 44, вып. 10. С. 10—13.
Шварц С. С. О роли эколого-морфологических исследований в развитии современной биологии // Там же. 1966а. Т. 45, вып. 9. С. 1296—1307.
Шварц С. С. Опыт изучения направления изменчивости в природных популяциях животных // Докл. АН СССР. 1966б. Т. 166, № 6. С. 1476.
Шварц С. С. Экология животных // Развитие биологии в СССР. М., 1967а. С. 357—371.
Шварц С. С. Популяционная структура вида // Зоол. журн. 1967б. Т. 46, вып. 10. С. 1456—1469.
Шварц С. С. Общие закономерности, определяющие роль животных в биогеоценозах // Журн. общ. биологии. 1967в. Т. 28, № 5. С. 510—523.
Шварц С. С. Стратегия жизни // Природа. 1967 г. № 8. С. 30—43.

Шварц С. С. Принцип оптимального фенотипа (к теории стабилизирующего отбора) // Журн. общ. биологии. 1968. Т. 39, № 1. С. 12—24.
Шварц С. С. Эволюционная экология животных // Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1969а. Вып. 65. 200 с.
Шварц С. С. Популяционная экология — теоретическая основа охотничьего хозяйства // Охота и охотничье хоз-во. 1969б. № 4. С. 16—17.
Шварц С. С. К истории основных понятий современной экологии. М., 1970а. 35 с.
Шварц С. С. Диалектика развития на уровне организма и популяции // Зоол. журн. 1970б. Т. 49, вып. 4. С. 496—504.
Шварц С. С. Эколого-популяционные основы ведения охотничьего хозяйства // Тр. IX Междунар. конгр. биологов-охотоведов. М., 1970в. С. 74—77.
Шварц С. С. Популяционная структура биогеоценоза // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1971. № 4. С. 485—493.
Шварц С. С. Функциональное единство популяций // Журн. общ. биологии. 1972а. № 1. С. 3—14.
Шварц С. С. Доместикация и эволюция (к теории искусственного отбора) // Проблемы доместикации животных и растений. М., 1972б. С. 13—17.
Шварц С. С. Генетико-экологические исследования и теория искусственного отбора // Вестн. АН СССР. 1972в. № 8. С. 41—47.
Шварц С. С. Характер функциональных связей элементов биологических систем на популяционном и организменном уровнях // Экология. 1972г. № 4. С. 87—90.
Шварц С. С. Материалы к составлению долгосрочного прогноза развития популяционной экологии // Там же. 1972д. № 6. С. 13—18.
Шварц С. С. Теоретические основы и принципы экологии // Современные проблемы экологии: Докл. V Всесоюз. конф. М., 1973а. С. 21—31.
Шварц С. С. Эволюционная экология // Там же. 1973б. С. 52—62.
Шварц С. С. Экологические основы охраны биосферы // Вестн. АН СССР. 1973в. № 9. С. 35—45.
Шварц С. С. Проблемы экологии человека // Вопр. философии. 1974а. № 9. С. 102—104.
Шварц С. С. Экология и эволюция. М.: Знание, 1974б. 64 с.
Шварц С. С. К методологии исследования макроэволюционного процесса // Сб. науч. тр. Моск. вет. акад. им. К. И. Скрябина. М., 1976а. С. 11—25.
Шварц С. С. Эволюция биосферы и экологическое прогнозирование // Вестн. АН СССР. 1976б. № 2. С. 2—8.
Шварц С. С. Проблемы экологии человека // Там же. 1976в. № 12. С. 80—84.
Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость и видообразование: Эволюц. и генет. аспекты пробл.// Успехи современной териологии. М., 1977. С. 279—289.
Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
Шварц С. С., Большаков В. Н., Пястолова О. А. Новые данные о различных путях приспособления животных к изменению среды обитания // Зоол. журн. 1964а. Т. 13, вып. 4. С. 483—487.
Шварц С. С., Гурвич Э. Д., Ищенко В. Г., Сосин В. Ф. Функциональное единство популяции // Журн. общ. биологии. 1972. Т. 33, № 1. С. 3—14.
Шварц С. С., Данилов Н. Н. Биогеоценозы лесотундры и южной тундры // Там же. 1972. № 6. С. 648—656.
Шварц С. С., Добринская Л. А., Добринский Л. Н. О принципиальных различиях в характере эволюционных преобразований у рыб и высших позвоночных // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция: III Всесоюз. совещ. Свердловск: УФАН АН СССР, 1966. С. 45—59.
Шварц С. С., Добринский Л. Н. Животный мир Хадыты // Природа. 1966. № 1. С. 71—75.
Шварц С. С., Добринский Л. Н., Топоркова Л. Я. Динамическая характеристика морфофизиологических особенностей животных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 70, вып. 5. С. 5—16.
Шварц С. С., Ищенко В. Г. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике // Тр. Ин-та ЭРиЖ УФАН СССР. 1971. Т. 3, вып. 79. 60 с.
Шварц С. С., Ищенко В. Г., Овчинникова Н. А. и др. Чередование поколений

и продолжительность жизни грызунов // Журн. общ. биологии. 1964б. Т. 25. С. 417.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных // Экология. 1970а. № 1. С. 77—82.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных // Там же. 1970б. № 2. С. 38—54.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Влиячие метаболитов головастиков на скорость регенерации // Докл. АН СССР. 1970в. Т. 195. С. 1207—1211.

Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А., Рункова Г. Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М., 1976. 151 с.

Шварц С. С., Пятых С. Л. Влияние условий развития личинок лягушек на формирование головного мозга // Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. 1978. № 3. С. 3—12.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных // Там же. 1968. Вып. 58. С. 25—30.

Шварц С. С., Шац В. Я., Сюзюмова Л. М. Экологические подходы к анализу опухолевого роста // Экология. 1974. № 5. С. 11—16.

Шенников А. П. О конвергенции среди растительных ассоциаций // Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М.: Сельколхозгиз, 1929. С. 101—119.

Шигаева М. Х. Генетические эффекты фосфорорганических пестицидов. Алма-Ата: Наука, 1980. 112 с.

Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 261 с.

Шилов И. А. Уровни разнокачественности в популяционных системах и их экологическое значение // Экология. 1984. № 2. С. 5—14.

Шилов И. А. Животные в ноосфере // Зоол. журн. 1988. Т. 67. С. 167—175.

Шилова С. А., Туров И. С. Попытка направленного изменения внутрипопуляционных взаимоотношений некоторых млекопитающих-вредителей под воздействием нейротропных средств // Докл. АН СССР. 1977. Т. 233, № 3. С. 495—501.

Ширяев В. В. Закономерности изменения демографических параметров популяций ондатры при антропогенных воздействиях // Экологические механизмы преобразования популяций животных при антропогенных воздействиях. Свердловск, 1987. С. 92—93.

Шкорбатов Г. Л. Внутривидовая дифференциация и целостность вида как системы // Система интеграции вида. Вильнюс, 1986. С. 118—137.

Шмальгаузен И. И. Представление о целом в современной биологии // Вопр. философии. 1947. № 2. С. 177—183.

Шмальгаузен И. И. Интеграция биологических систем и их саморегуляция // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66, вып. 2. С. 104—135.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969, 434 с.

Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Наука, 1983. 360 с.

Шупак Е. Л. Рост и развитие личинок остромордой лягушки в пересыхающих водоемах // Особенности роста животных и среда обитания. Свердловск, 1984. С. 3—18.

Шупак Е. Л. Экологические аспекты роста и развития личинок остромордой лягушки // Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск, 1985. С. 22—35.

Эренфельд Д. Природа и люди. М.: Мир, 1973. С. 254.

Юсуфов А. Г. Антропогенные воздействия на природу и их отношение к элементарным факторам эволюции // Эволюционная теория и проблема «Человек—природа». Тарту, 1978. С. 4—8.

Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 363 с.

Яблоков А. В. Популяционная морфология // Тез. докл. IX Междунар. конгр. анатомов. Л.: Медицина, 1970. 193 с.

Яблоков А. В. Популяционная морфология млекопитающих // I Междунар. конгр. по млекопитающим: Реф. докл. М.: Наука, 1974. Т. 2. С. 357—358.

Яблоков А. В. Популяционная морфология как новое направление эволюционно-морфологических и популяционных исследований // Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37, № 5. С. 649—659.

Яблоков А. В. Проблемы охраны млекопитающих в СССР // Териология в СССР. М., 1984. С. 180—197.
Яблоков А. В. Микроэволюционные проблемы охраны природы // Микроэволюция. М., 1985. С. 66—67.
Яблоков А. В. Популяционная биология. М., 1987. 303 с.
Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций: Новый подход к изуч. природ. популяций. М., 1985. 160 с.
Яблоков А. В., Познанин Л. П. Особенности современного этапа развития эволюционной теории // Зоология позвоночных: Проблемы теории эволюции. М., 1975. Т. 7. С. 5—28.
Яковлев В. А. О размножении и развитии остромордой лягушки Rana arvalis в Алтайском заповеднике // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1979. Т. 89. С. 109—117.
Яковлев В. А. К вертикальному распространению и размножению остромордой лягушки (Rana arvalis Nilss) в Алтайском заповеднике // Экология. 1980. № 4. С. 89—90.

Adaptive environmental assessment and management / Ed. C. B. Holling. N. Y.: Willey, 1978. 377 p.
Anderson J. D., Hassinger D. D., Dalrymple G. H. Natural mortality of eggs and larvae of Ambystoma t. tigrinum // Ecogoly. 1971. Vol. 52, N 5. P. 1107—1112.
Anon. Trends, priorities and needs in systematic and evolutionary biology // Syst. Zool. 1974. Vol. 23, N 3. P. 416—439.
A preliminary draft for the list of threatened and endemic plants for the countries of Europe / Ed. G. Luças, S. Walters. IUCN: Surv. Serv.: Threat. Plants Comm., 1975.
Barkman J. De verarming van de cryptogamenflora in ons land gedurende de laatste honderd jaar // Natura. 1961. N 58. P. 47—53.
Barrau J. Biogeographie ou ethnobiogeographie? Une réflexion a propos de la Martinique, et plus généralement de Petites Antilles // C. r. Soc. biogeogr. 1978. Vol. 469. P. 1—469.
Barrett G. W. Applied ecology: An integrative paradigm for the 1980's // Environ. Conserv. 1984. Vol. 11, N 4. P. 319—322.
Baudais-Lundstrom P. Plant remains from a Swiss neolithic lakeshore site: Brise-Lames, Auvernier // Ber. Dt. bot. Ges. 1978. Vol. 91, N 1. P. 74—82.
Beardsley A., Vagg M. J., Beckett P., Sausom B. Use of the field vole (M. agrestis) for monitoring potentially harmful elements in the environment // Environ. Pollut. 1978. Vol. 16, N 1. P. 65—71.
Bell G. The life of the smooth newt (Triturus vulgaris) after metamorphosis // Ecol. Monogr. 1977. Vol. 47, N 3. P. 279—299.
Bernes C., Giege B., Johonsson K., Larsson J. K. Design of an integrated monitoring programme in Sweden // Environ. Monit. and Assess. 1986. Vol. 6, N 2. P. 113—126.
Berven K. A. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog Rana sylvatica. 1. An experimental analysis of life history traits // Evolution. 1982. Vol. 36, N 5. P. 962—983.
Berven K. A. The heritable basis of variation in larval developmental patterns within populations of the wood frog (Rana sylvatica) // Ibid. 1987. Vol. 41, N 5. P. 1088—1097.
Berven K. A. Factors affecting variation in reproductive traits within a population of wood frogs (Rana sylvatica) // Copeia. 1988. N 3. P. 605—615.
Berven K. A., Chadra B. C. The relationship among egg size, density and food level on larval development in the wood frog (Rana sylvatica) // Oecologia. 1988. Vol. 75, N 1. P. 67—72.
Bibelriether N. Ökologische Grundsätze für Landschaftspflage // Bayer. Iandwirtsch. Jb. 1975. Bd. 52, N 6. S. 562—566.
Bodenheimer F. S. Animal ecology today. The Hague: Junk, 1958. 283 p.
Bonenberg R. Swiatowa strategia ochrany Zmienność genetyczna // Aura. 1982. N 9. P. 26—27.
Boyce M. S. Beaver life-history responses to explotation // J. Appl. Ecol. 1981. Vol. 18, N 3. P. 749—753.

Bradshaw A. Human influence on hybridization in Crataegus. The changing flora of Britain. Abroath // Hybridization and flora of the British Isles. L., 1953. P. 155—161.
Bradshaw A. Crataegus // Ibid. 1975. P. 137—154.
Brenner F., Kelly R., Kelly J. Mammalian community characteristics on surface mine lands in Pennsylvania // Environ. Manag. 1982. Vol. 6, N 3. P. 241—249.
Bull K. R., Roberts R. D., Inskip M. J., Goodman C. T. Mercury concentration in soil, grass, eathworms and small mammals near an industrial emission on source // Environ. Pollut. 1977. Vol. 12, N 2. P. 135—140.
Burdon J. J., Chilvers G. A. Preliminary studies on a native Australian eucalypt forest invaded by exotic pines // Oecologia. 1977. Vol. 31, N 1. P. 1—12.
Burton G. V., Alley R. Y. et al. Mercury and behaviour in wild mouse populations // Environ. Pollut. 1977. Vol. 14, N 1. P. 30—34.
Burton M. A. S. Biological Monitoring of environmental contaminants (Plants): Monitoring and Assessment Res. Ctr. L.: King's College, 1986. 247 p.
Cathy W. A., Gene S. D. Accumulation of lead and cadmium in wild populations of the rat Rattus norvegicus // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 1982. Vol. 11, N 4. P. 407—417.
Chen W. L. Assessing safety of agricultural chemicals // Canad J. Physiol. and Pharmacol. 1984. Vol. 62, N 8. P. 1040—1043.
Cloutier N. R. et al. Metal (Cu, Ni, Fe, Co, Zn, Pb) and Ra—226 levels in Meadow Voles Microtus pennsylvanicus living on Nickel and Uranium mine tailings in Ontario, Canada: environmental and tissue levels // Environ. Pollut. B. 1985. N 10. P. 19—46.
Courtney P. A., Fenton M. B. The effects of a small rural garbage dump on populations of Peromyscus leucopus rafinesque and other small mammals // J. Appl. Ecol. 1976. Vol. 13, N 2. P. 413—422.
Crump M. L. Energy accumulation and amphibian metamorphosis // Oecologia. 1981. Vol. 49, N 2. P. 67—169.
Cummins C. P. Temporal and spatial variation in egg size and fecundity in Rana temporaria L.// J. Anim. Ecol. 1986. Vol. 55. P. 303—316.
Cumulative environmental effects: a binational perspective / Ed. G. E. Beanland et al. 1986. 175 p.
Dabrowska-Prot E. Sympozium ekologiczne na X Ziezdzie Polskiego tow-wa zool., Wroclaw, 20—23 IX 1972 // Wiad. ecol. 1973. T. 19, N 3. S. 257—281.
Delvosalle L., Demaret F., Lambinon J., Lawalrée A. Plantes rares, disparues ou menacés de disparition en Belgique: l'appauvrissement de la flore indigène // Miner. Agr., serv. res. natur. 1969. 78—91.
DeWit T. Lichen as indicators for air quality // Environ. Monit. and Assess. 1983. Vol. 3, N 3/4. P. 273—282.
Duellman W. E., Trueb L. Biology of Amphibians. Hamburg: McGrow-Hill, 1986.
Duinker P. N. Effects monitoring in environmental impact assessment // New directions in environmental impact assessment in Canada. Toronto, 1985. P. 117—143.
Duvigneaud P., Tanghe M. Ecosystemes et biosphere. Bruxelles, 1967.
Easteol S. The ecological genetics of introduced populations of the giant toad Bufo marinus. Effective population size // Genetics. 1985. Vol. 110, N 1. P. 107—122.
Ebeling F. Research on boreal forest ecosystems — a necessity for wise and sustained use. In: Man and boreal forest // Ecol. Bull. 1976. N 21. P. 2—18.
Ecotoxicology / Ed. S. Levin, K. Kimball // Environ. Manag. 1984. Vol. 8, N 5. P. 375—442.
Effects of pollutants at the ecosystem level / Ed. P. J. Sheehan et al. N. Y.: Wiley, 1984. 443 p.
Eilart J. Man, ecosystems and culture. Tallinn, 1976.
Elton Ch. Animal ecology and evolution. Oxford, 1930. 320 p.
Falinski J. B. Synanthropization of plant cover. II. Synanthropic flora and vegetation of towns connected with their natural condition, history and function // Mater. zakl. fitosoc. stoc. U. W. 1971. Vol. 2. P. 21—37.
Falinski J. B. Synantropizacja szaty roslinnej — proba okreslenia istoty procesu glownych kierunkow badan // Phytocoenosis. 1972. Vol. 1, N 3. P. 157—170.
Flergg J. J. M. Bird population and distribution changes and the impact of man // Bird Study. 1975. Vol. 22, N 3. P. 191—202.

Frenkel R. E. Trampled vegetation and floristic convergence in the tropics // Yb. Assoc. Pacif. Coast Geogr. 1972. N 34. P. 87—98.
Frey T. Ökoloogiliste regulatsiooni põhijooni // Eesti Loodus. 1966. N 6. Lk. 7—11.
Gailey F.A.Y. et al. Metal deposition patterns in Central Scotland, as determined by lichen transplants // Environ. Monit. and Assess. 1985. Vol. 5, N 3. P. 291—310.
Geis A. Bud populations in a new town // Atlant. Natur. 1976. Vol. 31, N 4. P. 141—146.
Getz L. L., Verner L., Prather M. Lead concentrations in small mammals // Environ. Pollut. 1977. Vol. 13, N 2. P. 151—157.
Gibbons M. M., McCarthy T. K. Age determination of frogs and toads (Amphibia, Anura) from North-Western Europe // Zool. scr. 1983. Vol. 12, N 2. P. 145—151.
Gibbons M. M., McCarthy T. K. Growth, maturation and survival of frogs Rana temporaria L.// Holarctic Ecology. 1984. N 7. P. 419—423.
Gibbons M. M., McCarthy T. K. The reproductive output of frogs Rana temporaria L. with particular reference to body size and age // J. Zool. 1986. Vol. 209. P. 579—593.
Gill D. E. The metapopulation ecology of the red-spotted newt, Notophtalmus viridescens (Rafinesque) // Ecol. Monogr. 1978. Vol. 48, N 2. P. 145—166.
Gittins S., Steeds J., Williams R. Population age structure of the common toad (Bufo bufo) at a lake in Mid-Wales determined from annual growth rings in the phalanges // Brit. J. Herpetol. 1982. Vol. 6, N 7. P. 249—252.
Glavac V. Sur la dynamisme et la succession de la végétation dans le parc d'essai de la S.I.G.M.A.// Acta bot. croat. 1963. N 22. P. 175—188.
Gray R. H. Behavioural response of fish to altered water quality: a review of selected examples with emphasis on salmonids // Environ. Imp. Assess. Rev. 1983. Vol. 4, N 1. P. 84—96.
Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. N. Y., 1979. 222 p.
Hadac E. Ruderal vegetation of the Broumov basin as an indicator of human activities in this region // Acta bot. slov. A. 1978. N 3. P. 431—443.
Hagström T. Growth studies and ageing methods for adult Triturus vulgaris L. and T. cristatus Laurenti (Urodels, Salamandridae) // Zool. scr. 1977. Vol. 6, N. 1. P. 61—68.
Hardinski M., Klemas V., Daiber F. Remote sensing salt marsh biomass // Adv. Space Res. 1983. Vol. 2, N 8. P. 219—229.
Heidam N. Z. Cristal encrichments in the Arctic aerosol // Atmos. Environ. 1985. Vol. 19, N 12. P. 2083—2097.
Hemelaar A. S. M. Age of Bufo inamplexus over the spawing period // Oikos. 1983. Vol. 40, N 1. P. 1—5.
Hemelaar A. S. M., van Gelder J. J. Annual growth rings in phalanges of Bufo bufo (Anura, Amphibia) from the Netherlands and their use for age determination // Netherlands J. Zool. 1980. Vol. 30, N 1. P. 129—135.
Hohtola E. Differential changes in bird community structure with urbanisation: a study in central Finland // Ornis scand. 1978. Vol. 9, N 1. P. 94—100.
Hollick M. Environmental impact assessment: an international evaluation // Environ. Manag. 1986. Vol. 10, N 2. P. 157—178.
Holling C. G. Resilience and stability of ecological systems // Ann. Rev. Ecol. and Syst. 1973. N 4. P. 27—32.
Hopkin S., Martin M., Moss S. Heavy metals in isopods from the Supralittoral zone on the southern shore of the Severn estuary, UK // Environ. Pollut. B. 1985. N 9. P. 239—254.
Hoppe D., Pettus D. Developmental features influencing color polymorphism in chorus frogs // J. Herpetol. 1984. Vol. 18, N 2. P. 113—120.
Hybridization and the flora of the British Isles / Ed. C. Stace. L., 1975.
Ishchenko V. G. Population biology of amphibians // Sov. Sci. Rev. F: Physiol. Gen. Biol. 1988. Vol. 3. P. 87—117.
Iversen J. The influence of prehistoric man on vegetation // Dan. geol. unders. R. IV. 1949. Vol. 3, N 6. P. 64—75.
Iversen J. Forest clearance in the stone age // Sci. Amer. 1956. Vol. 194, N 3. P. 63—67.

Jalas J. Zur Kausanalyse der Verbreitung einiger nordischen Sandpflanzen // Ann. Soc. zool.-bot. fenn. Vanamo. 1950. Vol. 24, N 1. P. 173—179.
Jalas J. Fälle von Introgression in der Flora Finnlands, hervorgerufen durch die Fähigkeit des Menschen // Fennia. 1961. N 85. P. 82—89.
Jefferies J., French M. Lead concentration in small mammals trapped on roadside verges and field sites // Environ. Pollut. 1972. Vol. 172, N 3. P. 147—156.
Jefferies J., French M. Mercury, cadmium, zinc, copper and organochorme insecticide levels in small mammals trapped in a wheat field // Ibid. 1976. Vol. 10, N 3. P. 175—182.
Jones M., Greig L. Adaptive environmental assessment and management: new approach to environmental impact assessment // New directions in environmental impact assessment in Canada / Ed. V. Maclaren, J. Whitney. Toronto, 1985. P. 21—42.
Kaplan R. Maternal influences on offspring development in the California newt, Taricha torosa // Copeia. 1985. N 4. P. 1028—1035.
Kaplan R. Developmental plasticity and maternal effects of reproductive characteristics in the frog, Bombina orientalis // Oecologia. 1987. Vol. 71, N 2. P. 273—279.
Kaplan R., Cooper W. Coin tossing in amphibian life histories: a decision theoretic approach // II Intern. Congr. Syst. and Evol. Biol. Vancouver, 1980. S. 1—250.
Kaplan R., Cooper W. The evolution of developmental plasticity in reproductive characteristics: an application of the «adaptive coin-flipping» principle // Amer. Natur. 1984. Vol. 123, N 3. P. 393—410.
Kemp T. The reptiles that became mammals // New Sci. 1981. Vol. 93, N 1295. P. 581—584.
Kessel S., Good R. Implementation of two new resource management information systems in Australia // Environ. Manag. 1984. Vol. 8, N 3. P. 251—270.
Killham K. A physiological determination of the impact of environmental stress on the activity of microbial biomass // Environ. Pollut. 1985. N 38. P. 283—294.
Klemas V., Hardinski M. The use of remote sensing in global biosystem study // Adv. Space Res. 1983. Vol. 3, N 9. P. 115—122.
Kornás J. Changements récents de la flore polonaise // Biol. Conserv. 1971. Vol. 4, N 1. P. 43—47.
Kornás J. Wymerranie flory europejskiej — facty, interpretacje, prognozy // Phytocoenosis. 1976. Vol. 5, N 3/4. P. 88—96.
Kornás J. Man's impact upon the flora: prodesses and effects // Mem. zool. 1982. N 37. P. 11—29.
Kostrowicki A. Synanthropization as a result of environmental transformations // Ibid. 1982. N 37. P. 3—10.
Kruckeberg A. Plant life on serpentine and other ferromagnesium rocks in northwestern North America // Svesis. 1969. N 2. P. 13—17.
Kuramoto M. Correlations of quantitative parametres of fecundity in amphibians // Evolution. 1978. Vol. 32, N 2. P. 287—291.
Lancaster R., Reev W. Bird communities and the structure of urban habitats // Canad. J. Zool. 1979. Vol. 57, N 12. P. 2358—2368.
Lawalrée A. L'appauvrissement de la flore en Belgique depuis 1850 // Boissieria. 1971. № 19. P. 131—148.
Lebigre J. M. Les mangroves des rias du littoral gabonai. Essai de cartographie topologique // Bois et forets trop. 1983. № 199. P. 3—27.
Licht L. E. Survival of embryos, tadpoles and adults of the frogs Rana pretiosa pretiosa and Rana aurora aurora sympatric in south—western British Columbia // Canad. J. Zool. 1974. Vol. 152, N 5. P. 613—627.
Lowenthal D. H., Rahn K. A. Regional sources of pollution aerosol at Barrow, Alaska, during winter 1979—80 as deduced from elemental tracers // Atmos. Environ. 1985. Vol. 19, N 12. P. 2011—2024.
Majer J. D. Ants: bioindicators of minesite rehabilitation, land use and land concervation // Environ. Manag. 1983. Vol. 7, N 4. P. 375—383.
Malone B. S. Mortality during the early life history stages on the Baw baw frog, Philoria frosti (Anura: Myobatrachidae) // Biology of australian frogs and reptiles / Ed. G. Grigg, R. Shine, H. Ehmann. Beatty a. Sons Pty Ltd. 1985. P. 1—5.
Martin J. E. Environmental health impact assessment: methods and sources // Environ. Impact Assess. Rev. 1986. N 6. P. 7—48.

Maxwell E. L. Remote monitoring of rangeland production // Agr. Water Manag. 1983. Vol. 7, N 1/2. P. 323—340.
McNaughton S. J. Stability and diversity of ecological communities // Nature. 1978. Vol. 274, N 5668. P. 251—252.
McNeilly T., Bradshaw A. D. Evolutionary process in populations of copper tolerant Agrostis tenuis Sibth // Evolution. 1968. N 22. P. 92—101.
Monitor. The National Swedish environmental monitoring programme (PMK) / Ed. C. Bernes. Stockholm, 1985. 207 p.
Monitoring the grasslands of semi-arid Africa using NOAA AVHRR data / Ed. C. O. Justice // Intern. J. Remote Sens. 1986. Vol. 7, № 11. P. 1383—1622.
Morgan J. M., Kuss F. R. Soil loss as a measure of carrying capacity in recreation environment // Environ. Manag. 1986. Vol. 10, N 2. P. 263—270.
Mosquin Th. Evolutionary aspects of endemism // Natur. Canad. 1971. Vol. 98, N 2. P. 69—76.
Murdock W. W. Diversity, complexity, stability and pest control // J. Appl. Ecol. 1975. N 12. P. 45—56.
Murray F. Effects of fluorides on plant communities around an aluminium smelter // Environ. Pollut. A. 1981. Vol. 24, N 1. P. 45—56.
New directions in environmental impact assessment in Canada / Ed. V. W. Maclaren, J. B. Whitney. Toronto, 1985. 245 p.
Newman J. R., Schreiber R. K. Animals as indicators of ecosystem responses to air emissions // Environ. Manag. 1984. Vol. 8, N 4. P. 309—324.
Niedzwiedz W. R. An assessment of urban development into coastal wetlands using historical aerial photography: a case study // Ibid. 1984. Vol. 8, N 2. P. 205—214.
Noy-Meir I. Stability in arid ecosystems and the effect of man on it // Structure, functioning and management of ecosystems: Proc. I Intern. Congr. Ecol. Wageningen, 1974. P. 201.
Olaczek R. Synanthropization of phytocoenoses // Mem. zool. 1982. № 37. P. 93—112.
Opravil E. Synanthrope Pflanzengesellschaften aus Burgwallzeit (8.—10. Jh.) in der Tschechoslowakei // Ber. Dt. bot. Ges. 1978. Bd. 91, N 1. S. 167—174.
Ornduff R. Ornithocoprophilous endemism in Pacific Basin Angiosperms // Ecology. 1965. N 46. P. 846—867.
Pacyna I. M. The atmospheric emission of trace elements from anthropogenic sources in Europe // Heavy Metals Environ. Intern. Conf. Heidelberg, 1983. Vol. 11. P. 178—181.
Pacyna J. M., Vitols V., Hanssel J. E. Size-differentiated composition of the arctic aerosol at Ny-Alesund, Spitsbergen // Atmos. Environ. 1984. Vol. 18, N 11. P. 2447—2459.
Perrigo G., Bronsen F. H. Foraging effort, food intake, fat deposition and puberty in female mice // Biol. Reprod. 1983. Vol. 29, N 2. P. 455—463.
Perring F. H. The last seventy years // The flora of a changing Britain. 1970. P. 231—274.
Posthumus A. C. Higher plants as indicators and accumulators of gaseous air pollution // Environ. Monit. and Assess. 1983. Vol. 3, № 3/4. P. 263—272.
Quarles H., Hanawalt R., Odum W. E. Lead in small mammals, plants and soil at varying distances from a highway // J. Appl. Ecol. 1974. Vol. 11. P. 937—949.
Rago P., Fritz E., Murarka I. Assessing impacts of power plants of fish populations: a general strategy // Environ. Monit. and Assess. 1983. N 2. P. 185—201.
Rand A. S. Tradeoffs in the evolution of frogs calls // Proc. Ind. Acad. Sci. Animal Sci. 1985. Vol. 94, N 6. P. 623—637.
Rapp A. Introduction to art: Can desert encroachment be stopped? // Ecol. Bull. 1976. N 24. P. 79—89.
Raven P. H. Catastrophic selection and edaphic endemism // Evolution. 1964. № 18. P. 105—112.
Raven P. H. Ethics and attitudes // Conservation of threatend plants. L., 1976. P. 93—102.
Roberrs R. P., Johnson M. S. Dispersal of heavy metals from abandoned mice workings and their transference though terrestrial food chains // Environ. Pollut. 1978. Vol. 16, N 4. P. 293—310.
Roberrs R. P., Johnson M. S., Hutton M. Lead contamination of small mammals from abandoned metalliferous mines // Ibid. 1978. Vol. 15, № 1. P. 61—69.

Rose S. M. A feedback mechanism of growth control in tadpoles // Ecology. 1960. Vol. 41, N 1. P. 188–196.
Ryser J. Alterstruktur, Geschlechterverhältniss and Dynamik einer Grasfrosch-Population (Rana temporaria L.) aus der Schweiz // Zool. Anz. 1986. Bd. 217, N 3/4. S. 234–251.
Salthe St. N. Reproductive modes and the number and size of ovarian in the Urodeles // Amer. Midlife Natur. 1969. Vol. 81, N 2. P. 467–960.
Salthe St. N., Duellman W. E. Quantitative constraints associated with reproductive pattern in anurans // Evol. Biology of the anura. Missouri: Univ. press, 1973. P. 229–249.
Schmidt-Nielsen Kw. Scaling. Why is animal size so important? Cambridge: Univ. press, 1984.
Schroeder E., Baskett Th. S. Age estimation, growth rates and population structure in Missouri Bullfrogs // Copeia. 1968. N 3. P. 583–592.
Selisko O., Hentschel G., Ackormann H. Über die Abbängigkeit der mittleren tödlichen Dosis (LD_{50}) von exogenen Faktoren // Arch. intern. pharmacodyn. 1963. Bd. 145. S. 51–69.
Steenhout A. Kinetics of lead stopage in teeth and bones: an epidemiologic approach // Arch. Environ. Health. 1982. Vol. 37, N 4. P. 224–230.
Simpson L. L. Tempo and mode in evolution. Colombia: Univ. press, 1944. 338 p.
Sinsch U., Sommersberg W., Neumann D. Die Amphibien der südlichen Drover Heide der im Kreis Düren // Decheniana. 1980. Vol. 133. P. 144–148.
Shacklette H. T. Field observations of variation in Vaccinium uliginosum // Canad. Field-Natur. 1962. Vol. 76, N 3. P. 1–3.
Shacklette H. T. Flower variation of Epilobium angustifolium L. growing over uranium deposits // Canad. Field-Natur. 1964. Vol. 78, N 1. P. 141–150.
Smith D. C. Adult recruiment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis // Ecology. 1987. Vol. 68, N 2. P. 344–350.
Smith G. J., Rongstad O. J. Small mammal heavy metal concentrations from mined and control sites // Environ. Pollut. 1982. Vol. 28, N 2. P. 121–134.
Spencer S. R., Barrett L. Meadow vole population response to vegetational changes resulting from 2,4 D application // Amer. Midland Natur. 1980. Vol. 103, N 1. P. 32–46.
Stearns S. C. The genetic basis of differences in life–history traits among six populations of mosquitofish (Gambisia affinis) // Evolution. 1983. Vol. 37, N 6. P. 618–627.
Sucopp H. Über den Rückgang von Farn- und Blütenpflanzen // Belastete Landschaft-Gefährdete umwelt. München, 1971. S. 141–150.
Sucopp H. Wandel von Flora und Vegetation in Mitteleuropa unter dem Einfluss des Menschen // Ber. Landwirtsch. 1972. N 50. S. 11–19.
Sucopp H. «Rote Liste» in der Bundesrepublik Deutschland: gefärderten Arten von Farn- und Blutenpflanzen // Natur und Landschaft. 1974. Bd. 49, N 12. S. 96–103.
Ten Houten J. G. Biological indicators of air pollution // Environ. Monitor. and Assess. 1983. Vol. 3, N 3/4. P. 257–262.
Tooming H. Inimense koht biosfääris // Horisont (Tallinn), 1972. N 5/6. P. 22–29.
Travis J. Variation in development patterns of larval anurans in temporary ponds. I. Persistent variation within a Hyla gratiosa population // Evolution. 1983. Vol. 37, N 3. P. 496–512.
Travis J. Anuran size at metamorphosis: experimental test of a model based on intraspecific competition // Ecology. 1984. Vol. 65, N 4. P. 1155–1160.
Travis J., Keen W. H., Juilliana J. The effects of multiple factors on viability selection in Hyla gratiosa tadpoles // Evolution. 1985. Vol. 39, N 5. P. 1087–1099.
Tüxen R. Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand des Vegetations Kartierung // Angew. Pflanzensoz. Stolzenau / Weser. 1956. N 13. S. 5–42.
Van der Maarel E. Florastatistieken als bijdrage tot de evaluatie van naturgebieden // Gorteria. 1971. N 5. P. 64–75.
Van der Maarel E. Man- made natural ecosystems in environmental management and planning // Unifying concepts in ecology. The Hague, 1975. P. 36–48.
Vida G. Genetic diversity and environmental future // Environ. Conserv. 1978. Vol. 5, N 2. P. 58–64.

Watt K. E. F. Principles of environmental science. Mc Graw-Hill, 1973. 319 p.
Westhoff V. De betekenis van naturgebieden voor wetenschap en praktijk. Brochure Contactcie // Naturr- en landschapsbescherming. Amsterdam, 1952. 16—19.
Wilbur H. M. Competition, predation and the structure of the Ambystoma—Rana sylvatica community // Ecology. 1972. Vol. 153, N 1. P. 3—21.
Wilbur H. M. Density-dependent aspects of metamorphosis in Ambystoma and Rana sylvatica // Ibid. 1976. Vol. 57, N 6. P. 1289—1296.
Wilbur H. M. Interaction of food level and population density in Rana sylvatica // Ibid. 1977. Vol. 58, N 1. P. 206—209.
Wilbur H. M., Collins J. P. Ecological aspects of Amphibian metamorphosis // Science. 1973. Vol. 182, N 4119. P. 1305—1314.
Wilbur H. M. Complex life cycles and community organisator in amphibian // A new ecology: novel approaches to interactive systems. N. Y., 1984. P. 196—224.
Willard E., Marr J. W. Effects of human activities on alpine tundra ecosystems in Rocky Mountain National Park, Colorado // Biol. Conserv. 1970. Vol. 2, N 4. P. 257—265.
Wren Ch. D. Mammals as biological monitors of environmental metal levels // Environ. Monit. and Assess. 1986. Vol. 6, N 2. P. 127—144.
Zimka J. The predacity of the field frog (Rana arvalis Nills.) and food levels in communities of soil macrofauna of forest habitat // Ekol. pol. A. 1986. Vol. 14, N 30. P. 2—12.
Zonneveld I. S. Principles of bio-indication // Environ. Monit. and Assess. 1983. Vol. 3, N 3/4. P. 207—217.

Оглавление

1. **Вклад С. С. Шварца в современную экологию** 3
(В. Н. Большаков, Л. Н. Добринский)

2. **Антропические факторы в микроэволюции животных**
(В. Н. Большаков, Б. С. Кубанцев) 41

О вероятной роли в микроэволюционном процессе антропогенного изменения численности животных 47

Антропогенная изоляция популяций и биотопическая дифференцировка экосистем как вероятные причины микроэволюции 62

3. **Проблемы популяционной экологии животных** 77

Популяционная экология амфибий
(В. Г. Ищенко) 77

Роль структурно-функциональных группировок грызунов в динамике ведущих популяционных параметров 92
(Г. В. Оленев).

Материалы и методы . . . 93

Выводы 107

4. **Проблемы экологии растений** 109
(П. Л. Горчаковский)

Антропогенные воздействия на растительный покров: экологические последствия и мониторинг 109

Формы проявления воздействия человека на растительность . . 109

Синантропизация растительного покрова 113

Естественная растительность или культурная? 124

Тревоги и надежды 127

Основные принципы ботанического мониторинга 129

Концепция потенциальной естественной растительности . . . 130

Эталонные участки растительности 131

Режим охраны и использования эталонных участков 132

Оценка уровня антропогенной деградации растительности . . . 134

Дистанционный мониторинг антропогенных изменений растительности 138

Прогнозирование антропогенных изменений растительности . . 140

Наблюдения за состоянием популяций редких растений 141

Заключение 142

5. Вопросы прикладной экологии 143

Прикладные аспекты теоретического наследия С. С. Шварца . . . 143
(О. Ф. Садыков)

Современные проблемы и перспективы прикладной экологии . . 143
Популяционные аспекты экологической токсикологии млекопитающих 213
(В. С. Безель)

Литература . 252

Научное издание

Развитие идей академика С. С. Шварца в современной экологии

Утверждено к печати
Институтом
экологии растений и животных
Уральского отделения АН СССР

Редактор издательства Р. Л. Цыбульская
Художник А. П. Дегтярев
Художественный редактор Н. Н. Михайлова
Технический редактор Р. М. Денисова
Корректоры Р. С. Алимова, Н. П. Гаврикова

ИБ № 47240

Сдано в набор 14.05.90
Подписано к печати 16.08.90
Формат $60\times90^{1}/_{16}$
Бумага офсетная № 1
Гарнитура обыкновенная
Печать офсетная. Фотонабор
Усл. печ. л. 17,5. Усл. кр. отт. 17,75. Уч.-изд. л. 21,0
Тираж 900 экз. Тип. зак. 193
Цена 4 р. 30 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство «Наука»
117864 ГСП-7, Москва В-485
Профсоюзная ул., 90.

2-я типография издательства «Наука»
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 6.