ПЯТАЯ ВСЕСОЮЗНАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИИ
(Доклады)

Издательство Московского университета
1973

В сборнике докладов Пятой Всесоюзной экологической конференции "Проблемы современной экологии" представлены доклады ведущих экологов Советского Союза по основным проблемам экологии.

Теоретические основы и принципы экологии изложены в докладах Н.П.Наумова, С.С.Шварца и М.С.Гилярова. В докладах дан краткий исторический очерк мировой и отечественной экологии. Проводится критический анализ определений экологии как науки. Показано место экологии в системе других, в том числе небиологических наук. Освещены перспективы развития экологии в связи с возрастающим влиянием хозяйственной деятельности человека. Поставлены основные задачи экологии как одной из базовых биологических наук. Эти задачи состоят в изучении специфических механизмов завершающей регуляции потоков энергии и круговорота веществ на разных уровнях, исследовании экологических механизмов естественного отбора и разработке теоретических основ воздействия на природные процессы с целью управления ими.

Проблемам эволюционной экологии посвящены доклады С.С.Шварца и Д.А.Криволуцкого. В докладах раскрыто содержание эволюционной экологии, которая включает в себя изучение экологических адаптаций и экологических механизмов эволюционного процесса. Большое место в эволюционной экологии уделяется роли микроэволюционных процессов и применению критерия биологического прогресса. В докладах обсуждаются также проблемы экогенеза на современном этапе развития биосферы Земли и влияние антропогенного фактора на экогенез. Обсуждается влияние среды как фактора, регулирующего генофонд популяций.

Проблемы и задачи популяционной экологии рассмотрены в докладе Н.П.Наумова. Популяционная экология занимается исследованием внутривидовой организации в ее территориальном и структурно-функциональном аспектах. Особое место уделено в докладе рассмотрению содержания понятия "популяция". Дана критическая оценка различных

интерпретаций этого широко применяемого в биологии термина. Освещена роль сигналов в поддержании структуры популяций как целостных систем.

Острополемические доклады Г.А.Викторова и И.Я.Полякова посвящены одной из наиболее активно разрабатываемых проблем - динамике численности животных. Основное место в докладах уделено обсуждению модифицирующих и регулирующих динамику численности животных факторов. Подробно изложены взгляды отечественных и зарубежных экологов на теорию динамики численности животных. Даются практические рекомендации по проведению учета численности животных и многолетних, годичных и фенологических прогнозов для нужд сельского, лесного, охотничьего хозяйства и здравоохранения.

Доклад Н.Н.Данилова посвящен воздействию человека на ход биогеоценотических процессов. Показана актуальность проблемы в социалистическом строительстве в свете обсуждений на четвертой сессии Верховного Совета СССР Восьмого созыва в сентябре 1972 г. Указано на неотложность разработки теоретических проблем общего природопользования. Подчеркнута ведущая роль экологии в решении проблем, связанных с природопользованием. Обсуждаются два основных пути воздействия человека на биогеоценозы: воздействие на физико-географическую среду и непосредственно на биоценоз.

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ И ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

Н.П.Наумов

(Московский университет)

Давно зародившаяся, но сравнительно недавно оформившаяся экология в настоящее время представляет одну из основных биологических наук, наравне с биохимией, цитологией, генетикой, морфологией, эмбриологией и физиологией, с разных сторон изучающих жизнь как особую форму организации и существования материи.

Принципиально неправильно определение экологии как науки о взаимоотношениях организмов со средой, т.к. любая из перечисленных выше наук изучает отдельные стороны этих взаимоотношений в их статическом и динамическом аспектах на молекулярном, клеточном, организменном и надорганизменном уровнях структурной организации. Подтверждением сказанного служит существование в каждой из биологических наук сравнительных и эволюционных отделов.

Столь же ограничено и поэтому неправильно сведение содержания экологии к методу, к "экологическому подходу", используемому в различных биологических науках и науках об окружающей среде. Это отчетливо выражено Э.Макфедьеном (1965): "Экология посвящена изучению взаимоотношений живых организмов, растительных или животных, со средой; она имеет целью выявить принципы, управляющие этими отношениями. Эколог исходит из того, что такие принципы существуют. Поле его исследования - это все разнообразие жизненных условий, в которых находятся изучаемые растения и животные, их систематическое положение, их реакция на воздействие среды и друг на друга, а также изучение физических и абиотических факторов, образующих абиотическую среду... Приходится признать, что эколог - это некто вроде дипломированного вольнодумца. Он самовольно бродит по законным владениям ботаника и зоолога, систематика, физиолога, зоопсихолога, метеоролога, геолога, физика и даже социолога; он

браконьерствует во всех названных и во многих других уже сложившихся и почтенных дисциплинах" (стр.15). Близкие высказывания можно найти и у других экологов, подчеркивающих комплексный характер экологии, по их представлениям, пронизывающей все биологические науки (Alle a. oth., 1949; Clarke, 1965; Smith, 1966). Определение Е.Одумом (Odum, 1959) задачи экологии как "изучения структуры и функций природы" еще более широко.

Сходно звучит оно и у С.С.Шварца (1972): "Экология занимается исследованием законов, управляющих жизнью растений и животных в естественной среде обитания" (Экология, 6, 1972, стр.5).

В этих определениях находит свое отражение необходимость содружества наук и комплексного подхода к явлениям, что отнюдь не исключает собственного объекта и специфических методов его изучения. Основные биологические науки связаны с изучением организма, закономерностей его существования и развития. Взаимодействие с базовыми естественными науками в последние десятилетия привело к появлению молекулярной биологии, открывшей принципиально новые пути изучения и средства воздействия на организмы.

Изучение верхнего структурного уровня организации живой материи, надорганизменных систем развивалось медленнее. Ускорение темпов проявилось лишь в конце девятнадцатого века, а его необходимость особенно очевидна в наше время в связи с растущим воздействием человека на окружающую среду. Так сложилась современная экология.

С момента формирования ее основной целью стало изучение надорганизменных систем. В этом убеждает внимательное прочтение геккелевского определения экологии, где акцент сделан на взаимоотношениях организмов и их связях, играющих основную роль в борьбе за существование. Это же подчеркнуто Жоффруа Сент-Илером, назвавшим "этологией" изучение семейных и общественных отношений организмов в скоплениях и сообществах. Тот же акцент отчетливо звучит в определении Ч.Элтона (Elton, 1937), считавшего экологию "научной естественной историей, имеющей дело с социологией и экономикой животных". Еще Клементс (Clements, 1920) назвал экологию "наукой о сообществах".

В своей интересной книге Рамон Маргалеф (Margaler,1969) пишет: "Я утверждаю, что экология - это изучение систем на том уровне, на котором индивиды (организмы) рассматриваются как элементы, взаимодействующие между собой либо с окружающей средой. Системы этого уровня называются экосистемами и экология несомненно есть ничто иное, как биология таких систем". Существо экологии, по мнению Э.Кормонди (Cormondy, 1969), "в изучении мириад абиотических и биотических механизмов, регулирующих поток энергии и веществ, определяющий структуру и динамику популяций и биоценозов".

Развитие представлений об уровнях системной организации живой материи (Bertalanfy, 1952; Шмальгаузен, 1968; Ушаков, 1964; Наумов, 1971) позволяют сейчас с большей определенностью очертить границы экологии и определить ее содержание и задачи. Надорганизменные системы принципиально отличаются от организмов своими структурно-функциональными особенностями: отсутствием четких пространственных границ, как правило, замененных переходными зонами и отсутствием строго детерминированного развития ("онтогенеза"). То и другое связано с подвижной структурой и статистико-вероятностной организацией управления, обеспечивающей относительно слабую интеграцию, высокую свободу частей по отношению к системе в целом и потенциальное "бессмертие" надорганизменных систем.

Подобно организмам, популяции и биоценозы обладают системной организацией, выражающейся в иерархии субсистем. Она особенно осложнена существованием двух относительно самостоятельных аспектов организации надорганизменных систем: таксономического и биоценотического.

Каждый вид представляет целостную систему взаимодействующих популяций (Шмальгаузен, 1968; Завадский, 1968; Наумов, 1971). Но в то же время каждая популяция может существовать только как часть биоценоза, занимая определенное место в цепях питания. Динамика популяций определяется прежде всего взаимодействием с партнерами по биоценозам, которые могут быть очень различными.

Приспособительные процессы в отдельных популяциях, или микроэволюция, ареной которой служат биогеоценозы, осложняют-

ся своеобразным "соревнованием популяций", механизмом которого служит межпопуляционный обмен особями (при миграциях и особенно во время расселения молодняка при подъемах численности; Наумов, в печати). Его результатом оказывается сопоставление и оценка адаптивного значения генотипических особенностей различных популяций, с последующим распространением тех из них, которые имеют широкое значение и высокую приспособительную ценность (Шмальгаузен, 1968; Майр, 1968; Шварц, 1969). Этот процесс особенно энергично идет у видов с высоким потенциалом воспроизведения, неустойчивой численностью и высокой подвижностью особей (Margalef, 1969).

Эволюция биогеоценозов, хотя и связана с микроэволюционными процессами и видообразованием, в то же время процесс самостоятельный, не совпадающий во времени и отличающийся механизмом. Он подчинен не только закономерностям биологической эволюции, но и законам изменения Земли (ландшафта).

Своеобразное "двойное подчинение" популяций, каждая из которых, с одной стороны, является частью целостного вида, а с другой, своим существованием обязана местному биогеоценозу, всегда ощущалось экологами и нашло свое отражение в делении экологии на ауто- и синэкологию.

По общему признанию, задачей аутоэкологии служит изучение образа жизни вида, т.е. способа его существования, механизма освоения видом окружающей среды или, в общей форме, - исследование отношений вида со средой. Эта проблема была в поле зрения биологов и до появления термина "экология" и обычно именовалась "биологией" или "естественной историей" видов. Последнее и дало повод Ч.Элтону (Elton, 1927) заметить, что "экология, в сущности, новое название очень старой науки". В то время это направление удовлетворяло практические потребности. Дальнейший рост сельского, лесного и промыслового хозяйства сделал необходимым и развитие синэкологии как самостоятельного учения о сообществах разных видов.

Быстрое развитие экологии в последний период связано с совершенствованием техники наблюдения, полевого и лабораторного эксперимента и широким использованием методов и принципов смежных наук. Прямым следствием оказалось расширение связей

между экологией и сопредельными науками и возникновение новых областей знания, занимающих пограничное положение (экологическая морфология, экологическая физиология, соответственные разделы в генетике, биохимии, эмбриологии, палеонтологии и систематике, а также в математике, географии и других науках). Содружество наук обогатило их методические основы и теоретическую базу экологии.

В ее пределах возникают новые разделы и направления, связанные с решением прикладных проблем (лесная биогеоценология, промысловая, сельскохозяйственная и медицинская экология, радиоэкология), либо развитием теоретических направлений (экология популяций, биоценология и биогеоценология, экспериментальная экология, математическая экология и др.).

При разнообразии этих направлений в экологии сохраняются ее основные разделы, хотя и не в прежней трактовке. То, что подразумевалось под аутоэкологией, распалось на две достаточно самостоятельные части: экологию организмов (индивидов) и экологию популяций. Первая исследует биологические циклы (годичные и многолетние) как приспособление к закономерно повторяющейся смене условий существования организмов. В центре внимания при этом находятся видовые морфо-физиологические реакции организма на факторы среды (или их констелляции). Эта проблема занимает промежуточное положение между экологией, морфологией, эмбриологией и физиологией и в действительности решается сочетанием методов этих наук. В зависимости от преобладания того или иного элемента, исследование может приобретать больший уклон в ту или иную область (Слоним, 1961,1962; Christian, 1963; Davis, 1966 и мн. др.). Организм с его видоспецифичными особенностями и морфо-физиологические механизмы его взаимодействия со средой стоят в центре внимания подобных исследований. Практические достижения экологии, в том числе прогнозирование и управление движением численности экономически важных видов, было прямо связано с развитием таких исследований.

Этот раздел, в сущности, представляет морфо-физиологическую основу экологии, без которой невозможно изучение вышележащих уровней организации популяций и биоценозов.

Популяционная экология своим объектом изучения имеет естественные совокупности организмов (индивидов) - популяции,

наделенные основными свойствами кибернетических систем: способностью к самоорганизации и саморегуляции, к спонтанной деятельности и самовоспроизведению. Выше было подчеркнуто качественное своеобразие структуры и функций популяций. Первая отличается меньшей жесткостью внутренних связей, т.е. меньшей интеграцией частей по сравнению с интеграцией органов (и их систем) в организмах. С этим связана упоминавшаяся выше известная неопределенность внешнего облика и отсутствие четких границ (гиатуса) между популяциями, часто не только соприкасающихся друг с другом, но и связанных "переходными полосами" ("взаимопроникновение" соседних популяций). Из этого вытекает высокая подвижность популяционных систем, легко меняющих облик и структуру, что связано с их функциями: регуляцией размещения индивидов, организацией размножения и расселения - главного механизма межпопуляционных связей.

Разделом, объединяющим экологию животных с экологией растений, служит биоценология, определяемая как учение о сообществах животных и растений, или более широкая область - биогеоценология, исследующая эволюционно сложившиеся природные комплексы из живых и неживых элементов (экосистемы), определяющие облик ландшафта (Сукачев, 1947).

Биоценоз представляет подобную организмам открытую систему, существование которой поддерживается потоком веществ и энергии; она отличается высокой автономией частей (видовых популяций) по отношению к целому (биоценозу), т.к. управление ее функциями не имеет централизованного характера, лишено способности к отбору информации и структурированных каналов ее передачи, т.е. она, как и в популяциях, покоится на статистико-вероятностной основе.

Биоценозы, существующие прежде всего как трофоценотические системы, высокую подвижность обретают не только в отсутствии жестких связей между трофическими уровнями, но и в пространственной структуре, еще более сложной и подвижной по сравнению со структурами видовых популяций. Сложная иерархия биоценотических элементов (субсистем) выражается в существовании микробиоценозов (паразитоценозов в организмах хозяев), сообществ микробиотопов (в норах, гнездах, дуплах и т.п.), ярус-

ных объединений (биоценозов почв, травянистого покрова, древесных ярусов, планктона, нектона и бентоса) и, наконец, территориальной мозаики в виде древесных колков в степи, водоемов и болот на суше. Относительная автономия каждого из них не вызывает сомнения, так же как и связи различной частоты и объема. Исследование своеобразия (специфики) структурно-функциональных особенностей биоценотической организации и ее эволюционных преобразований современными методами обещает дать много интересного не только в теоретическом, но и в практическом плане (Margalef, 1969).

Из определения экологии как одной из базовых биологических наук вытекают и ее основные задачи:

а) изучение специфических механизмов завершающей регуляции потоков энергии и круговорота веществ на популяционном и биоценотическом уровнях;

б) исследование экологических механизмов естественного отбора (борьбы за существование), обеспечивающих становление и развитие адаптаций и индивидуальной популяционной и биоценотической организации;

в) разработка теоретических основ и поиски новых средств и методов воздействия на природные процессы с целью управления ими.

Решение теоретических вопросов должно послужить основой разработки современной стратегии и тактики использования природных богатств. Важным условием успеха может стать развитие международного сотрудничества и в первую очередь - совместных исследований экологов социалистических стран.

В области популяционной экологии

1) Изучение структурно-функциональных особенностей популяций давно привлекает внимание, вскрывая механизмы популяционной изменчивости и динамики популяций. Последняя остается одной из основных проблем популяционной экологии, служа теоретической основой управления численностью животных.

Большого внимания заслуживает выявление генотипической структуры популяций и различий их генофондов. С нашей точки зрения, особый интерес представляет доказательство существова-

ния устойчивых генетических различий не только между подвидами, но и популяциями более мелких рангов, до элементарных включительно, а иногда и внутрипопуляционных группировок еще меньшего размера (Майр, 1969). Закономерные изменения генотипической структуры популяций на различных фазах цикла изменений численности указывают на адаптивное значение генетического разнообразия (Chitty, 1960). Детальное исследование проблемы имеет не только теоретический интерес, но и важное практическое значение (Шварц, 1969).

С генотипическим аспектом связана половая и возрастная структура популяций, отражающая общий характер динамики. Установление зависимости плодовитости от продолжительности жизни и распределения смертности по возрастным группам создало теоретическую базу для расчетов норм гибели (life-tables) и определения рациональных норм эксплуатации промысловых видов. Широкое применение это нашло в ихтиологии (Ricker, 1958; Никольский, 1965). Большое значение приобретает изучение морфо-физиологических и генетических особенностей различных генераций и форм их взаимодействия, играющего важную роль в обогащении генофонда популяций. Проблема подробно разобрана в книге С.С.Шварца (1969). Надо признать, что эти вопросы сколько-нибудь детально изучены лишь для ограниченного круга животных. Огромное же разнообразие типов размножения и их экологических механизмов у большинства животных, особенно беспозвоночных, даже имеющих значение для человека, обследованы недостаточно.

За последние два десятилетия большое внимание привлекает исследование так называемой "социальной организации" популяций. Она возникает путем образования и закономерного изменения группировок особей, обеспечивающих размножение, регулирующих размещение вида по территории, т.е. определяющих его образ жизни. Становление и преобразование таких группировок и их взаимодействие базируется на постоянном общении и связях особей, почему возникающая на этой основе структура популяции заслуживает названия "этологической". С её помощью достигается приближение к "оптимальной плотности распределения". Детальный обзор этой проблемы дан в книге V.Wynne-Edwards (1967), содержащей не только богатый фактический материал, но и общие выводы о зна-

чении и функциях этологической структуры. Эта монография и последующие публикации показали, насколько недостаточна фактическая изученность этого явления и как далека она от состояния, позволившего бы использовать наши знания для управления процессами структурирования популяций.

Поэтому развитие этологических исследований, в частности, изучение факторов ранжирования, группообразования и его эколого-физиологических механизмов (Шилов, 1972) приобретает большое и важное значение. Адаптивный характер иерархических отношений в популяции показан многими исследованиями, но детальное изучение этого явления еще впереди. Надо признать, что эколого-этологические исследования популяционных отношений при колониальном, стадном и одиночном образе жизни имеют не только теоретический интерес, но могут открыть новые возможности и средства управления поведением животных (Мальчевский, 1959; Eibl-Eibesfeldt, 1967; Tembrock, 1971; Шовен, 1972).

Особое значение имеет изучение сигнализации (средства связи) между организмами, привлекшее внимание не только биологов (экологов, физиологов, биофизиков и биохимиков), но и математиков, физиков, химиков и инженеров. Применение естественных сигналов для защиты урожая от вредителей, предотвращение столкновений самолетов с птицами, привлечения рыб или управления домашними животными уже дало полезный эффект и быстро расширяется (Busnel, Giban, 1965; Murton, Wright, 1968; Наумов и др., 1967; Протасов, 1973; Ильичев, 1972; Симкин, 1972; сб. "Биологические основы управления поведением рыб", 1970 и др.). Близкое отношение к этому имеют исследования природных систем коммуникаций, используемых для разграничений индивидуальных, семейных или колониальных участков (пахучие, визуальные метки), путей сообщения (троп, дорог), убежищ и т.п.

Нет сомнения, что здесь мы находимся лишь в начале пути, обещающего большие успехи при применении новых средств управления природными процессами. Недостаточна изученность типов и форм этологической структуры ("социальной организации") популяций. Максимум внимания уделялся преимущественно позвоночным. Сравнительный метод позволил бы выявить не только разнообразие форм внутрипопуляционной организации, но и установить их связь

с условиями существования, показав вероятный путь ее развития. Вряд ли можно сомневаться в том, что с момента становления жизни в процессе эволюции и умножения ее разнообразия усложнялось не только строение организмов, но и внутривидовая организация.

2) Территориальная система популяций и территориальная организация вида в целом, хотя и привлекает внимание широкого круга экологов, не может считаться достаточно изученной. Обсуждение ее принципиальных основ сопровождается дискуссией, предметом которой служит степень самостоятельности (автономности в пределах вида) территориальных группировок разного ранга, а также их значение в жизни вида как целого. Последнее заставляет поставить вопрос о целостности вида и обеспечивающих ее экологических механизмов. Обсуждение этих проблем имеет не только полемический или дидактический интерес, но и прямое практическое значение, т.к. от его решения зависит разработка принципов управления популяциями и биоценозами (Наумов, 1967; Шварц, 1967).

Многие этологические группировки связаны с определенной территорией: семьи с гнездовыми участками, популяционные парцеллы с их территорией, колониальные гнездовья птиц, насчитывающие иногда тысячи особей, с кормовыми участками, колониальные поселения сурков, сусликов и пищух, стада и стаи некоторых насекомых (стадных саранчевых, бабочек, жуков), рыб, черепах, многих птиц и млекопитающих (копытных, ластоногих, китообразных) с пастбищными участками. Нередко мелкие группы, обычные на местах размножения или нагула, во время миграций объединяются в многотысячные стада, собираясь с больших территорий, т.е. представляя собой популяции высокого ранга (Наумов, в печати).

Популяционные системы разных видов и надвидовых таксонов обычно отличаются и сложностью иерархической системы (числом ее ступеней) и территориальными размерами популяций, но они обладают и общими свойствами. Любой вид имеет системную организацию и состоит из популяций крупного (высокого) ранга, распадающихся на подчиненные популяции - субсистемы - все более низких рангов. Их называли либо популяциями разных рангов (Allee a. oth., 1949; Майр, 1968; Наумов, 1963; Пантелеев,

1968), либо название популяций прилагалось лишь к группировкам, способным к неопределенно долгому самостоятельному существованию. Более крупные территориальные объединения при этом именовались популяционными комплексами, а менее крупные - субпопуляциями или микропопуляциями (Веклемишев, 1962; Шварц, 1967, 1969).

Адаптивное значение сложности системной организации подтверждено наблюдениями за динамикой популяций больших песчанок, средний уровень численности и устойчивости которых соответствовали степени сложности их территориальной структуры (Наумов и др., 1972).

Среди популяций всех уровней (рангов) существуют устойчивые и неустойчивые поселения животных. На низшем уровне, среди элементарных популяций, первые составляют меньшую, иногда совсем небольшую долю (1-5% площади). Среди популяций высокого ранга ("независимых" или географических) временные поселения - редкое явление; они возникают при крупных подъемах численности на периферии ареала ("пульсация" его границ) или на малопригодных территориях внутри ареала. Как нормальное (постоянное) явление они наблюдаются у пустынных и арктических видов, меняющих места обитания при сменах условий существования. Классическим примером может служить пустынная саранча шистоцерка, последовательные генерации которых отрождаются в разных районах. Таким образом, принципиальных различий между популяциями разных рангов нет, но степень самостоятельности и изолированности их возрастает по мере увеличения их пространственных размеров.

Такая сложная иерархическая организация пространственной структуры вида есть основа его целостности. Она одновременно обеспечивает известную изоляцию популяций и приобретение адаптации к условиям разного масштаба, от узко локальных до зональных и региональных (в популяциях разного ранга), и в то же время служит механизмом прямых или эстафетных связей между популяциями. Различие обоих аспектов заключается в том, что механизмы изоляции работают постоянно, тогда как обмен особями между популяциями - явление периодическое или даже эпизодическое. Этот механизм хорошо объясняет как явления прерывистой, так и непрерывной (клинальной) изменчивости (Майр, 1968).

Нетрудно видеть, что для разработки стратегии воздействия на вид далеко не безразлично принятие той или другой концепции территориальной организации. Практика изучения и опыт активной профилактики в природных очагах чумы убедили нас в правильности защищаемой здесь позиции.

В этой связи особенное значение приобретает детальное изучение, картирование и оценка значения поселений животных. Основы последнего в зоологии только начинают складываться (Ротшильд, 1966; Наумов и др., 1972; Тупикова, 1969). Не менее важно исследование механизмов межпопуляционного взаимодействия на разных уровнях популяционной организации. Основную роль играет изучение подвижности, в котором мечение животных различным образом занимает основное место. Возникает необходимость централизованной организации этих работ, которые должны включать не только изучение миграций, но и популяционной структуры. Заинтересованность ряда ведомств в итогах этих работ подсказывает желательность их координации и, возможно, создания научно-практического центра, в сферу деятельности которого должны входить и прогнозы численности экономически важных видов. В перспективе можно предвидеть организацию общей "биологической службы", удовлетворяющей потребности сельского, лесного и промыслового хозяйства, здравоохранения, воздушного транспорта и охраны природы.

В области биогеоценологии (биологии сообществ)

Биоценозы - надорганизменные системы завершающего уровня структурной организации, на котором замыкаются пищевые связи популяций разных видов и осуществляется конечная регуляция круговорота веществ и потоков энергии через биосистемы. Они имеют ряд общих с популяционной организацией черт: сложная системная организация (иерархия субсистем) и статистико-вероятностный тип управления процессами. Поэтому популяционная экология составляет основу познания и биоценозов. Однако на этом уровне появляются и качественно новые явления, требующие специфических методов изучения.

1) Сложность пространственной структуры биоценозов обусловливается ярусностью и пространственной мозаикой. Расти-

тельное и микробное население биоценозов в этом отношении изучено несравненно глубже и детальнее, нежели животное. Ликвидация этого расхождения - задача популяционной экологии. Выявление и характеристика межвидовых связей - задача биоценологическая. Здесь накоплено не мало данных, характеризующих связи видов в пищевых цепях (трофических уровнях) (Rabb, Gutrie, 1970; Volterra, 1927; Lotka, 1925; Гаузе, 1934; Odum, 1969; Уатт, 1968; Меншуткин, 1964). Убедительно показана зависимость устойчивости биоценотической системы от числа входящих в нее видов, что примерно соответствует числу экологических ниш в биоценозе (Pimentall, 1961; Margalef, 1969). Однако такой "макроскопический" подход оставляет вне поля зрения процессы взаимодействия между биоценотическими комплексами, локализованными в разных ярусах сообщества, либо образующими его территориальную мозаику. Это лишает возможности оценить значение вертикальной и горизонтальной мозаичности структуры биоценоза и ее роли в жизни сообщества как целого. Между тем сложная мозаичность биоценоза представляет важный элемент, обеспечивающий непрерывность (континуум) живого покрова, т.е. имеет прямое отношение к биоценотическим взаимодействиям. Все это говорит о необходимости изучения "микроструктуры" биогеоценозов, которое должно иметь важное практическое значение для предстоящей реконструкции биоценозов и охраны природы.

Большой интерес имеет изучение группировок, объединяющих разные виды и возникающих на основе трофических, пространственных связей и обмена информацией. Нередко межвидовое взаимодействие в таких группировках может быть не менее, а иногда и более тесным, чем связи между особями одного вида. Хорошими примерами могут служить паразитоценозы, сообщества нор, гнезд, муравейников и термитников и многие другие. Роль такого "симбиогенеза" в эволюции оказывается значительной.

Функциональные свойства сложной и многоплановой системной организации биоценозов может быть выявлена только путем изучения взаимодействия частей в сообществе и связей между разными биоценозами.

Механизмы, изолирующие группировки в пределах видовой популяции и сообщества, принципиально сходны. Это не только раз-

ного рода физические препятствия, но и особенности сигнализации и формирование специфических стереотипов поведения, затрудняющих эффективный обмен информацией между разными группами. Они начинают возникать даже между элементарными группировками (семьями, популяционными парцеллами, колониями и стадами) и последовательно накапливаются в более крупных группировках (элементарных и местных популяциях), приобретая там значение "диалектов" или "наречий" в разных "язнках" (каналах связи), используемых для передачи зрительной, акустической, химической, электрической или иной природы информации (Наумов и др., 1967; Мальчевский, 1959).

Возникновение таких особенностей общения консолидирует группу, ограничивая, но не исключая ее общение с соседними группировками. Такая "иерархия различий" в сигнализации и связях противоречива, но именно поэтому и обладает необходимой гибкостью, обеспечивая приспособление к местным условиям и сохранение связей с соседними сообществами.

Химическая, акустическая, оптическая и др. сигнальные системы разных видов, накладываясь друг на друга и интегрируясь, могут образовывать "общее сигнальное поле биоценоза". Оно представляет совокупность вносимых (и внесенных предыдущими поколениями) животными, растениями и микроорганизмами специфических и неспецифических изменений в окружающую среду, приобретающих сигнальное значение. Такое поле не только служит основой ориентации организмов в пространстве, но способствует целесообразной организации поведения, позволяя использовать опыт предшествующих поколений (Наумов, в печати). Иными словами, биологическое сигнальное поле - видоизмененная деятельностью организмов среда - представляет своеобразный аппарат памяти (переработки и хранения информации) в такой надорганизменной системе как биогеоценоз. Изучение структуры и информативного значения сигнального поля или его отдельных элементов может открыть принципиально новые и, возможно, эффективные и экономные средства и методы воздействия на поведение и влияния на структуру биоценозов.

Важной проблемой общего значения является изучение эволюции биогеоценозов как элементов биосферы. Поставленная еще В.И.Вернадским, эта проблема не может быть решена только био-

логами и требует тесного содружества специалистов почти всех естественных и гуманитарных наук. Специфические проблемы стоят перед исследователями ландшафтов континентов и океанов. Очевидно, их решение невозможно без разработки фундаментальных проблем энергетики и движения веществ в пределах биосферы и эволюции ее живого компонента как наиболее активного элемента.

Важную роль приобретает детальное изучение процесса сукцессии биоценозов, рассматриваемого как способ приспособления к меняющейся среде и одновременно механизм эволюционных преобразований путем формирования энергетически устойчивых систем с высоким объемом информации (Margalef, 1969).

Постановка этих проблем в глобальном масштабе не может обойтись без развертывания частных биологических исследований. Постановка проблемы биологической продуктивности как основной части МБП позволила собрать и обобщить огромный материал, давший возможность сделать ряд важных обобщений. Следует, однако, обратить внимание на то, что исследовалась преимущественно вещественно-энергетическая сторона динамики биоценозов и биосферы. Информационный аспект привлек относительно небольшое внимание. Имея это в виду, в данном докладе обсуждаются преимущественно структурно-функциональные особенности экологических систем и особенно вопросы связи и взаимодействия систем одного и разных уровней. Важность изучения этих проблем предвидел В.И. Вернадский; недаром одной из основных задач своей Биогеохимической Лаборатории он поставил изучение закономерностей биогенного транспорта веществ.

Исследование сложных кибернетических систем - популяций и биоценозов - невозможно без широкого использования современного математического аппарата, в частности, моделирования, которое позволило бы проверять наши представления о принципах организации и способах существования этих биологических макросистем. Одновременно это позволило бы установить их основные свойства или те инварианты, которые позволяют объединять огромное разнообразие таких систем в один класс.

Чем всестороннее и глубже будет разработана экологическая теория, тем большие возможности рационального использования и умножения богатств живой природы мы получим.

ЛИТЕРАТУРА

Гаузе Г.Ф. (Gause). 1934. The struggle for existence. Baltimore,
Завадский К.М. 1968. Вид и видообразование, "Наука", М.
Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция, "Мир", М.
Ильичев В.Д. 1972. Биоакустика птиц, изд-во МГУ, М.
Макфедьен Э. 1965. Экология животных, "Мир", М.
Мальчевский А.С. 1959. Гнездовая жизнь певчих птиц. Изд-во ЛГУ, Л.
Мантейфель Б.П. (ред). 1970. Биологические основы управления поведением рыб. "Наука", М.
Меншуткин В.В. 1964. Метод моделирования в динамике численности рыб.
Наумов Н.П. 1971. Пространственные структуры вида млекопитающих. Зоол.ж., 50, 7.
Наумов Н.П., Симкин Г.Н., Ильичев В.Д., Протасов В.Р. 1967. Средства общения у животных и их моделирование. Сб. вопр. бионики. "Наука", М.
Наумов Н.П., Лобачев В.С., Смирин В.М., Дмитриев П.П. 1972. Природный очаг чумы в Приаральских Каракумах. Изд-во МГУ, М.
Никольский Г.В. 1965. Теория динамики стада рыб. "Наука", М.
Пантелеев П.А. 1968. Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы. "Наука", М.
Протасов В.Р. (ред). 1973. Электрические и акустические поля рыб. М.
Ротшильд Е.В. 1966. Методика среднемасштабного картирования поселений больших песчанок при изучении природной очаговости чумы. Зоол.ж., 45, 5.
Слоним А.Д. 1961. Основы общей экологической физиологии млекопитающих. Изд-во АН СССР, М.-Л. - . 1962. Частная экологическая физиология млекопитающих. Изд-во АН СССР, М.
Сукачев В.Н. 1947. Основы теории биогеоценологии. Сб. посвящ. 30-летию Велик.Октябрьской Революции. Изд-во АН СССР, М.
Тупикова Н.В. 1969. Зоологическое картографирование. Изд-во МГУ, М.
Уатт К. 1971. Экология и управление природными ресурсами. "Мир", М.

Ушаков Б.П. 1964. О классификации приспособлений животных и растений и о роли цитоэкологии в разработке проблемы адаптации. Сб. "Пробл.цитоэкологии животных", Изд-во АН СССР, М.-Л.

Шварц С.С. 1969. Эволюционная экология животных. Свердловск. - 1972.

Шварц С.С., Горчаковский П.Л. 1972. Экология в СССР, состояние, основные направления и перспективы. "Экология", 6.

Шилов И.А. 1972 . Бюлл.МОИП отд.биол., т.77, вып.3, 21-31.

Шмальгаузен И.И. 1969. Факторы эволюции. "Наука", М.

Шовен Р. 1972. Поведение животных. "Мир", М.

Alle W., Emerson A., Park O., Park T., Schmidt K. 1949. Principles of animal ecology. Philadelth., London.

Bertallanfy L. 1952. General system theory.

Busnel R., Jiban J. (eds). 1965. Les probleme des oiseaux sur les aérodromes. Paris, INRA.

Chitty D. 1960. Population processes in the vole and their reference to general theory. Canad. L. Zool., 38.

Christian J. 1963. Endocrine Adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth. Physiol. Mammology, AP.

Clarke G. 1965. Elements of ecology. AP.

Clements F. 1916. Plant sucession. Washington.

Cormondy E. 1969. Concepts of ecology. New Jersey.

Davis D. 1966. Integral animal behavior. Mamillan, N-York.

Eibl-Eibesfeldt I. 1967. Grunriss der vergleichenden Verhaltenforschung. Munchen.

Elton Ch. 1927. Animal ecology.

Lotka A. 1925. Elements of physical biology. Baltimore.

Margalef R. 1969. Perspectives in ecological theory. Univ. Chicago Press.

Marler P., Hamilton W. 1967. Mechanisms of animal behavior. J.Willey.

Murton R.K., Wright N. (eds). 1968. The problem of birds as pest. AP.

Odum E. 1969. Fundamentals of ecology.

Pimentel D. 1961. Species diversity and insect population outbrakes. Ann.Entomol., Soc.Am., 54.

Rabb R.L., Guthrie F.E. (eds). 1970. Concepts of pest management. Raleigh (N.Carolina).

Ricker W.E. 1958. Handboook of computation for biological statistics of fish population. J.Fisheries Res.Board Can., 119.

Smith R.L. 1966. Ecology and field biology. Harper, Row.

Tembrock G. 1971. Biokommunikation. I, II, Akademie-Verlag, Berlin.

Volterra V. 1927. Variations and fluctuations of the numbers of individuals in animal species living together. J. du Comm., 2.

Wynne-Edwards V.C. 1962. Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinburgh.

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ И ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

С.С.Шварц

(Институт экологии растений и животных,
г.Свердловск)

1. Основная задача экологии - изучение законов, управляющих жизнью организмов и их комплексов в природных условиях. Различные определения сущности экологической науки (наука о взаимоотношении организма со средой, наука об адаптациях, наука о структуре природы, наука о биологических макросистемах, наука о среде обитания животных и человека и т.п.) и ее подразделение на дочерние дисциплины ("факториальная экология", популяционная экология, аутэкология - синэкология, биоценология, биогеоценология и т.п.), отражают различные подходы исследователей к решению указанной задачи, но ей не противоречат. Поэтому в настоящее время представляется наиболее важным выделение основных разделов экологии и определение их главных проблем.

2. Классическое разделение экологии на аутэкологию (центр изучения - вид) и синэкологию (центр изучения - природные комплексы) верно отражает указанную главную задачу. Однако детальное изучение всех видов животных и всех типов природных комплексов принципиально невозможно. Поэтому решение стоящих перед экологией практических задач требует интенсификации развития экологической теории. Этому требованию в большей степени отвечает разделение экологии на учение о действии констелляции природных факторов на организм животных (условный термин - "факториальная экология", учение о факторах среды), популяционную экологию и биогеоценологию. Так как любой вид осваивает среду в форме популяций, то популяционная экология может быть рассматриваема как теория аутэкологии. Теоретическим содержанием синэкологии является биогеоценология. Ниже рассматриваются некоторые из основных задач указанных глав.

3. Основные задачи изучения реакций животных на изменение условий среды в значительной степени определяются их видовой спецификой. В качестве общих задач, имеющих значение при изучении экологии любого вида выделяются следующие:

а) Изменение отношения животных к определенному фактору среды при изменении других факторов или их констелляции. Особое значение имеет исследование изменений потребности в количестве и качестве пищи на разных возрастных стадиях развития при изменении температуры, давления, влажности в зависимости от видовой и популяционной специфики обследуемых форм.

Точность исследований должна быть значительно повышена. Внимание эколога должно быть привлечено к изучению аминокислотного состава потребляемых белков, химического строения углеводов и жиров и т.п.

б) Изучение влияния определенных условий развития на формирование морфофизиологических свойств животных разного пола и возраста.

в) Изучение последействия своеобразных условий развития животных молодого возраста.

4. Популяционная экология:

а) Современное состояние популяционной экологии характеризуется ясным представлением о популяции как элементарной форме существования вида. Процесс приспособления вида к специфическим условиям среды в конечном итоге сводится к формированию популяции, характеризующейся определенным свойством целого, которое не может быть сведено к свойствам слагающих *её* индивидов. Установлено, что популяция - сложное структурное единство, состоящее из хорологических группировок животных, функционирующих как единое целое. Вместе с тем, как популяция в целом, так и внутрипопуляционные хорологические единицы, характеризуются биологически целесообразной экологической и генетической разнородностью. В соответствии с этим, любая популяция может быть охарактеризована на основе морфофизиологической специфики слагающих ее животных, а также на основе изучения ее экологической и генетической структуры.

б) Системные свойства популяции в значительной степени влияют на морфофизиологические особенности животных, что в свою

очередь, по принципу обратной связи, отражается на свойствах системы. Развитие этих представлений привело большинство экологов и биологов широкого профиля к утверждению о самостоятельности популяционного уровня интеграции жизни в иерархическом ряду: молекулярные субклеточные процессы - уровень клетки - организм - популяция - биогеоценология - биосфера.

в) Исследования основных проявлений жизни на популяционном уровне привели к установлению важных закономерностей: зависимость динамики численности от изменений популяционной структуры, взаимосвязь генетической и экологической структуры популяции, зависимость динамики основных физиологических показателей отдельных животных разных возрастных групп от состояния популяции в целом, изменение популяционных свойств вида при изменении условий среды, характер внутри- и межпопуляционных связей, изменение пространственной структуры популяции при изменении численности вида и др. Установилась связь популяционной экологии с популяционной генетикой, что открывает новые перспективы в развитии обеих дисциплин.

При изучении перечисленных вопросов представляется целесообразным уделить максимальное внимание следующим проблемам.

Конкретизация установленных ранее закономерностей применительно к отдельным видам и группам животных. Развитие общей теории популяционной структуры вида применительно к доминирующим формам из различных биомов. Конкретное описание популяционной структуры важнейших видов в ее динамике в пространстве и во времени.

Создание рабочей экологической классификации важнейших в хозяйственном отношении видов животных. В основу экологической классификации должна быть положена популяционная структура вида. Исходя из достаточно хорошо обоснованных представлений о популяции, как об элементарном объекте промысла и элементарном очаге воспроизводства вредных форм, можно утверждать, что успех любых мероприятий, связанных с эксплуатацией биологических ресурсов, в значительной мере определяется адекватными представлениями о популяционной структуре важнейших видов. Поэтому создание "экологической классификации" для важнейших групп животных должно быть отнесено к числу важнейших первоочередных задач экологии.

Углубленное изучение динамики экологической структуры популяций разных видов в разных условиях среды. Изучение механизмов регуляции основных популяционных явлений: возрастного состава, воспроизводства и смертности в разных возрастных группах, внутри- межпопуляционных перемещений, изменений пространственной структуры популяции и т.п.

Развитие исследований в указанных направлениях целесообразно подчинить решению еще более общей научной задачи, имеющей первостепенное практическое значение: определение потенциального "экологического резерва" популяций разных видов в разных условиях среды. Частный вопрос этой проблемы сводится к определению минимальной численности и оптимальной структуры, при которой популяция сохраняет способность восстановить численность до биоценотического оптимума в течение одного сезона размножения. Можно надеяться, что определение оптимальной численности и оптимальной структуры популяций явится в ближайшее десятилетие одним из наиболее интенсивно разрабатываемых разделов экологии. Проведение этой работы создаст предпосылки для разработки оптимальной стратегии промысла основанной не только на изменении численности вида, но и динамике его популяций. Это создаст возможность внедрить в производство перспективное и межобластное планирование заготовок важнейших видов, что позволит увеличить объем заготовок при поддержании оптимального состояния популяций. Определение "экологического резерва" разных видов в разных условиях среды должно стать основной задачей экологии на ближайшие годы.

Изучение географической изменчивости экологических особенностей важнейших видов животных разных таксономических групп. Изменчивость динамики численности и основных проявлений динамики структуры популяций.

Полученные данные послужат основой для дифференцированного подхода к проведению любых мероприятий, связанных с использованием биологических ресурсов животного происхождения.

Особое значение имеет развитие исследований по разработке практически реализуемой методики определения популяционных границ и разработке подробных и точных методик построения краткосрочных и долгосрочных прогнозов численности отдельных видов и

состояния их популяций. Это даст возможность определить потенциальные возможности популяций и возможности их приспособления к изменению среды, которые вызываются антропогенными воздействиями.

Можно предвидеть, что эта задача будет решена на основе комплексных критериев: собственно экологических (в первую очередь - тип динамики численности), генетических (с помощью генетических маркеров), биохимических.

Изучение метаболической регуляции популяционных явлений и процессов и разработка принципиально новых методов регуляции численности животных в природе.

Исследования последних лет, проведенные в разных странах, показали, что выделяемые в среду продукты жизнедеятельности животных (метаболиты) работают в качестве сигналов, регулирующих скорость воспроизводства, роста и развития, слагающих популяцию животных.

По понятным причинам большинство этих исследований выполнены на водных животных (рыбы, личинки амфибий и насекомых, моллюски), но имеются данные, показывающие, что принципиально тождественная система регуляции популяционной динамики (в том числе и изменение ее пространственной структуры) работает и в популяциях наземных животных. Регуляция популяционных явлений подобного типа основана на "метаболической сигнализации": метаболиты животных разных возрастных стадий развития, разного физиологического состояния и т.п. специфичны. Эта специфичность регистрируется другими членами популяции и воспринимается ими в качестве сигналов, определяющих их поведение (в широком смысле слова). Сходный механизм используется животными и для определения плотности популяций.

Всестороннее исследование этих явлений представляет не только теоретический интерес, но имеет и основополагающее практическое значение. Если "метаболическая сигнализация" популяционных явлений для определенных видов будет изучена с необходимой детализацией и будет определен "химический код" этой сигнализации, то возникает возможность использовать ее для управления динамикой численности животных в природе.

В конечном итоге на этой основе должна быть разработана система регуляции численности отдельных видов, характеризующаяся высшей степенью избирательности действия и поэтому, в противоположность химическим и бактериологическим методам борьбы с вредителями, абсолютно безопасными для биоценозов.

4. Математическое моделирование популяционных процессов.

Использование уже хорошо изученных механизмов, управляющих популяционной динамикой отдельных видов в целях долгосрочного прогнозирования изменений их численности и для определения потенциальной интенсивности воспроизводства, а также для определения способности противостоять неблагоприятному сочетанию внешних факторов (для промысловых видов - выдерживать промысловую нагрузку предельной интенсивности) в значительной степени затрудняется комплексным, а нередко и противоречивым, влиянием среды на популяции и экологические системы. Эти трудности могут быть преодолены путем математического моделирования важнейших популяционных процессов. Первоначально следует предусмотреть интенсивную разработку моделей отдельных популяционных явлений: скорость распространения в популяции отдельных генов при заданной динамике ее численности, изменение возрастной структуры при различной динамике численности видов или различной скорости воспроизводства зависимость скорости обновляемости при изменении скорости созревания животных разного пола или при повышении плодовитости отдельных возрастных групп, зависимость динамики популяции от продолжительности жизни слагающих её особей, влияние межпопуляционных контактов разной интенсивности на численность и структуру популяций. Параллельно с этим следует стремиться к дальнейшему развитию работ по моделированию динамики популяций по упрощенной, сильно идеализированной схеме. Это создаст предпосылки для решения более сложной задачи - моделирования динамики реальных популяций в системе реальных биогеоценозов. Следует стремиться в течение ближайших 10 лет довести эти работы до той степени конкретности, которая необходима для внедрения математического моделирования популяционных явлений в производство.

5. Теории биогеоценологии была посвящена в последние несколько лет серия статей и книг. Поэтому я ограничиваюсь лишь вопросами, представляющими интерес с позиций теории общей экологии.

а) Согласно развиваемым нами представлениям, в значительной степени основанным на идеях В.Н.Беклемишева, И.И.Шмальгаузена и В.Н.Сукачева, дальнейшее развитие теории биогеоценологии должно исходить из двух основных положений.

Биогеоценоз - целостная система интеграции видовых популяций.

Широко распространенное представление о принципиальной равнозначности всех членов биогеоценоза ошибочно. Принципиальная структура биогеоценоза: биогеоценотическое ядро (определяет тип биогеоценоза, его продуктивность и общий ход динамики процессов накопления биомассы и ее распада) и виды - сателлиты (их жизнедеятельность подчиняется жизнедеятельности ядра; в свою очередь определяют эффективность биогеоценотической работы ядра). Интеграция видовых популяций в биогеоценоз происходит в процессе синэволюции.

б) Поддержание биогеоценотического равновесия осуществляется двумя принципиально разными механизмами: собственно биогеоценотическими и популяционными. Изучение их относительного значения в биогеоценозах разных типов является одной из основных задач современной экологии. Параллельно с этим представляется особо важным интенсифицировать исследования в следующих направлениях.

Разработка методов поддержания биологического равновесия экологических систем разных рангов в биомах и биогеоценозах разных типов в процессе их хозяйственного освоения при различных системах эксплуатации природных ресурсов. Изучение "помехоустойчивости" биогеоценозов разных типов на экспериментальных и математических моделях. Подготовка материалов к генеральному планированию хозяйственного освоения отдельных геосистем, характеризующихся преобладанием биогеоценозов разных типов. Особое значение имеет эта работа для субарктических и высокогорных регионов, а также для регионов, в пределах которых естественные биогеоценозы нарушены в наибольшей степени.

Особое внимание должно быть уделено разработке методов повышения продуктивности и устойчивости экологических систем путем регулирования и направленного изменения их видового состава. Основа этой работы заключается в изучении роли доминирующих видов, характеризующихся совершенной системой популяционного гомеостаза, в поддержании биоценотического равновесия. В разработке этой проблемы решающее значение будет иметь синтез идей популяционной экологии и биогеоценологии.

6. Развитие теории биогеоценологии в значительной степени тормозится недостаточной изученностью некоторых частных вопросов. Ниже перечислена серия подобных вопросов (БГЦ = биогеоценоз). Можно надеяться, что накопление материалов в указанном плане создает основу для принципиального прогресса теории биогеоценологии.

БГЦ - ядро и виды-сателлиты. Вес "ядра"в системе БГЦ. Изменение работы БГЦ при изменении численности и набора сателлитов. Изменение функционального положения БГЦ в биосфере при изменении видового состава или численности ядра.

Примеры дезорганизации БГЦ (существенное изменение трофических связей и т.п.) при резком изменении среды (крайние отклонения от средних многолетних...) или при внедрении в БГЦ нового вида (кролик в Австралии, ондатра ...).

Примеры изменения конкурентоспособности видов при изменении общей структуры БГЦ.

Примеры: сильный вид при изменении среды не выдерживает конкуренции со слабым противником.

Степень и механизмы координации работы функциональных подсистем БГЦ.

Близкие виды (формы), но разной степени экологической валентности; какую роль в динамике их численности играют факторы зависящие от плотности.

Сравнительные темпы размножения хищника-монофага и его жертвы; хищника-полифага и его жертв. Относительная роль популяционных резервов у моно- и полифагов.

Запас численности у видов разных экологических групп в разной среде. Запас - это тот излишек особей, который не нужен для максимально допустимой численности к началу сезона размножения.

На хорошо изученных примерах показать какую долю добычи могут снять специализированные хищники и "случайные враги". Примеры совершенно неожиданных врагов. Какую роль в питании хищника играют случайные жертвы.

Многочисленная жертва имеет одного многочисленного врага или несколько врагов - хищников сходного кормового режима, но разного типа динамики численности. Каков будет тип динамики численности жертвы? Эта же ситуация, но "уровень жертвы" состоит из нескольких видов. В БГЦ разной степени сложности (больше случайного корма и случайных врагов).

Степень стабильности численности, биомассы и трофической активности не отдельных видов, а трофического уровня в целом? Примеры.

Какую часть добычи может (теоретически и реально) снять хищник при разном уровне его численности? В течение года? В отдельные периоды года?

Продуктивность БГЦ сходной структуры, но доминанты физиологически резко различны (напр. гомотермный - пойкилотермный) или тратят резко различную энергию на "регуляторные активности".

Характер проявления наиболее общих физиологических реакций (напр. зависимость скорости роста или развития от т-ры) у видов разных таксономических групп одного БГЦ. Проявление этой зависимости в разных географических зонах. Связь с физиологическими особенностями вида - доминанта. Напр. фенологические и физиологические реакции сосны и связанных с сосной видов насекомых или грызунов... Желательно установление физиологической основы сходства фенологических реакций. Особый интерес представляют случаи, когда фенология вида-доминанта определяется не только внешними условиями, но и, главным образом, историей становления его ареала.

Зависимость конкретных проявлений динамики численности от степени стабильности биотической и абиотической среды.

Синхронное, или несинхронное изменение численности видов одного БГЦ. Характер связи между этими видами. Особенно интересны примеры синхронного изменения численности видов, между которыми явной связи нет.

Примеры несинхронного изменения численности соседних популяций.

Синхронное изменение численности видов на громадных территориях. Желательно точно обозначить границы этих территорий.

Абсолютная численность вида для больших территорий и конкретный диапазон ее изменений.

Примеры крайней стабильности численности вида в разных климатических зонах.

Ведет ли существенное изменение численности явно доминирующего вида к изменению внутрипопуляционной изменчивости видов высших и низших трофических уровней. Как оно отражается на степени видового разнообразия трофических уровней? Не изменяется ли состав доминантов (в числовом выражении)?

Конкретные примеры экологических пирамид. Структура пирамид с разным разнообразием уровней.

Возможность параллелизма экологических явлений на разных уровнях биологической интеграции. Разнородность - популяции, БГЦ ...

Примеры эволюции при неизменной среде.

Как использует вид ресурсы в насыщенных и ненасыщенных БГЦ? В разных географических условиях? В зависимости от разнообразия верхних и нижних трофических уровней.

Сукцессия и эволюция БГЦ. В чем особенности вторичной сукцессии (болото-озеро-болото-озеро, вырубка-...)? Примеры. Болото-стадия и болото-климакс, в чем разница?

КПД использования энергии в сопоставлении с уровнем системности разных организмов на разных стадиях онтогенеза. Действительно ли "уровень системности" возрастает не только в филогенезе, но и в онтогенезе? КПД отдельных энергетических звеньев в организмах разного уровня системности (сопровождается ли повышение системности энергетическим выигрышем хотя бы на нижних уровнях). Нет ли разницы в этом отношении между видами разных зон, ведь в тропиках экономия энергии менее существенна. Как проверить: лишь на основе экономии энергии возможно повышение системности.

7. Анализ состояния экологии позволяет предвидеть, что следующее двадцатилетие будет периодом создания развернутой экологической теории, основным содержанием которой явится синтез идей популяционной экологии и биогеоценологии. Это позволит разработать экологические основы природопользования и общей стратегии поведения человека эпохи всеобщей индустриализации. Этой главной задаче должны быть подчинены все частные экологические исследования современного периода.

НЕКОТОРЫЕ ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ ЭКОЛОГИИ (ПРИМЕНИТЕЛЬНО К НАЗЕМНЫМ БЕСПОЗВОНОЧНЫМ)

М.С.Гиляров

(Институт эволюционной морфологии и экологии животных им.А.Н.Северцова АН СССР, Москва)

Экология была выделена в системе наук Э.Геккелем, как отрасль биологии, исследующая взаимоотношения организмов и среды. Девиз американского журнала "Ecology" - "все формы жизни в их отношении к среде" в общем отражает тот широкий круг вопросов, которыми занимается современная экология.

В настоящее время биология пришла к концепции о разных уровнях организации живого, прослеживаемых от аналитических представлений о единицах жизни ниже организменного уровня (клеточный уровень для многоклеточных животных, "субклеточный", "молекулярный" и т.д.), с одной стороны, до синтетических уровней различных надорганизменных систем, в которых отдельный организм проявляет себя как элементарная единица той или иной системы - с другой.

Неправомочно говорить об экологии органических структур ниже организменного уровня - "цитоэкология" многоклеточных организмов, с моей точки зрения, - термин неправомочный.

Когда исследователи изучают, например, терморезистенцию плазмы клеток животных разных видов или одного вида многоклеточного животного из разных популяций, называть выявляемые при этом закономерности объектом "цитоэкологии" - неправомочно. В подобных случаях можно говорить только о физиологических отличиях терморезистенции плазмы различных объектов, признака имеющего важное значение для понимания экологических особенностей изучаемых форм и их характеристики, но нельзя считать, что исследуется "экология клетки", т.к. для клетки многоклеточного животного среда - это другие клетки и полостные жидкости, т.е. та "внутренняя среда", о которой писал еще

Клод Бернар. Однако взаимоотношения между клетками в пределах организма это объект не экологии, а физиологии (на данном этапе онтогенеза) или эмбриологии и механики развития (в ходе онтогенетического развития).

Объектом экологии могут быть только более высокие уровни организации, начиная от организма (в том числе, конечно, и одноклеточного), т.е. те живые системы, которые могут вступать во взаимоотношения со средой.

Отношения одной особи организма данного вида со средой могут быть объектом исследования экологии, того ее раздела, который носил название "аутэкологии", а ныне все чаще называется либо "экологическая физиология", либо "физиологическая экология". Характерно, что на симпозиуме по адаптациям организмов к экстремальным условиям среды, проведенном Международным экологическим обществом (INTECOL) в марте 1972 г. в Цавтате (Югославия), специально дискутировался вопрос о преимуществах применения одного из двух последних терминов, а термин "аутэкология" оказался забытым (Гиляров, 1973).

В изучении зависимости отдельной особи организма от определенного фактора или комплекса факторов среды много общего с физиологическими исследованиями и по задачам и по методам.

Например, изучение интенсивности потребления кислорода в зависимости от температуры жуком можно проводить таким же методом в аппарате Варбурга, как и определение связывания кислорода кровью или его потребление изолированным органом. В сущности единственное отличие заключается в том, что объектом исследования в одном случае оказывается целый организм, а в другом - его часть; на уровне изучения жизнедеятельности особи стираются различия между экологическим и физиологическим подходами. Даже если проводится в аппарате Варбурга изучение потребления кислорода такими мелкими объектами как клещи-орибатиды и это определение осуществляют, помещая в приемник аппарата 1000 особей клещей,- исследование по существу физиологическое, т.к. помещенные в сосуд клещи представляют суммарную совокупность особей, а не какую-либо надорганизменную биологическую систему.

Экологические исследования имеют целью выяснение взаимосвязей организмов со средой и современная экология занимается изучением этих отношений на популяционном уровне (приведая

на смену аутэкологии популяционная экология), на уровне того комплекса взаимосвязанных организмов, в который входит популяция данного вида (биоценоз), наконец, на уровне всей совокупности живого нашей планеты ("живое вещество" биосферы, по терминологии В.И.Вернадского, 1926).

Экология в наши дни становится все более наукой о взаимоотношениях взаимосвязанных комплексов организмов (биоценозов) с их неорганической средой (биотопом) и выливается в ту ее отрасль, которую в противопоставление аутэкологии прежде называли синэкологией. Теперь в нашей стране синэкология переросла в биогеоценологию (термин В.Н.Сукачева, 1947,1964), за рубежом более известную как учение об экосистемах. По мере освоения и все большего изменения поверхности Земли человеком все возрастает и экологический подход к исследованию биосферы в целом, блестяще намеченный В.И.Вернадским (1926 и др.).

При решении экологических проблем современными методами основной подход к освещению решаемых вопросов в первую очередь - количественный.

Реакция каждого вида на изменения среды проявляется в первую очередь изменением численности. Численность вида, как справедливо и метко сформулировал в свое время А.Н.Северцов (1932) - показатель биологического прогресса вида.

Структурной единицей вида, на которой проявляются его экологические особенности, является популяция и изменения численности вида выявляются только на основе изучения численности и её изменения во времени и пространстве отдельных составляющих вид популяций.

Применительно к исследованию зависимости организмов того или иного вида от условий среды основными методами экологического исследования оказываются определения влияния тех или иных факторов среды на плотность популяций, в том числе и влияние самой плотности популяции на ее изменение. Численность вида представляет собою не простую величину, а результат сложных взаимодействий большого числа факторов (Andrewartha and Birch, 1956) и в упрощенной форме численность вида и ее изменения могут рассматриваться как результат отношения рождаемости и смертности (С.А.Северцов, 1941). Рождаемость зависит от

наследственных особенностей составляющих популяцию особей, от их физиологического состояния, определяемого комплексом абиотических (температура, влажность и т.д.) и биологических (обилие и качество пищи, влияние паразитов и т.д.) факторов среды. Смертность зависит также от множества абиотических факторов среды и от биотических - деятельность хищников, паразитов, конкурентов за пищу и т.д. Возрастной состав популяции, соотношение полов и т.д. также влияют на ход дальнейшего изменения ее численности, как влияют и физиологическое состояние особей, и их генетические особенности.

Конечно, глубокое понимание изменений численности каждого вида, представляющее одну из основных проблем экологии, требует множества разносторонних исследований, но в ряде случаев выявляется роль немногих ведущих факторов в этом процессе, исследование которых позволяет понять этот сложный процесс (Викторов, 1964). Современная популяционная экология, естественно, связана непосредственно с популяционной генетикой, с популяционной морфологией, с физиологией, с этологией.

Одной из важных задач современной популяционной экологии следует признать изучение "эффекта группы", влияющего и на поведение, и на морфологическую характеристику и на плодовитость популяции вида. Эффект совместного обитания особей одного вида друг на друга был блестяще показан на растительных объектах В.Ф.Морозовым (1932) в его "Учении о лесе", а затем на насекомых Б.П.Уваровым (Uvarov, 1921) открывшим фазовую изменчивость у стадий саранчовых. Работы по фазовой изменчивости разрабатывались у нас и в дальнейшем, например, на нестадных саранчовых И.А.Рубцовым (Rubtzov, 1935), на ильмовом ногохвосте А.Г.Шаровым (1953) и др., за рубежом этот вопрос тоже привлекал внимание многих зоологов, из которых особо стоит назвать Грассе (Grassé, 1968).

Применительно к биоценозам определения численности отдельных видов и ее изменений представляют показатели достаточно хорошо характеризующие их качественно, но недостаточно удовлетворяющие требованиям, предъявляемым к количественно сравнимым показателям. Изучение влияния разных факторов на общий ход изменения численности популяций, на ее динамику в биоценозах связано с разработкой направления, которое сформи-

ровалось к началу 30-х годов нашего века и связано с оценкой продуктивности. Исследование продуктивности требует знания и скорости индивидуального развития в данных конкретных условиях, и плодовитости и общего соотношения рождаемости и смертности, т.е. совокупности большого числа данных, добываемых в итоге как аутэкологических, так и синэкологических работ.

Исследование колебаний численности (и продуктивности, выраженной как в единицах прироста биомассы, так и в энергетических единицах) связано в первую очередь с определением факторов, обеспечивающих реализацию "биотического потенциала" (кормовая база, гнездовья, гидротермический режим и т.п.) с одной стороны, и факторов, ограничивающих численность, как независящих от плотности населения, так и зависящих от нее. Эти проблемы постоянно остаются в центре внимания экологов, особенно разрабатывающих проблемы прикладной экологии (охотничье хозяйство, защита растений от вредителей и т.д.).

Изучение продуктивности, развившееся первоначально в гидробиологии, все глубже проникает и в сферу интересов экологов, исследующих наземные ценозы. Анализ скорости развития, продолжительности генераций, соотношения рождаемости и смертности показывает, что ни численность вида, ни его биомасса сами по себе не могут служить удовлетворительными критериями его продуктивности, его значения в энергетике всего биоценоза.

В частности для водных планктонных сообществ показано, что биомасса фитопланктона, за счет которого существуют зоопланктон и абиссальный бентос, значительно ниже, чем биомасса зоопланктона. Развитие всей совокупности водных животных в морях обеспечивается именно высоким темпом размножения фитопланктона, прирост продукции которого обеспечивает существование всех последующих звеньев пищевых цепей.

В гидробиологии изучение продуктивности различных последовательных звеньев пищевых цепей представляет не только теоретический, но и прикладной интерес, т.к. практически вся первичная продукция в олиготрофных водоемах потребляется животными, а именно вторичная продукция водоемов имеет наибольшее значение для человека. Поэтому в гидробиологии продукционный подход себя оправдывает и очень перспективен.

Иначе обстоит с экологией наземных животных, в частности, наиболее многочисленных во многих ценозах суши насекомых.

Последние годы все чаще делаются попытки определять "продуктивность" и поток энергии для вредных насекомых,их хищников и паразитов и т.п. (Varley, 1967а и др.). Направление это мне кажется бесперспективным при теоретических исследованиях и не имеющим практического значения.

Животными-фитофагами отчуждается сравнительно незначительная часть массы живых растений даже при высокой естественной напряженности выпаса в степях и саваннах и при массовых размножениях вредных насекомых в естественных ценозах, например, в лесах.

В наземных ценозах переработка первичной продукции в круговороте веществ осуществляется в основном не в результате деятельности фитофагов, питающихся живыми растениями, а комплексом сапрофагов, участвующих совместно с бактериями, грибами и актиномицетами в процессах минерализации и гумификации растительных остатков, представляющих основные звенья в этом круговороте.

Поэтому для понимания типа круговорота веществ в биогеоценозе, в сущности и характеризующего каждый ценоз, важно определение роли в этом процессе суммарно и фитофагов и сапрофагов. А определение продуктивности фитофагов и последующих звеньев их питания совершенно недостаточно для характеристики их роли в круговороте веществ (сравн. Franklin, 1970).

Например, на поле пшеницы биомасса и продуктивность личинок хлебного пилильщика или гессенской мушки может быть совершенно незначительной, а количество вещества пшеницы, отчужденного ими и ускоренно вовлеченного в процессы минерализации - значительно.

Несоответствие между массой органического вещества растения, потребленного фитофагом, и растительной массы, вовлеченной в разложение, бывает очень велико, если повреждение влечет гибель всего растения. Так бывает, например, если вредное насекомое перегрызает корни растения или в таких случаях, как объедание хвои сибирским шелкопрядом, влекущее гибель крупных деревьев кедра - биоценотическое воздействие гусениц шелкопря-

да на ценоз несоизмеримо больше, чем "вторичная продуктивность" обгрызающих хвою гусениц, которая относительно ничтожна и как таковая в лесном биогеоценозе мало показательна, а в хозяйственном плане представляет ненужную величину.

Биомасса и продуктивность сапрофагов в наземных ценозах значительно превышает вторичную продукцию и продуктивность фитофагов. Однако, конечно, и в случае сапрофагов их продуктивность всесторонне не отражает их реальную роль в ценозе - важно не столько получить цифровые характеристики "потока энергии" через организмы тех или иных видов, входящих в ценоз, сколько понять и всесторонне количественно оценить общие результаты влияния их деятельности на существование и продуктивность биоценоза в целом.

Так, если в принятых формулах оценки продуктивности, предложенных К.Петрусевичем и А.Макфедьеном (Petrusewicz and Macfadyen, 1970) органическое вещество экскрементов животного не учитывается, то для характеристики биогеоценоза оно оказывается необычайно существенным. Важно и количество экскрементов, например, дождевых червей, определяющих зернистую структуру почвы, и степень её гумификации и т.д. А для понимания роли в биогеоценозе важно знать размеры роющей деятельности дождевых червей и т.д. Точно также продукционно-биологический метод никак не позволяет охарактеризовать роль насекомых-опылителей и т.п. Поэтому нет основания считать определение продуктивности отдельных компонентов биоценозов основной задачей биоценотических исследований. Полученные при его применении результаты, давая возможности для сравнения разных ценозов и роли разных компонентов в одном из возможных планов такого сравнения, но слишком схематизирующие сравниваемые показатели, позволяют сравнивать по-сути несравнимые явления, выраженные в недостаточно адекватных показателях. Для наземных сообществ, в которых основной потребляемой человеком продукцией является первичная (как в случае более или менее естественных биогеоценозов - леса, сенокосные луга, так и в агроценозах (поля, огороды, сады) важнее чем определение вторичной продуктивности фитофагов (Rafes, 1967; Varley, 1967a и др.) определение влияния фитофагов на первичную продукцию

(Varley, 1967б), в прикладной энтомологии находящее выражение в оценке вредоносности (Щеголев и др., 1987). Неэффективность продукционно-энергетического подхода к животным как компонентам наземных биогеоценозов подчеркивалась и ранее, напр., Т.Ерми (Jermy, 1958). По-видимому, для сравнения отдельных ценозов друг с другом по обобщенным показателям перспективнее применение принципов теории информации (Cancela da Fonseca, 1967).

По своему духу и по исходному определению термина "экология" эта дисциплина должна в равной мере исследовать и зависимость организмов от среды, и влияние организмов на среду - как органическую, так и неорганическую.

Однако до последних десятилетий в экологических исследованиях по наземным организмам, в частности по животным, преобразующее среду влияние организмов исследовалось недостаточно и результаты работ в этом направлении находили отражение чаще в работах по другим дисциплинам (почвоведение, биогеохимия, геоботаника и др.).

Только с развитием биогеоценологии, с переходом к изучению экосистем эта сторона экологических исследований стала привлекать все больший интерес зоологов-экологов.

Появились работы и у нас; были организованы совещания по так называемой "средообразующей" (правильнее бы сказать - "средопреобразующей") деятельности животных ("Средообразующая деятельность животных", 1970).

Влияние животных на среду, как и зависимость организмов от среды, может изучаться на разных уровнях организации живых систем - от организма до биосферы.

Биогеохимическая роль всех групп животных и растений в создании определенной "среды жизни" в биосфере нашей планеты была охарактеризована и подчеркнута основателем биогеохимии В.И.Вернадским.

В.И.Вернадский (1926 и др.) показал, например, что в разные геологические эпохи менялся таксономический состав основных групп животных, населявших нашу планету, но при всех эволюционных изменениях в фауне и флоре сохранялись соотношение и даже примерный общий уровень активности представителей раз-

личных геохимически активных групп организмов. Так, например, в ходе эволюции с палеозоя менялся комплекс не только видов, но во многих случаях и классов животных, концентрирующих кальций в своем скелете или в защитных образованиях, но общая масса кальксфильных организмов и их роль в круговороте веществ оставались примерно неизменными. Это относится и к другим биогеохимически активным группам организмов, совокупная взаимосвязанная деятельность которых и поддерживает необходимый для существования и воспроизведения жизни геохимический режим. Именно деятельностью животных и других гетеротрофов в атмосфере возобновляется запас свободной углекислоты, связываемой зелеными растениями. Это относится ко всем "биогенным" элементам (Диви, 1972; Болен, 1972 и др.). Несомненно, что вся совокупность организмов непрерывно меняет биогеохимический режим, но эти изменения регулируются по принципу обратной связи и вся совокупность организмов в целом осуществляет определенный гомеостаз биосферы на поверхности нашей планеты.

И на уровне организма тоже правомочны и продуктивны исследования по изменению животными непосредственной среды их обитания.*)

Животные в отличие от растений могут активно выбирать места обитания и изменять их, создавая благоприятные для себя условия окружающей среды, меняя ,в частности, гидротермический режим около поверхности своего тела, что для пойкилотермов бывает особенно важно. Это может достигаться путем создания различных чехликов, коконов и т.п., которые с полным основанием можно назвать "экстрасоматическими органами".

Другой путь - сооружение нор, гнезд и других убежищ, режим которых отличен от режима окружающей среды. Известно, что например, в пустынях Средней Азии и в Сахаре днем при огромном дефиците влажности в атмосфере относительная влажность воздуха в норах грызунов порядка 98%, а в гнездах термитов - 100% при всего 15% в приземном слое воздуха.

---

*) Невозможность для внутренних структур организма непосредственно влиять на среду четко показывает неприменимость экологических представлений к уровням живого ниже организма.

В гнездах таких общественных насекомых, как пчелы, поддерживается круглогодично почти постоянная температура, в результате чего в более холодных широтах в них могут существовать виды-комменсалы, которые вне таких измененных условий среды могут существовать только в более теплом климате: в гнездах общественных насекомых возникают особые мероценозы (по терминологии, принятой Тишлером, Tischler, 1956).

К норам позвоночных оказываются приурочены многие виды пойкилотермных животных, проникающие с этими меротопами в более холодные и в более сухие местности, чем те части ареала, где они могут существовать вне укрытий. Жилища и другие постройки человека, становящиеся особыми местообитаниями синатропных видов, представляют еще более яркий пример этой тенденции (Tischler, 1972).

Те реальные изменения индивидуального климата и вообще неорганической среды, которые вызываются деятельностью животных, недостаточно исследуются экологами, как недооцениваются и в морфологии экстрасоматические органы.

Активные изменения среды, осуществляемые целыми популяциями животных в биогеоценозах могут приводить к сукцессиям биоценозов. Так, полное объедание хвои кедра (Pinus sibiricus) гусеницами сибирского шелкопряда (Dendrolimus sibiricus) приводит к гибели кедра, а у лиственницы и нацело уничтоженная хвоя восстанавливается. Поэтому в Сибири массовые размножения сибирского шелкопряда приводят к гибели кедровников, к вытеснению их лиственничниками (Флеров, 1948), т.е. к сукцессии, исходным фактором которой оказывается деятельность популяции одного вида (гусеницы сибирского шелкопряда). И в сложных многоярусных лиственных лесах, в которых породы первого яруса менее чувствительны к объеданию ассимилирующей поверхности, чем кедр, объедание их листвы приводит к улучшению условий роста деревьев второго яруса (Воронцов и др., 1966), что бывает причиной сукцессионных изменений.

Примером сукцессии ценоза и изменения биотопа, вызванных деятельностью животных, может служить прослеженный и описанный М.В.Якушевым (1941) пример заболачивания суходольного луга. Этот процесс начался с уничтожения дерновины мягких злаков ли-

чинками в массе размножавшегося садового хрущика (Phyllopertha horticola). Привлеченные обильной пищей кроты изрыли участок; на выброшенных ими кучках бедного негумусированного нижнего слоя почвы поселились кукушкин лен и другие мхи, что и привело к заболачиванию. Весь процесс длился всего около 10 лет! Б.А.Тихомиров (1959) нашел, что в Чукотской тундре роющая дренирующая деятельность сусликов приводит к смене тундровой растительности - луговой. Иногда сукцессия в пределах отдельных синузий всего биоценоза, вызываемая деятельностью животных может приводить к стабильности биогеоценоза на обширной территории. Так, В.Р.Вильямс (1939) справедливо указывал, что степь - это такая формация, которая может существовать неограниченно долго. Однако именно деятельность диких копытных животных в целинной степи способствовала поддержанию степи как таковой; прекращение выпаса приводит, как показывали наблюдения и опыты И.Пачоского (1922) к забурьяниванию ковыльно-типчаковой степи.

В местностях, где нет обилия копытных, препятствующим забурьяниванию целинной степи фактором может быть деятельность степных грызунов, как это показали в отношении степной пеструшки (Lagurus lagurus) А.Н.Формозов и А.Г.Воронов (1934), а в степях, где нет достаточного количества грызунов - пастьба может заменяться деятельностью, например, саранчовых (Куркин и Стебаев, 1959). Копытные, грызуны, саранчовые - фитофаги в какой-то мере заменяющие друг друга в ценозе. Нарушая растительный покров, отчуждая часть фитомассы в местах питания они поддерживают ценоз в целом. В центрально-черноземной полосе в заповеднике им.В.В.Алехина, где нет копытных, мало степных грызунов и саранчовых, в течение многих лет проводится опыт по сравнению скашиваемой и нескашиваемой степи. Скашивание на сено, - хотя и не равнозначно объеданию надземной части растения фитофагами, т.к. при нем нет возвращения в почву основных элементов минерального питания в виде экскрементов, становящихся и очагами микробиологической активности (Стебаев,1964), - оказывается все же фактором имитирующим пастьбу - общий характер ценоза на скашиваемых участках ближе к типично степному, чем на нескашиваемых, где образование мульчирующего поверхность почвы войлока ведет к олуговению. Это подтверждает-

ся и данными по почвенной фауне (Arnoldi u. Ghilarov, 1963). Особенно четко проявляется единство сукцессии и стабильности, связанное с деятельностью животных, в степях, где значительную роль играют роющие грызуны. Так, в наших ковыльных степях на пороях слепыша (Spalax microphthalmus) из растений сперва поселяются однолетники, а лишь затем их сменяют многолетники, причем именно к пороям оказываются приуроченными и те виды распространенных в степи почвенных беспозвоночных, которые могут существовать и на обрабатываемых землях - порои грызунов в степи оказываются источниками некоторых сорных растений и вредителей (Гиляров, 1951).

Е.М.Лавренко и А.А.Юнатов (1952) выяснили, что в степях Монголии полевка Брандта (Microtus brandti) создает своей роющей деятельностью как бы залежный севооборот. В комплексной степи местные синузиальные сукцессии обеспечивают стабильность всего степного биогеоценоза как целого - степь "перерождается", меняется, если нет этого факта постоянных местных изменений почвенного покрова (Лавренко, 1952).

Каждый биоценоз суши в целом своей совокупной деятельностью вызывает такие изменения среды, которые делают невозможным неопределенно длительное сосуществование на одном и том же участке всех компонентов биоценоза в одинаковых численных соотношениях популяций разных видов. Поэтому сукцессия представляет собою совершенно обязательный экологический процесс, захватывающий иногда огромные территории, иногда же ограничивающийся ареалами отдельных синузий в пределах конкретного ценоза.

Наиболее явственны и дольше сохраняются на каждом участке земной поверхности те изменения, которые затрагивают почву, т.е. тот ярус биогеоценоза, в котором осуществляется освобождение элементов минерального питания из отмирающих частей растений и из тел животных, ту среду, из которой высшие растения черпают необходимые для себя соли и воду. Таким образом, наиболее показательным проявлением биогеоценотической активности всей совокупности организмов, можно считать почвообразовательный процесс.

Конечно, на суше каждый определенный ценоз меняется, например, микроклимат приземного слоя воздуха газовый режим приземного слоя атмосферы и т.д. Известно, что под пологом леса более выровненный гидротермический режим, чем рядом на безлесном участке и т.п. (ср. Lundegärd, 1954). Но различия гидротермического режима в биогеоценозе носят очень быстро изменяющийся с изменением ценоза характер - например, вырубка леса меняет и характер суточных изменений вертикального градиента температуры и влажности приземного слоя воздуха и абсолютные их величины.

Основатель современного почвоведения В.В.Докучаев (1899) подчеркнул существование "генетической, вековечной и всегда закономерной связи, какая существует между силами, телами и явлениями", между мертвой и живой природой, между растительным, животным и минеральным царствами".

"Почвы... - писал Докучаев - ... есть зеркало, яркое и вполне правдивое отражение - так сказать, непосредственный результат совокупного, весьма тесного векового взаимодействия между водой, воздухом, землей... с одной стороны, растительными и животными организмами и возрастом страны - с другой". Поэтому, когда мы рассматриваем экологические явления на уровне биоценоза (при изучении биогеоценоза) исследованию подлежат не только популяции видов в их зависимости друг от друга и от биотопа в первую очередь, но и совокупное влияние всех организмов и динамических факторов неорганической среды на биотоп, проявляющееся в почвообразовании. Иными словами почвоведение несомненно включается в разряд экологических дисциплин, становясь неотъемлемым звеном в цепи биогеоценологических подходов исследования взаимосвязанных явлений природы. Это подчеркивал В.Н.Сукачев (1964 и ранее), к этому вопросу приходит и Г.Франц (Franz, 1954) утверждая тезис о слиянии экологии и почвоведения, о необходимости голографического подхода и увязки данных всех дисциплин, занятых изучением биосферы.

Несомненно, что биологическое направление в почвоведении, занимающееся изучением влияния организмов на свойства почвы, на ход почвообразовательного процесса, должно рассматриваться как одна из экологических дисциплин (Гиляров, 1958,1969).

Рассматривая почвы как "зеркало, яркое и вполне правдивое отражение" взаимодействий между неорганической средой и организмами Докучаев приходит к выводу, что в географическом распространении они "несут на своем общем характере явные, резкие и неизгладимые черты мировой зональности". Исследование закономерностей зональных группировок организмов, входящих в определенные биогеоценозы - одна из очень серьезных задач современной экологии. Наземные организмы приспособлены (разные виды и другие таксоны в разной степени) к определенному режиму температуры и влажности, к определенному дефициту влажности и часто ареалы отдельных видов довольно хорошо могут быть охарактеризованы определенными показателями гидротермического режима, отвечающего "экологическому стандарту" вида, лежащему в пределах его "экологической пластичности". Для многих видов растений и животных в пределах ареала распространение ограничивается определенным почвенным режимом - известны, например, насекомые обитающие только на песках (Myrmeleo), только на солончаках (Bledius) и т.п. Но кроме того, для многих видов характерно приспособление к жизни в определенных ценозах.

Для многих беспозвоночных, в частности, для многих насекомых, ведущим фактором оказывается гидротермический режим, что для видов с широким ареалом находит выражение в поселении в разных частях ареала в таких местообитаниях, гидротермический режим которых, их микроклимат соответствует экологическому стандарту вида.

На территориях с хорошо выраженной зональностью, например, в Европейской части СССР, эта закономерность такова, что виды широко распространенные в центре ареала, где поселяются в различных условиях рельефа и почв - на севере поселяются на более прогреваемых и дренированных участках на легких почвах, на южных склонах, на буграх и т.п., а на юге ареала обитают в более влажных местах, с близким стоянием грунтовых вод, в западинах, на склонах, на тяжелых почвах. Эта закономерность, отмеченная на растениях Н.А.Димо и Б.А.Келлером (1907), а позднее названная В.В.Алехиным (1936) "правилом предварения стаций" наиболее четко и наглядно была сформулирована на основе изучения поселений саранчовых в З.Сибири Г.Я.Бей-Биенко

(1930), получившая у него название "принципа смены стаций", а в позднейших работах (1966) - правила смены местообитаний. Это правило хорошо прослеживается на многих группах почвенных беспозвоночных (Гиляров, 1939; Ghilarov, 1959,1964) и теперь широко известно. Особым случаем этой закономерности следует считать "правило смены ярусов" - переход многих беспозвоночных в сухих районах к жизни в почве, а во влажных - в надпочвенных ярусах ценозов (Гиляров, 1951). При таких "сменах местообитаний" и "сменах ярусов" вид в разных частях ареала нередко оказывается в разных ценозах, попадает в разную биотопическую обстановку, что ведет к началу его дивергентной эволюции. Но не только отдельные виды, а и целые биоценозы (а также и результат их деятельности - почвы, как это видел В.В.Докучаев,1883) подчиняются закономерной географической смене.

При широком ареале какого-либо ценоза, сохраняющего свое физиологическое единство, оказывается, что,во-первых, нередко только виды эдификаторы распространены в пределах всего ареала ценоза, а многие другие виды в тех или иных частях ареала вклиниваются или заменяются викарирующими формами. Во-вторых же и виды эдификаторы генетически и физиологически оказываются различными в разных частях ареала ценоза, как это хорошо показал К.Мак-Миллан (Mc Millan, 1959) для растений степных формаций С.Америки, а для насекомых с широким ареалом - А.С.Даниловский (1961), выявивший наследственно закрепленные различия фотопериодических реакций и вольтинности в разных частях ареала.

Исследования закономерностей зональных изменений популяций видов и целых ценозов несомненно одна из важнейших задач экологии, разработка которой сближает экологию с географией, с геоморфологией и т.д.

Заселение различных местообитаний на суше животными и растениями осуществляется неодинаково. Растения расселяются только пассивно, а для большинства наземных животных характерно не только пассивное расселение, но и активные поиски местообитаний. Животные не только попадают в благоприятные для существования условия, но и активно выбирают себе эти условия в пределах более или менее обширного жизненного пространства, что мо-

жет выражаться в различных вертикальных миграциях (например, суточные вертикальные миграции с поверхности почвы на растения и обратно у саранчовых), в горизонтальных миграциях (например, с открытых мест под полог деревьев и кустарников у многих видов полужесткокрылых и листоедов) и т.д.

Способность к выбору конкретного местообитания в каждый данный период времени позволяет животным, сохраняя часто довольно узкий общий экологический стандарт в отношении важнейших факторов среды, в частности к условиям температуры и влажности, заселять разнообразные биотопы, а в пределах биотопов - различные их синузии и ярусы.

Для многих животных характерна способность не только находить для себя благоприятную непосредственную среду на фоне общих неблагоприятных условий (например, для более влаголюбивых насекомых - уход в почву на жаркое сухое время дня или на сухой летний сезон), но и активно создавать себе благоприятную непосредственную среду (рытье нор, создание земляных колыбелек, завивание коконов у насекомых и т.п.). Поэтому для понимания экологических особенностей животных необходимо знание особенностей их поведения; экологические исследования должны дополняться этологическими.

Этология, будучи тесно связана с экологией (поведение животных определяется условиями среды, а выбор конкретных условий среды зависит от поведения) связана и с физиологическим состоянием организма (голод - насыщение, состояние эндокринной системы и т.д.).

Поэтому этология может рассматриваться не только как раздел экологии, но и как самостоятельная дисциплина, тесно с экологией связанная, частично призванная к решению тех же задач, что и экология, частично - преследующая собственные задачи. Следует отметить, что этология в нашей стране долго была в небрежении и лишь в последние годы стала развиваться и в нашей стране применительно к разным группам животных.

Л И Т Е Р А Т У Р А

Алехин В.В., 1936. Основы ботанической географии. Биомедгиз, М.-Л.

Бей-Биенко Г.Я., 1930. Тр. по защите растений, сер. I. Энтомология, I, I: 51-

Бей-Биенко Г.Я., 1966. Журн. общ. биол., 27: 5-21.

Болин Б., 1972. Биосфера п/р М.С.Гилярова, изд. "Мир", М., стр. 91-104.

Вернадский В.И., 1926. Биосфера, очерки первый и второй. Научно-технич. изд., Л.

Викторов Г.А., 1964. Проблемы динамики численности вида на примере вредной черепашки. Изд. "Наука", М.

Воронцов А.И., Иерусалимов Е.Н,, Мозолевская Е.Г., 1967. Журн. общ. биол., 28: 172-187.

Гиляров М.С., 1939. Почвоведение, 3: 3-17.

Гиляров М.С., 1945. Журн. общ. биол., 6: 26-36.

Гиляров М.С., 1951 а. Доклады Акад. наук СССР, 79: 669--671.

Гиляров М.С., 1951 б. Успехи совр. биол., 31: 346-351.

Гиляров М.С., 1973. Экология, 3:109-111.

Данилевский А.С., 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Изд. ЛГУ, Л.

Диви З., 1972. Биосфера п/ред. М.С.Гилярова, изд. "Мир", М., стр. 120-139.

Димо Н.А. и Келлер Б.А., 1955. В кн. Н.А.Димо: "Наблюдения и исследования по фауне почв". Изд. 2-е. Гос. издат. Молдавия, Кишинев.

Докучаев В.В., 1883. Русский чернозем. Спб.

Докучаев В.В., 1899. К учению о зонах природы (в кн.: Докучаев В.В., Избр. соч., III, М.)

Кашкаров Д.Н., 1933. Среда и сообщество. Основы синэкологии, ОГИЗ, М.-Л.

Куркин К.А. и Стебаев И.В., 1959. Бюлл. Моск. о-ва исп. природы, отд. биол., 64: 51-60.

Лавренко Е.М., 1952. Тр . ботан. ин-та им. В.Л.Комарова,

сер. III. Геоботаника, вып. 8: 40-70.
Лавренко Е.М. и Юнатов А.А., 1952. Ботан. журн., 37, 2: 128-139.
Морозов Г.Ф., 1949. Учение о лесе. Изд. 7-е Гослесбумиздат, М.-Л.
Наумов Н.П., 1971. Журн. общ. биол., 32: 651-666.
Пачоский И., 1917. Описание растительности Херсонской губернии. П. Степи. Херсон.
Северцов А.Н., 1932. Главные направления эволюционного процесса, Биомедгиз, М.
Северцов С.А., 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. Изд. АН СССР, М.-Л.
Средообразующая деятельность животных. 1970. Тезисы докл. совещания Моск. общ. испыт. прир. М.
Стебаев И.В., 1968. Зоол. журн., 47: 661-675.
Сукачев В.Н., 1947. Основы теории биогеоценологии. В кн.: "Юбилейный сборник, посвященный 30-летию Великой Октябрьской Социалистической революции". Изд. АН СССР, М.
Тихомиров Б.А., 1959. Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры. Изд-во АН СССР, М.-Л.
Формозов А.Н. и Воронов А.Г., 1939. Ученые записки Моск. Гос. Университета, вып. 20, Зоология.
Ушаков Б.П., 1961. О некоторых спорных вопросах цитоэкологии, 3, 4: 455-466.
Ушаков Б.П., 1963. "Проблемы цитоэкологии животных", Изд. АН СССР, М.-Л.
Шаров А.Г., 1935. Зоол. журн., 32: 594-607.
Щеголев В.Н., Знаменский А.В., Бей-Биенко Г.Я., 1937. Насекомые, вредящие полевым культурам. СХГИЗ, М.-Л.
Якушев М.Р., 1941. Почвоведение, 5: 81-92.

Andrewartha H.G. and L.C.Birch, 1954. The distribution and abundance of Animals. Chicago,Illinois,University Press.

Arnoldi K.V. und M.S.Ghilarov, 1963. Pedobiologia, 2, 183 - 222.

Cancela da Fonseca J.P., 1967. In: K.Petrusewisz (ed.). Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems, II, 631 - 648. Warszawa - Krakow.

Franklin R.T., 1970. In: D.E.Reichle (ed.). Analysis of Temperate Forest Ecosystems. Springer Verlag, Berl.,Heidelberg, N.Y., 86 - 99.

Franz H. 1954. Angew.Pflanzensociologie (Klagenfurt), Festschrift Aichinger, I, 255 - 273.

Funke W., 1971. In: H.Ellenberg (ed.) Ecological Studies, Analysis and Synthesis. Springer-Verl.,2, 81 - 93.

Ghilarov M.S., 1959. Verhandl.IV. Intern. Pflanzenschutzkongr., Hamburg, 1957,I, 831 - 836.

Grassé P.P. (ed.), 1968. L'effet de groups chez les animaux, Colloques Lnternationaux du C.N.R.S.,N 173,Paris.

Haeckel E.,1870. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss.,5, 353 - 370.

Jermy T., 1958. Acta Zool.Acad.Sci.Hungaricae, 4, 1/2, 135 - 155.

McMillan G., 1959. Ecol.Monogr.,29, 285 - 308.

Petrusewicz K. and A.Macfadyen, 1970. Productivity of terrestrial animals. IBP Handbook N 13. Blackwell Sci.Publ.,Oxford a Edinburgh.

Rafes P.M. 1967. In: K.Petrusewicz (ed.) Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems, Warszawa,-Krakow,2, 589 - 611.

Rubtzov I.A. 1935. Bull. Entomol. Res.,25, 339 - 348.

Schwenke W., 1953. Bericht 7. Wanderwers.Dtsch.Entomologen, Berlin, 62 - 80.

Tischler W. 1956. Synökologie der Landtiere. Stuttgart, G.

Fischer Verl.
Uvarov B.P.,I92I. Bull. Entom. Res.,I2, I35 - I63.
Varley G.C.,I967a. In: K.Petrusewicz, Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems, Warszawa - Krakow, II, 773 - 778.
Varley G.C., I967b. Ibid. 773 - 778 .

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ

С.С.Шварц

(Институт экологии растений и животных,
г.Свердловск)

1. Согласно традиционным представлениям, обоснованным трудами Лэка, Ориенса и др. исследователей, содержание эволюционной экологии сводится к изучению возникновения и развития экологических адаптаций, к исследованию эволюционной обусловленности экологической специфики отдельных видов и внутривидовых форм. Это направление исследований имеет большое практическое и теоретическое значение.

В частности, в настоящее время представляется особенно важным определение истинного масштаба изменений свойств животных в природных условиях под непосредственным влиянием среды обитания. В качестве иллюстрации достаточно указать, что вызванное изменением кормового рациона или температуры изменение скорости роста в разные периоды развития животного ведет к кардинальным изменениям пропорций его тела и конституциональных особенностей, изменяющих отношение животных к среде обитания со всеми вытекающими отсюда эволюционными следствиями. Нарушение нормального кормового режима беременных и лактирующих самок, а также молодняка на ранних стадиях развития, которые не ведут к видимым морфофизиологическим изменениям (скрытое недоедание) имеют следствием необратимое снижение веса головного мозга, уменьшение размеров его клеток, снижение индекса протеин/ДНК, общее снижение содержания ДНК, изменение содержания протеинов и числа клеток в разных отделах мозга, изменение активности ферментов, ответственных за инкорпорирование сульфатидов в мозге, скопление абсолютного и относительного содержания глюкозы в тканях мозга и т.п. До тех пор, пока экология не научится фиксировать и оценивать непосредственное влияние среды на организм животных в их естественной среде обитания с не-

обходимой точностью, истинные причины преобразования популяций не могут быть вскрыты с нужной для теории и практики достоверностью.

На наш взгляд решение задачи должно идти двумя путями: 1) сравнительное биохимическое и морфофизиологическое изучение экологически различных форм вида, проведенное в лабораторных условиях на уровне, соответствующем современному уровню специальных дисциплин и 2) углубление метода морфофизиологических индикаторов, позволяющее оценивать реакцию животных на изменение природной среды с большей разносторонностью, чем это сделано до сих пор.

Исследования, проведенные в указанном плане позволяют в полной мере оценить биологическое своеобразие форм, возникших в процессе приспособления к разным условиям среды и оценить возможный диапазон их генетической и фенотипической изменчивости. По понятным причинам накопление подобных данных имеет решающее значение в развитии эволюционной теории.

2. Второе направление эволюционной экологии, кажущееся мне наиболее важным и перспективным, заключается в изучении экологических механизмов эволюционного процесса.

Исходные положения, на которых основываются развиваемые нами представления об экологических механизмах эволюционного процесса сводится к следующему.

Начальный этап эволюционного процесса заключается в необратимом приспособительном преобразовании популяций.

Популяция есть форма существования вида, обладающая всеми необходимыми условиями для самостоятельного существования и развития в течение неограниченно длительного промежутка времени и способная приспособительно реагировать на изменения внешней среды. Способность к неограниченно длительному самостоятельному существованию - основное свойство популяции; оно определяет генетическую и морфофизиологическую специфику любой популяции вида. Группа смежных популяций образует географическую форму, характеризующуюся общими морфофизиологическими и экологическими особенностями. Подвид - это географическая форма, обладающая необратимыми морфофизиологическими особенностями, определяющими специфику реакции на изменение среды. Специ-

фика подвида заключается в своеобразии его эволюционной судьбы.

Способность популяции поддерживать свою численность в состоянии динамического равновесия, несмотря на изменение внешней среды, определяется приспособительными гомеостатическими реакциями отдельных особей, динамикой экологической структуры популяции и изменением ее генетического состава. Колебания качества популяции - столь же характерный ее атрибут, что и колебание численности. Обратимые изменения генетического состава популяции - закономерное явление; оно не является микроэволюционным процессом и должно рассматриваться как одно из проявлений популяционного гомеостаза - гомеостатическое преобразование генетического состава популяций.

Морфофизиологическое своеобразие популяций проявляется в любых признаках и свойствах животных. Любая популяция вида - морфофизиологически специфична. Генетическая природа различий между популяциями различна (фенотипические различия, моногенная и полигенная детерминация), но в большинстве случаев различия между популяциями определяются комплексом генетических механизмов.

В отличие от гомеостатических изменений генетической структуры популяций, начальные стадии микроэволюционного процесса характеризуются необратимым преобразованием популяций.

Необратимость внутривидовых преобразований определяется в конечном итоге не морфофизиологическими и генетическими особенностями популяций (степень морфофизиологических различий, степень генетической дифференциации), а их особенностями экологическими, изменением нормы реакции на изменение внешней среды. На этой основе развиваются своеобразные морфо-генетические реакции животных, делающие возврат к исходной форме не только практически, но и теоретически невозможным (необратимость микроэволюционных преобразований). Подвиды - это географические формы, в которых материализуется микроэволюционный процесс.

В настоящее время генетическое своеобразие любой популяции вида доказано строгими иммунологическими исследованиями. Показано также, что под влиянием стабилизирующего отбора раз-

витие генетически не тождественных популяций в сходной среде обитания ведет к нарастанию генетических различий, которые в определенных условиях могут привести к появлению видов - двойников (Шварц, 1972).

Непременное условие поддержания жизнеспособности популяции в изменяющихся условиях среды - высокая степень ее генетической разнородности.

Поддержание генетической разнородности популяций обеспечивается экологическими механизмами (различный образ жизни разных внутрипопуляционных групп животных, строгие закономерности формирования пар, разная скорость полового созревания самцов и самок, разное соотношение полов в разных возрастных группах животных и др.).

Общие принципы действия экологических механизмов поддержания генетической разнородности популяций: развиваясь в разных условиях существования, внутрипопуляционные группы животных подвергаются различным силам отбора; их генетическая структура неизбежно становится различной; при совмещении в единой популяции генетически различных групп животных общий генофонд популяции обогащается и непрерывно поддерживается на высоком уровне разнородности. Необратимое обеднение генофонда популяции с нормальной экологической структурой мало вероятно.

Случайное (не контролируемое естественным отбором в различных его формах) обеднение генофонда популяции возможно только в так называемых "эволюционных ловушках", при изоляции небольшой группы животных - основателей новой популяции - в условиях обедненных (упрощенных) биоценозов и ведет к эволюционным тупикам.

При резком снижении численности (возможное обеднение генофонда, гомозиготизация популяции) экологические механизмы поддержания генетической разнородности популяции работают с особой эффективностью (популяция восстанавливается за счет размножения животных, прошедших свое развитие в резко различных условиях среды).

Специальные исследования, проведенные в последние годы (Шварц, Пястолова, 1970,1971,1972) показали, что выделяемые во внешнюю среду продукты жизнедеятельности животных ("мета-

болиты") работают в качестве сигналов, регулирующих скорость их роста, развития и размножения. Специфичность метаболических сигналов (их химическая природа для ряда форм определена) приводит к тому, что при изменении среды, вызывающем снижение численности популяции, обеспечивается максимальная генетическая гетерогенность оставшихся в живых животных. Изучение экологических механизмов поддержания генетической разнородности популяции - важнейшая задача эволюционной экологии.

3. Основа микроэволюционного процесса - необратимое преобразование генетической структуры популяций. Наряду с естественным отбором, важнейшей движущей силой эволюции являются экологические механизмы преобразования генетической структуры популяций.

Общий принцип действия экологических механизмов преобразования генетической структуры популяций: изменение экологической структуры популяции с неизбежностью закона влечет за собой изменение ее генетического состава. Эта важнейшая закономерность является следствием различной генетической структуры любых внутрипопуляционных групп животных.

Так как своеобразие генетической структуры внутрипопуляционных групп животных определяется естественным отбором, то и экологические механизмы преобразования генетической структуры популяций можно рассматривать как своеобразную опосредованную экологической структурой популяций, форму естественного отбора. Однако принципы действия разных форм естественного отбора резко различны. Поэтому выделение экологических механизмов преобразования генетической структуры популяции в качестве самостоятельного фактора эволюции оправдано и по существу, и с терминологической точки зрения.

Экологические механизмы эволюционного процесса проявляются в трех важнейших формах, основанных на изменении возрастной структуры популяции (возрастной отбор), изменении численности (неизбирательная элиминация) и изменение пространственной структуры популяций.

Под возрастным отбором понимается резкое изменение возрастной структуры популяции, происходящее при изменении условий среды. В результате возрастного отбора общая генетическая структура популяции резко изменяется, происходит быстрая моби-

лизация резервов генетической изменчивости популяции, служащая предпосылкой для дальнейших направленных преобразований популяции под действием естественного отбора. Скорость эволюционных преобразований, происходящих под влиянием возрастного отбора, многократно превосходит максимальную скорость микроэволюции под влиянием естественного отбора. Во многих случаях возрастной отбор успешно работает в условиях, когда обычная форма естественного отбора бессильна. Изменение условий среды, снижающее давление естественного отбора, может привести к особо эффективному действию возрастного отбора и быстрым эволюционным преобразованиям. Это объясняет многие парадоксальные случаи быстрой эволюции.

Резкие изменения численности - важнейший фактор преобразования популяций. В противоположность почти общепризнанным представлениям, неизбирательная элиминация, как правило, оказывает на экологическую структуру популяции строго избирательное действие, преобразует ее в определенных направлениях, соответствующих общим изменениям условий среды.

Направленное действие неизбирательной элиминации определяется резкими экологическими различиями между разными возрастными группами животных и животными разных микропопуляций, с одной стороны, и сезонностью действия факторов элиминации - с другой (неизбирательная элиминация действует на фоне определенной возрастной структуры). Это делает изменение экологической структуры популяции при резком снижении численности неизбежным. Соответственно изменяется и генетический состав популяции. Неизбирательная элиминация, подобно возрастному отбору, содействует быстрой мобилизации генетических резервов популяции и, как правило, является сильнейшим фактором ее приспособительной эволюции.

Резкое снижение численности популяции в результате неизбирательной элиминации может дать начало случайному (неприспособительному) направлению эволюции лишь в крайне обедненных биоценозах (ослабление борьбы за существование). Преобразование популяций в этих условиях служит удобной естественной моделью эволюционного процесса, но магистральный путь эволюции определяется иными механизмами.

Динамика пространственной структуры популяции (или группы смежных популяций) - один из важнейших механизмов приспособления вида к изменяющимся условиям среды. Сложная пространственная структура страхует популяцию от случайного обеднения ее генофонда, и, вместе с тем, создает условия для быстрого приспособительного преобразования ее генетической структуры.

Временная изоляция структурных подразделений популяции в период депрессии численности и последующее их воссоединение в единое целое - всеобщее явление. Нередко в этот процесс вовлекаются и соседние самостоятельные популяции. В подобных случаях группы смежных популяций эволюционируют как единое целое.

Случайное нарушение генофонда временно изолированных структурных подразделений популяции, подчиняющееся законам генетико-автоматических процессов, восстанавливается при их воссоединении (обычно в период пика численности вида). Это ограничивает действие генетико-автоматических процессов, обеспечивает поддержание генофонда популяции в состоянии динамического равновесия.

Отдельные поселения вида, развивающиеся в условиях временной изоляции, подвергаются сходным (но не вполне тождественным) силам отбора. При изменении условий среды они претерпевают сходные параллельные изменения, детерминированные разными генетическими механизмами. (Экологические механизмы преобразования популяций обеспечивают их изменение за краткий период изолированного развития). Последующее воссоединение микропопуляций, обладающих сходными морфофизиологическими особенностями различной генетической природы, приводит к усилению фенотипического проявления их характерных особенностей (в случаях аддитивного действия генов) или к появлению популяций, отличающихся новыми признаками. Это, в конечном итоге, резко увеличивает эффективность действия естественного отбора. Этот механизм может обеспечить прогрессивное развитие популяции при резком снижении давления отбора или даже после прекращения его действия. Это делает понятным многие загадочные случаи развития отдельных признаков животных "за пределы полезности". Этот механизм объясняет также многие случаи усиления изменчивости в направлении отбора. Отбор сам создает условия для повышения эффек-

тивности своего действия. Совместное действие разных форм естественного отбора (в том числе и экологических механизмов преобразования популяций) обеспечивает быстрые микроэволюционные изменения. Показано, что изменения микроэволюционного масштаба могут произойти в течение жизни одного поколения животных.

Указанные положения были сформулированы мной в 1969 г. на основе анализа данных, накопленных в нашей лаборатории при изучении конкретных популяций многих видов животных. В последующие годы рядом авторов были проведены специальные наблюдения на амфибиях, моллюсках, насекомых и грызунах, которые полностью подтвердили и конкретизировали наши теоретические предположения. Это дало основания для постановки экспериментов по направленному изменению генетического состава природных популяций амфибий и моллюсков (Шварц, Ищенко, Хохуткин). Эксперименты показали, что изменение экологической структуры популяции, вызванное простейшими методическими приемами, имеет следствием направленное и предсказуемое изменение генетического состава крупных хорологических подразделений популяции. Сейчас задача состоит в том, чтобы вызвать соответствующие изменения в популяции в целом. Когда эта задача будет решена, мы будем иметь право утверждать, что метод направленного изменения генетической структуры популяций, а, следовательно, и метод управления микроэволюционным процессом разработан.

Рассматриваемый вопрос приобретает особую актуальность в силу неуклонного возрастания антропогенного влияния на развитие природы.

Воздействие человеческой деятельности на природные экологические системы заключается в изменении структуры биогеоценозов и численности отдельных видов. Различные проявления этих процессов достаточно хорошо изучены, по крайней мере на феноменологическом уровне. Однако до сих пор почти не учитывалось, что изменение среды, в особенности связанное с внесением в нее химических веществ, обладающих мутагенным действием или локальное повышение фона проникающей радиации, вызывает повышение изменчивости организмов, следствием чего является возникновение форм с новыми свойствами. Этот процесс по существу не изучен,

но хорошо известное следствие применения ядохимикатов (возникновение ядостойких форм) не позволяет сомневаться в его реальности. Анализ этих явлений приводит к заключению, что эволюционное преобразование популяционных свойств животных происходит со скоростью, которую не учитывают господствующие в настоящее время эволюционные представления.

Изменение экологической структуры популяции (в том числе и изменение численности) ведет не только к генетическому дрейфу, к случайному изменению частоты встречаемости разных генотипов, но и к направленному преобразованию генетического состава популяции (экологические механизмы эволюционного процесса). Всестороннее изучение этих закономерностей создает предпосылки к разработке теории управления качественным составом популяции, что,по понятным причинам, будет означать принциальный прогресс не только в природопользовании, но и в ряде производств, оказывающих на состояние природной среды особо сильное воздействие. Можно полагать, что изучение экологических механизмов эволюционного процесса, исследование взаимосвязи между экологической и генетической структурой популяции животных явится новым и интенсивно развивающимся разделом эволюционной экологии, итогом которой явится создание развернутой теории управления не только количественным, но и качественным составом популяций, а в обозримый период времени (1980-1990) к разработке конкретных методов направленного изменения экологической и генетической структуры природных популяций важнейших видов.

Литература

БЛАГОВЕЩЕНСКИЙ А.В. Биохимические факторы естественного отбора у растений. - Ж.общ.биол., I945, т.6, № 4.

ГИЛЯРОВ М.С. Вид, популяция и биоценоз. - Зоол.ж., I954, т.33, № 4.

ДУБИНИН Н.П. и ТИНЯКОВ Г.Г. Климат и распространение инверсий по ареалу вида (*Drosophila funebris*).- Докл. АН СССР, I947, т.56, № 9.

КАЛАБУХОВ Н.И. Сохранение энергетического баланса организма как основа адаптации. - Ж.общ.биол., I946, т.7, № 6.

КАЛАБУХОВ Н.И. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Харьков, I950. (Харьковский ун-т).

МАШКОВЦЕВ А.А. Влияние горного климата на конституцию млекопитающих. - Тр.лабор.эволюционной морфологии АН СССР, I935, т.2, № 3.

НАУМОВ Н.П. Пространственные особенности и механизм динамики численности наземных позвоночных. - Современные проблемы изучения динамики численности популяций животных. М., Изд-во АН СССР, I964.

НАУМОВ С.П. Эколого-географическая дифференцировка населения промысловых видов млекопитающих Якутии. - Бюлл.МОИП, отд.биол., I966, т.7I, вып.6.

НИКОЛЬСКИЙ Г.В., ПИКУЛЕВА В.А. О приспособительном значении амплитуды изменчивости видовых признаков и свойств организмов. - Зоол.ж., I958, т.37, вып.7.

ПАВЛОВ Б.К. и СМЫШЛЯЕВ М.И. Промысел белки и изменение структуры популяции. - Материалы Всесоюзного научно-производственного совещания по белке. Киров, Изд-во Центросоюз, I967.

СЕВЕРЦОВ С.А. Динамика населения и приспособительная эволюция. Изд-во АН СССР. М-Л.. I94I.

ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ Н.В. О полиморфизме.- Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция. Тезисы докладов Совещания по внутривидовой изменчивости и микроэволюции. Свердловск., I964.

УШАКОВ Б.П. Теплоустойчивость соматической мускулатуры земноводных в связи с условиями существования вида. - Зоол.ж., I955, т.34, № 3.

ШАПОШНИКОВ Г.Х. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида. - Энтомол.обозрен. 1966, т.45, № 1.

ШВАРЦ С.С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных. Тр.ин-та биологии УФАН СССР, 1959, № 11.

ШВАРЦ С.С. Возрастная структура популяций животных и проблемы микроэволюции (теоретический анализ проблемы). - Зоол.ж., 1965, т.44, № 10.

ШВАРЦ С.С. Эволюционная экология животных. Изд-во РИСС УФАН СССР, Свердловск, 1969.

КИРПИЧНИКОВ В.С. Биохимический полиморфизм и проблема так называемой недарвиновской эволюции. - Успехи соврем.биол., 1972, т.74, 2, 231 - 246.

KING C.E., ANDERSON W.W. Age-specific selection. II. The interaction between r and K during growth. - Amer. Naturalist, 1971, 105, 942, 137-156.

LACK D. Evolutionary ecology. - J.Appl.Ecol., 1965, v.2, n 2.

LERNER I.M. Ecological genetics (Synthesis). - Genet. Today, v.2, Pergamon Press, 1965.

ORIANS G. Natural selection and ecological theory. - Amer. Naturalist. 1962, v.96, n.890.

PETRUSEWICZ K. Teoria evolucji Darwina jest teoria ecologica na. - Ecol.polska , 1959, A 5, n. 4.

ROUGHGARDEN J. Density-dependent natural selection. - Ecology 1971, 52, 3, 453-468.

VALEN L. van. Group selection and the evolution of dispersal - Evolution, 1971, 25, 4, 591-598.

НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ ОБЩЕЙ И ЭВОЛЮЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ

Д.А.Криволуцкий

(Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н.Северцова АН СССР)

Современная экология - бурно развивающаяся область естествознания, которая, несмотря на сравнительную "молодость" является вполне сложившейся дисциплиной со своими специфическими, присущими только ей проблемами и методами исследования. Резкое возрастание площади освоенных человеком земель и районов мирового океана, прямое и косвенное воздействие хозяйственной деятельности людей на процессы, определяющие свойства биосферы, ставят перед экологией задачу более глубокого познания среды обитания человека, предвидения последствий изменений в природных процессах. Широкое развитие экологических исследований в самых разных направлениях и на разных объектах исследования делает необходимым больше внимания уделять и общим закономерностям экологии, знание которых позволит легче находить решение конкретных практических задач. До сих пор нет пока такой четко определенной области, как "общая" экология и, по-видимому, это положение - неизбежное, хотя, несомненно, временное. Дело в том, что общих, больших проблем в экологии немало и они издавна привлекают внимание, но объем знаний пока недостаточен, чтобы все эти проблемы связать воедино, рассматривать как части единой области знания. Нередко возникают такие споры терминологического характера: правильнее ли называть "общая" или "теоретическая" экология применительно к постановке общих крупных проблем? Практически же под "общей" экологией подразумевают область, в которой затрагивают решение общих проблем (понятие довольно неопределенное), а под "теоретической" часто имеют в виду "математическую" экологию. Возможно, в будущем можно будет какие-то (а может быть и все) экологические проблемы решать на основании преимущественно математических расчетов и экологи, как современные физики, разделятся на

теоретиков и экспериментаторов или полевых исследователей. Однако сейчас подобное деление представляется совершенно беспочвенным и не столько потому, что математический аппарат исследования недостаточно используется экологами, а ввиду исключительной сложности экологических явлений, зависящих от столь многих переменчивых факторов, что учесть их все и выразить в форме математических закономерностей на данном этапе развития науки зачастую невозможно. Поэтому гораздо чаще математические формулы подводятся под выявленные в поле или лаборатории эмпирические закономерности, чем служат основой научного поиска. В связи с этим и употребление термина "теоретическая" экология представляется пока что преждевременным.

Какие же общие вопросы приходилось решать экологам? Не затрагивая глубоко историю вопроса, отметим, что в работах таких выдающихся биологов как Бюффон, Кювье, Ламарк и, особенно, Ч.Дарвин экологические данные широко привлекались для решения общебиологических вопросов. Выдающееся значение имели и работы В.И.Вернадского, исследования которого вызвали к жизни целое направление в биологии - биогеохимию, а также способствовали быстрому распространению количественных методов и подходов во многих областях полевой экологии. Экологам, не в меньшей степени чем генетикам, принадлежит заслуга разработки представлений о популяции как элементарной эволюирующей единице, которые были заложены в СССР С.С.Четвериковым, успешно развиты Н.В.Тимофеевым-Ресовским, Н.П.Наумовым, С.С.Шварцем и другими. И сейчас изучение микроэволюционных процессов развивается быстрыми темпами, причем возрастает значение экологических подходов.

По существу, экологическими факторами всегда объясняли и другие явления формообразования в природе, а не только микроэволюцию, особенно применительно к диким животным. Эта проблема довольно близка и к вопросу о биологическом прогрессе, на котором специально остановимся ниже. Сложность решения здесь не только в необходимости рассматривать целиком, во взаимной связи очень много отдельных явлений, но и в необходимости точной количественной оценки взаимосвязанных процессов (а это-то обычно сделать очень трудно или вообще невозможно при современном уровне знаний). Сопряженная эволюция сотен тысяч видов,

причем эволюция все убыстряющаяся по мере усложнения мира биотических отношений представляет собой не только достойный объект исследования. Знание закономерностей биологического прогресса, факторов, обеспечивающих успех видов на жизненной арене, следствий для развития экосистем из-за перестройки их структуры при вторжении новых форм, все эти данные необходимы для прогнозирования дальнейшего развития биосферы и судьбы в ней самого человека.

Экология определяет и многие другие эволюционные явления - темп эволюции и его зависимость от среды, в которой протекает жизнь организмов, возможности и пути адаптивной радиации и т.д. Все это позволило в 1930 г. С.А.Северцову ввести термин "эволюционная экология", чтобы привлечь внимание именно к экологическим факторам эволюции, особенно таким, как роль типов динамики численности в эволюции видов и причины появления и закономерности развития конгруэнтных образований. В настоящее время все большее внимание начинают уделять роли колониального, стадного или общественного образа жизни в эволюции животных.

Перечень подобных проблем можно было бы продолжать. Но и уже сказанного достаточно, чтобы признать, что без данных экологии в настоящее время немыслимо развитие теории эволюции и общебиологических представлений.

Обратимся к конкретному примеру, чтобы показать, насколько необходимы данные экологии в решении такого вопроса, как прогресс органического мира.

Проблема прогрессивного развития, соотношение и критерии "высших" и "низших" форм издавна привлекает внимание исследователей. Редко кому из эволюционистов удается обойти затронутый вопрос, при решении которого высказано немало взаимодополняющих, а часто и противоречивых гипотез.

До сих пор продолжаются споры о том, какой же точный смысл вкладывать в понятие "прогресс" по отношению к развитию органического мира, можно ли вообще говорить о прогрессе, применительно к биотическим отношениям. Хотя до настоящего времени здесь не высказано ни одной точки зрения, не встретившей бы возражений, биологи сходятся на том, что следствием прогрес-

сивного развития является успех эволюционирующего организма на жизненной арене, его экологическая экспансия.

На этот признак прогрессивного развития вполне определенно указывал Ч.Дарвин, а А.Н.Северцов, как известно, предложил различать прогресс морфо-физиологический и биологический. В то же время "биологическая", а точнее экологическая сторона проблемы прогресса в органическом мире привлекала мало внимания и, если не считать работ С.А.Северцова (1930-1942), в нашей стране было сделано немного.

Рассмотрим некоторые показатели, характеризующие положение организмов в природе, которые можно использовать при решении вопроса об успехе организма в борьбе за существование.

В первую очередь, речь здесь должна идти о численности представителей разных видов и иных таксономических групп. Очевидно, организмы разного размера имеют разную численность на единицу площади территории или акватории и их сравнение должно проводиться с привлечением иных показателей. В отношении наземных животных установлено, что представители разных размерных групп, отличающиеся на порядок величин, довольно близки по биомассе каждой размерной группы в целом. Показатели же биомассы, а также и численности, в сильнейшей степени зависят от положения организма в цепи питания. Например, в южной тайге средняя биомасса растительности равна 250 ц/га, микроорганизмов - 5-10 ц/га, почвенных животных - 1-2 ц/га, напочвенных беспозвоночных (преимущественно муравьев) - 0,5-1 ц/га, а птиц и млекопитающих - 0,1 ц/га (везде имеется в виду сухой вес). Очевидно, только лишь по показателям численности и биомассы нельзя судить о степени совершенства организмов. Г.Ферстер (1965) высказал предположение, что более высоко организованные существа можно характеризовать по количеству клеток, относящихся к организмам одного вида. В его статье приведены таблицы, в которых фигурировали количественные данные, но фактические данные таблиц взяты совершенно произвольно, без анализа каких-либо реальных величин. Очевидно, какие бы единицы ни брать, почвенные простейшие здесь (а их видовое разнообразие невелико) всегда будут впереди человека, поскольку их численность достигает 20 000 000 000 особей на 1 $м^2$.

Не всегда легко утверждать наличие прогресса в развитии организмов и по некоторым другим показателям биогеоценологии. Климатические и ценотические изменения приводят порой к таким явлениям, как широкое распространение хвойных, пришедших на смену более совершенным, по морфологическим показателям, покрытосемянным в послеледниковое время или распространение в бореальных областях таких относительно просто организованных растений, как мхи, которые никогда раньше не играли заметной роли в растительном покрове. При этом примитивные организмы далеко не всегда удерживаются в борьбе за существование, переходя к обитанию в экстремальных условиях (как артемия в гипергалинных водоемах, синезеленые водоросли на такырах пустынь и т.п.), но нередко успешно существуют и в условиях интенсивного биологического круговорота веществ, а также большой напряженности биотических отношений.

Подобные организмы добиваются повышения своей конкурентоспособности с помощью таких экологических приспособлений, как укорачивание периода индивидуального развития, живорождения, заботы о потомстве, приобретая способность впадать в спячку, пассивному расселению и т.п.

Необходимо также принимать во внимание закономерности движения численности организмов, а также эволюционного преобразования типов флуктуации численности. В общей форме высказаны предположения, что для прогрессивных групп характерна высокая стабильная численность, а неустойчивый тип динамики населения с резкими подъёмами и спадами свидетельствует о меньшей приспособленности. Вероятно, с таким утверждением можно согласиться, но конкретное рассмотрение показывает, что в условиях постоянной среды (например, во влажных тропиках) стабильный тип динамики численности характерен даже для мышевидных грызунов, а в условиях крайне суровых, например, в Арктике по всей видимости, ни один вид теплокровных не отличается стабильностью движения численности населения. Есть и другие осложнения. Виды с неустойчивым характером уровня численности относительно легче восстанавливают ареал после неблагоприятных лет, у них больше возможностей создать очаговые поселения в оторванных от основного ареала районах.

Динамика численности отражает механику естественного отбора, поскольку величина плодовитости вырабатывается в результате отбора на наиболее эффективную плодовитость, а продолжительность жизни зависит от степени сопротивляемости организма и неблагоприятным воздействиям, месте его в цепи питания, способа переживания неблагоприятных сезонов и т.п.

Интересно отметить, что характер движения численности населения издавна привлекал внимание эволюционистов и еще в середине прошлого века А.де-Кандоль (1855), а затем Негели пришли к заключению, что увеличение плодовитости и продолжительности жизни - важнейшие средства для успеха в борьбе за существование. В тот же период сложилось убеждение о строгом соответствии плодовитости со средней нормой гибели (Spencer, 1852; Северцов, 1855), причем это наблюдение затем широко использовалось в социологических спекуляциях. Позднее Р.Чэпман (1928) предложил понятие "биотического потенциала" для количественного выражения степени приспособленности организмов, их способности противостоять неблагоприятным воздействиям среды, а С.А.Северцов (1930) - "видовые константы размножения". В последующем С.А.Северцов (1937, 1941, 1942), а затем Н.П.Наумов (1948) предприняли попытки выделить разные "типы движения населения" у млекопитающих; более схематично - стабильный и неустойчивый - типы динамики численности были выделены для микроорганизмов С.Н.Виноградским (1927). Зоологам издавна известна тесная корреляция динамики населения трофически связанных видов (классические примеры белки и куницы, рыси и зайцев, совы и полевок), причем механизм флуктаций в какой-то мере можно выявить и в экспериментах. В регуляции численности большое значение имеют также внутривидовые механизмы. Все эти обстоятельства приводят к заключению, что тип регуляции численности, уровень, на котором она осуществляется, представляет собой продукт эволюции вида и зависит от его места в биогеоценозе. Иначе говоря, уровень численности и тип ее изменения могут столь же четко характеризовать каждый вид животного, как и его морфологические или генетические особенности. В процессе эволюции у организмов вырабатывалась способность к совместному существованию с другими видами, возможность жить не подрывая запа-

сов пищи (в цепях растения - животные, хищник - жертва, хозяин - паразит и т.п.), т.к. отсутствие регуляторных механизмов с неизбежностью приводит к гибели вида, исчерпавшего пищевые ресурсы среды обитания. Все эти обстоятельства необходимо учитывать и при оценке уровня прогрессивного развития вида. По всей видимости, исследования динамики численности позволят выявить немало интересных аспектов для понимания общей картины эволюции, тем более что важные обобщения о связи экологии (в том числе и характера динамики численности), темпов и формы приспособительных изменений, а также форм естественного отбора уже были сделаны И.И.Шмальгаузеном (1939,1946).

К критериям экологического прогресса может быть приложимо понятие об эффективности использования энергии разными группами организмов. В этом отношении, интересные взгляды об эффективности цепей питания и экологической эффективности высказаны Слободкиным, Линдеманом и другими, но собранных к настоящему времени фактов пока что недостаточно для обоснованных выводов и сравнений. Более того, сравнение степени приспособленности организмов, находящихся на разных трофических уровнях, едва ли будет убедительным даже при использовании критериев энергии, энтропии или информации, поскольку приспособление к среде, пути адаптивной эволюции складывались у этих видов под влиянием, зачастую, совершенно разных факторов и их экологические ниши несравнимы в качественном отношении.

Как известно, еще с работ Ч.Дарвина распространилось убеждение, что успех вида на жизненной арене сопровождается расширением ареала. Против этого взгляда нечего возразить, если оперировать только низшими таксономическими категориями (вида, рода) и небольшими отрезками геологического времени. В то же время, известная зависимость широты ареала от "возраста" таксона, истории расселения вида и многих иных причин заставляют относиться к критерию широты ареала - как свидетельству степени биологического прогресса, со значительной долей скептицизма.

Наконец, одним из важнейших аспектов рассматриваемой проблемы является интенсивность формообразования в разных филогенетических и экологических группах. Общеизвестно утверждение

о том, что большее видовое разнообразие является одним из свидетельств прогрессивного развития группы. Это заключение безусловно справедливо только при сравнении близких в системе организмов. При сравнении неродственных форм приходится учитывать особенности, зависящие от экологии этих групп, продолжительность генераций, скорость мутирования, фенотипическую изменчивость, структуру генотипа, размер популяции, тип размножения. По всей видимости, первым на неравномерность темпов формообразования в разных группах организмов обратили внимание П.С.Паллас (1780), писавший, что "некоторые очень многочисленные виды распространяются не производят разновидностей, тогда как другие, менее многочисленные изменяются значительно", а также Бюффон (1766), доказывавший, что "крупные виды настолько же постоянны, насколько мелкие изменчивы" (цит. по И.И.Мечникову, 1876).

В настоящее время вопросу о темпах формообразования и причинам неравномерности в скорости образования новых таксонов в разных группах организмов посвящена целая литература и он достаточно подробно рассмотрен в сводных работах (Huxley, 1942; Simpson, 1944; Майр, 1944,1963; Шмальгаузен, 1946).

Экологическое объяснение и специфику решения может иметь близкая только по рассмотренной проблема соотношения микро- и макроэволюции. Трудно согласиться с утверждениями об отсутствии существенных различий в эволюции низших и высших таксономических категорий, т.к. важнейшие стороны микроэволюции, действующие на уровне подвидов и популяций - возникновение изоляции и генетической несовместимости разделившихся групп особей, а макроэволюции - ортогенетические тенденции развития и биоценотические отношения организмов на уровне семейств и отрядов, очень часто эволюирующих как обособленные "жизненные формы".

Таким образом, очень многие вопросы, имеющие непосредственное отношение к проблеме прогресса в развитии живой природы, должны рассматриваться с экологических позиций. Экологические особенности могут дать видам животных такие же важные преимущества в борьбе за существование, как и морфо-физиологические приспособления, как увеличение скорости движения, повышение усвояемости пищи, большая острота зрения, слуха и т.п.

и без их учета нельзя делать обоснованные заключения. Экологические подходы к решению проблемы прогрессивного развития далеко не исчерпаны затронутыми в настоящем сообщении, но приведенных примеров, мне кажется, достаточно чтобы обратить внимание на необходимость большего внимания к данным экологии при обсуждении эволюционных вопросов.

В заключение коснемся вопроса об экогенезе живой природы. Сам этот термин предложен и горячо пропагандируется Л.Ш.Давиташвили (1971), который под ним понимает исторический процесс развития экологических отношений между органическими формами, с одной стороны, и средой, с другой. В геологическом прошлом структура животного населения, экологические связи между организмами, несомненно, являлись ведущим фактором прогрессивной эволюции. Но не всегда отдают отчет, что этот процесс в полной мере продолжается и ныне. Только сейчас решающим фактором в отношениях между организмами (во всяком случае, на суше) стал человек. В последние годы исследования, проводимые во всем мире по проблемам Международной биологической программы, а затем и программы "Человек и биосфера" обратили внимание общественности на колоссальные изменения, которые вызывает в биосфере человек своей хозяйственной деятельностью. Химизация, распашка земель, промышленное производство и его отходы сильнейшим образом изменяют лик Земли. Но даже не это главное. Человек уже несколько тысячелетий назад стал доминирующим видом среди животных, давно не имеющим (как вид) врагов. Поэтому человек в течение долгого периода времени является ведущим фактором в эволюции наземных животных, особенно позвоночных. В большинстве стран на смену охоте пришло звероводство и численность крупных диких позвоночных поддерживается на уровне, определяемом человеком. Человек управляет формообразованием культурных растений и животных, решает где и в каком количестве эти виды будут жить.

В обозримом будущем вмешательство человека в жизнь биосферы неизмеримо возрастет, особенно, когда будут введены новые эффективные источники энергии и количество вырабатываемой человеком энергии сравнится с поступающей от Солнца.

Как и предвидел В.И.Вернадский, биосфера - сфера влияния жизни на Земле, все более превращается в ноосферу - сферу влия-

ния человека и законов человеческого общества.

Экологические связи в нашем постоянно меняющемся мире все более формируются человеком или под его влиянием, а культурный ландшафт, среда созданная и поддерживаемая производственной деятельностью людей, является новым, своеобразным образованием. Эта специфическая экологическая среда представляет большие возможности для массового расселения одних видов (в том числе и вредных для человека) и низводит многие другие до положения лишь обитателей зоопарков и искусственно сохраняемых резерватов.

Интересная область науки, названная Ч.Элтоном "экологией нашествий", будет, несомненно, быстро развиваться, поскольку радикальные перестройки растительного покрова и животного населения, осуществляемые человеком, создают предпосылки резкого изменения ареалов и экологических потребностей для многих видов.

Все это ставит на повестку дня четкое оформление в самостоятельную область такого направления как экология человека. К сожалению, под экологией человека довольно часто неправильно понимают область изучения физиологических особенностей человека в разных природных условиях, хотя влияние природных факторов на организм людей полностью относится к медицине или медицинской географии. Необходимо отметить, что специально экологических задач или подходов в такой "экологии" нет совершенно.

Таким образом, экологи призваны решить немало общебиологических проблем. Отечественная общая и эволюционная экология стоит на прочном фундаменте исследований многих замечательных ученых. Нам есть чем гордится, есть и над чем работать. Тем более, что роль эколога в изучении биологических явлений, в системе биологических наук постоянно возрастает.

"Среда", взаимодействие с которой животных и растений является объектом работы эколога, давно уже в значительной мере изменяется и переделывается человеком. Эта перестройка не всегда умышленна и продумана, но в настоящее время ее уже можно предвидеть и количественно оценить.

Поэтому задачей экологии, которую Э.Геккель в 1869 г. сформулировал как изучение "отношений животного к окружающей его органической и неорганической среде..." должно стать и изучение отношений животных и растений к человеку, к тому миру, который человек все более активно переделывает в своих интересах и экологические отношения в котором определяются человеком.

Литература

Виноградский С.Н. 1925 Цит. по книге Burges A.,Raw I.F. (eds) "Soil biology". Acad.Press, London-New York,1966

Давиташвили Л.Ш. 1971 Эволюция условий накопления горючих ископаемых в связи с эволюцией развитием органического мира. Из-во "Наука", М.,: 3-296

Мечников И.И.1876 Очерки вопроса о происхождении видов. В изд. "И.И.Мечников. О дарвинизме." Из-во АН СССР, М-Л,: 3-213

Наумов Н.П.1948 Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. Из-во АН СССР, М-Л, : 3-204

Северцов Н.А. 1855 Периодические явления из жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии по наблюдениям в 1844-1853 гг. Москва.

Северцов С.А.1930 О взаимоотношении между продолжительностью жизни и плодовитостью различных видов млекопитающих. Изв. АН СССР, сер.8, № 9,: 931-950

Северцов С.А. 1937 Дарвинизм и экология. Зоол.ж. т.16,в.4, : 591-613

Северцов С.А. 1941 Динамика населения и приспособительная эволюция животных. Из-во АН СССР, М-Л, :3-316

Ферстер Г. 1965 Био-логика. В изд. "Проблемы бионики", Из-во "Мир", М, : 7-23

Шмальгаузен И.И. 1939 Пути и закономерности эволюционного процесса. Из-во АН СССР, М-Л.

Шмальгаузен И.И. 1946 Факторы эволюции. Из-во АН СССР, М-Л.

Chapman R.N.1928 The quantitative analysis of environmental factors. Ecology, 9,2,: 111-123

Huxley J.S. (ed) 1944 Evolution,the modern synthesis. Clarendon Press, Oxford.

Mayr E. 1947 Ecological factors in speciation. Evolution,I,:263-
-288

Mayr E. 1963 Amimal species and evolution. Harvard Univ.Press.,
: I-797

Simpson G.G. 1944 Tempo and mode in evolution. Columbia Univ.press.,
N.Y.,:I-237

Spencer G.1852 Теория народонаселения,основанная на общем законе
плодовитости животных. Цит. по К.Каутский "Размножение
и развитие в природе и обществе". 2-ое изд. Гос.Из-во
Украины,1923,:I-179

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ ПРОБЛЕМЫ И ЗАДАЧИ

Н.П.Наумов

(Московский университет)

Под популяционной экологией обычно подразумевают исследование внутривидовой организации в ее различных аспектах - территориальном (системы популяций) и структурно-функциональном (половой, возрастной, генетической и этологической структуры популяций).

Популяционная экология опирается на другие разделы экологии и такие смежные науки, как экологическая морфология и физиология, популяционная генетика, систематика и др. Ее объектом служит "популяция", определяемая большинством экологов как форма существования вида в конкретной среде (Майр, 1968; Шварц, 1969). Однако под популяцией разные авторы подразумевают неодинаковые группировки организмов. Систематики (Майр, 1947, 1968,1971) и большинство генетиков (Дубинин, 1966) популяцией называют группировку индивидов, которая может воспроизводиться и поддерживать свое существование путем панмиксии. Такие "менделевские популяции" не могут быть очень крупными и занимать территории, исключающие панмиксию. Самые мелкие из них предложено называть "демами" (Gilmur, Gregor, 1939) или элементарными популяциями (Allee a oth., 1949; Наумов, 1968; Пантелеев, 1968 и др.). Их объединения во все более крупные группировки называют также популяциями (местными, региональными и т.п.).

В противоположность этому взгляду В.Н.Беклемишев (1962), С.С.Шварц (1969) и другие экологи считают, что названия "популяция" в этой иерархии пространственных группировок заслужи-

вает только одно звено*). Все, что лежит ниже этого звена получает название "микропопуляция".

Не следует преувеличивать расхождения в трактовке понятия "популяция", т.к. всеми признается сложная структура видового населения и иерархический принцип ее организации. Но нельзя не видеть, что это расхождение не только терминологическое, т.к. сторонниками последней концепции лишь за одним звеном в цепи внутривидовой организации признается значение самостоятельной, способной к самоорганизации и развитию единицы. Ответ на этот спорный вопрос можно найти в анализе структурно-функциональных особенностей популяций, как надорганизменных систем.

В отличие от организмов, высоко-интегрированных открытых систем с ограниченным сроком существования (конечных), где протекают процессы обмена веществами и энергией со средой, обеспечиваемые жестким подчинением частей (органов) целому (организму), популяции и биоценозы несут функции замыкания и завершающей общей регуляции потоков энергии и веществ. Именно поэтому популяциям не свойственна жесткая интеграция частей и в них отсутствует структурированная центральная система управления с дифференцированным аппаратом получения, переработки и хранения информации. Отдельные популяции, а иногда и их части входят в состав разных биоценотических комплексов, от микроценозов до региональных биомов. Надо при этом заметить, что связи между членами биоценоза имеют более тесный и облигатный характер, тогда как связи между разными популяциями одного вида слабее и не столь обязательны. Они сокращаются по мере увеличения размеров популяций.

Все же следует заметить, что вид, хотя и расчлененный иногда на множество частей, входящих в состав разных ценозов, существует как целостная система, способная не только поддерживать

*). Популяция есть форма существования вида, обладающая всеми необходимыми условиями для самостоятельного существования и развития в течение неограниченно длительного промежутка времени и способная приспособительно реагировать на изменения внешней среды. Группа смежных популяций образует географическую форму (Шварц, 1969, стр.169).

свой ареал, но и расширять его, приспосабливаясь к меняющимся условиям путем совершенствования телесной и популяционной организации, а иногда и путем дивергенции. В этой связи стоит напомнить, что жизнь на Земле развивалась не только путем образования видов, т.е. специализации, определявшей место данных организмов в цепи круговорота веществ, но и путем создания механизмов организации и регуляции этого круговорота, т.е. путем формирования популяций и биоценозов.

Чтобы правильно понять структурно-функциональные особенности видовой организации и разработать эффективную стратегию воздействия на экономически важные виды и биоценозы, полезно использовать системный подход, выявляя характерную для объекта иерархию структурной организации, т.к. этим путем легче установить свойства и роль отдельных субсистем (Watt, 1966; Margalef, 1969). Вряд ли можно сомневаться в приложимости этого принципа к анализу популяционной организации, включающей различные территориальные группировки, а в их пределах - разнородные по морфофизиологическим, генотипическим и этологическим особенностям группы особей. Такие индивидуальные и групповые различия и служат основой структурирования популяций и возникновения взаимодействующих субсистем.

С их помощью обеспечиваются основные функции популяции - организация размножения, расселения и регуляция территориального размещения особей. Однако изученность внутрипопуляционной организации остается невысокой даже для экономически важных видов. Отсутствуют общепринятые представления об ее основах, хотя предложено немало различных схем (Eisenberg, 1965; Fisler, 1969; Crook, 1970). В то же время знание структурно-функциональных свойств популяций совершенно необходимо для понимания динамики популяций, остающейся важнейшей проблемой экологии животных, и для разработки действенной стратегии управления численностью экономически важных видов. Подход к популяциям и биоценозам, как кибернетическим системам, особенно плодотворен (Уатт, 1968; Коган, Наумов и др., 1972). Хорошим примером служит выявленный Кристиеном и Дэвисом (Christian, 1963; Davis, Christian, 1964) гормональный механизм регуляции размножения и поведения животных в связи с плотностью популяции. Хорошо из-

вестные в природе явления "отказа от размножения" у северных птиц, грызунов и других животных, имеют, видимо, ту же природу.

Использование популяцией пространства регулируется образованием "этологической структуры", обусловливающей "образ жизни" вида (Calhoun, 1963; Davis, 1965; Smith, 1967; Tembrock, 1971). Несмотря на большое внимание, уделяемое экологами "социальной организации" видов, большинство проблем этой области лишь поставлено. Становится, однако, ясным, что как при так называемом "одиночном", так и при "групповом" образе жизни возникают группировки особей с разной степенью тесноты связей, отличающиеся не объемом обмена информацией, а характером общения. В первом случае он имеет непрямой характер, когда "сообщения" передаются оставлением следов и разных меток; а во втором осуществляется прямым общением.

В обоих случаях возникают территориальные группировки особей, обладающие относительной, часто временной самостоятельностью, но обязательно взаимодействующие друг с другом. Такие объединения можно рассматривать в качестве элементарных популяционных субсистем. По аналогии с элементарными геоботаническими единицами (Сукачев и Дылис, 1965) я предложил называть их парцеллярными группировками или популяционными парцеллами (Наумов, 1967, 1971). Относительно редко парцеллы идентичны парной или одиночной семье, чаще представляя более сложные объединения. Естественно, они различны у разных видов и могут менять размеры и структуру в разных местообитаниях, в разные сезоны и годы.

Главным условием возникновения парцелл ("парцелляризации" популяций), видимо, служит дифференциальная смертность самцов и самок, чаще сказывающаяся в преобладании самок, особенно в старших возрастных группах. С этим связано увеличение размеров парцеллярных группировок и усложнение их структуры, в которой возникает иерархия особей. При этом увеличиваются не только шансы успешного размножения, но возрастает организованность в использовании территории и эффективность защиты от врагов и конкурентов. Эти преимущества и объясняют широкое распространение такого типа популяционной организации у животных с различным образом жизни. Популяционные парцеллы в виде достаточно устойчивых гаремных групп известны у ластоногих и копытных, в виде прай-

дов или "стай" у крупных и мелких хищников, в виде "колониальных поселений" у ряда птиц, зайцеобразных и наземных беличьих, а также в других вариантах у мелких грызунов, летучих мышей и других животных. У гнездящихся одиночно птиц к парцеллам близки описанные Г.Н.Симкиным (1972) "акустические семьи", поддерживающие постоянную акустическую связь между входящими в их состав гнездовыми парами. Существование мелких стаек взрослых и мальков вне периода миграций указывалось для многих видов рыб. Мало изучена структурная организация популяций беспозвоночных, но и там известно скучивание и образование скоплений особей типа "клубов" планктонных организмов для ракообразных и членистоногих, для червей и моллюсков.

Образование парцеллярных группировок у оседлых животных сопровождается своеобразным разделением территории. Лишь в наиболее благоприятных местах обитания границы занятых разными парцеллами участков примыкают друг к другу. Чаще между парцеллами сохраняется "ничейная" территория, в той или иной степени занятая по разным причинам не вошедшими в парцеллы одиночными особями - неорганизованной частью популяции.

Популяционная парцелла не всегда представляет пространственную группировку. Она может менять места обитания при сезонных миграциях. Динамичность парцеллы выражается и в изменениях ее состава и, на наш взгляд, представляет ее основное свойство.

В сравнительно редких случаях парцелла может приобрести значение элементарной популяции, которая в этом случае будет состоять из единственной парцеллы. Таковы, например, элементарные популяции рыб в трактовке Н.В.Лебедева (1967). Близки к ним видимо, популяции взрослой фазы многих насекомых, например, кулиги саранчовых до образования ими крупных стай, а также скопление бентических моллюсков, иглокожих, червей. Надо заметить, что в большинстве групп животных мало известны эти низшие структурные единицы в популяциях и совсем слабо изучены эколого-физиологические и этологические механизмы их образования, поддержания и динамики. В то же время их исследование могло бы открыть новые возможности воздействия на структуру популяции.

У высших позвоночных элементарные популяции представляют обычно совокупность нескольких парцелл, особенно в благоприят-

ных местах существования. Наблюдения за пустынными грызунами показали, что непрерывность существования популяций в стациях переживания обеспечивается не столько превышением размножения над смертностью (на месте), сколько взаимодействием (обменом особями) с соседними, обычно менее стойкими, иногда только сезонными поселениями (элементарными популяциями). Последние возникают при выселении части животных (преимущественно молодых) в соседние местообитания. При этом численность зверьков в самой стации переживания не поднимается высоко и временами оказывается даже более низкой, чем в соседних угодьях; поэтому и смертность там не бывает очень высокой. В совпадающих со стациями переживания больших песчанок (Rhombomys opimus) элементарных очагах чумы в пустынях Казахстана, как правило, не развиваются острые эпизоотии, приобретающие высокую напряженность почти исключительно в других поселениях этих зверьков, особенно оживающих в годы подъемов численности этого вида (Наумов и др.,1972).

Многолетние наблюдения и опыт картирования поселений некоторых видов грызунов показали нам, что устойчивые элементарные популяции занимают малую долю заселяемой видом общей площади: в степной зоне 3-5%, а в пустынной 4-10%. Взаимодействие постоянных и временных поселений на этом уровне обусловливает устойчивость популяций вышележащего уровня (местных или экологических). Нерасчлененная на парцеллы элементарная популяция, как и местная популяция, неразделенная на элементарные (например, в однотонном ландшафте) проигрывают в своей устойчивости (Наумов, 1965). Тот же характер зависимости устойчивости от сложности структуры сохраняется и для популяций высокого ранга. Число рангов не может быть одинаковым для всех видов и даже для одного вида в разных частях его ареала. Оно зависит от образа жизни вида и относительной подвижности его особей.

Против этого подхода выдвигаются принципиальные возражения, отстаивающие точку зрения, что критерием "настоящей" популяции должна быть ее зависимость от других популяций того же вида, т.е. их устойчивость, выражающаяся в непрерывности существования. Как можно видеть из предыдущего изложения, такие популяции существуют на всех уровнях видовой организации, но составляют лишь невысокий процент среди элементарных популяций.

Решение дискутируемой проблемы о популяционной структуре вида невозможно без рассмотрения двух главных вопросов:

1) Каковы механизмы, объединяющие особей в группы, поддерживающие их целостность и тем изолирующих группу от других, соседних объединений.

2) Каковы механизмы межгруппового (межпопуляционного) взаимодействия на разных уровнях видовой организации и насколько приложимы к анализу вида (его организации) представления о системной организации.

К первым прежде всего относят общность морфо-физиологического состояния образующих группу особей и присущие группе биологические ритмы. В парцеллах это достигается непосредственным общением, в ходе которого формируется "групповой стереотип поведения" и вырабатывается способность различать "своих" и "чужих" по запаху, голосу, зримым особенностям и другим признакам. Вместе с возникновением в группе иерархии это укрепляет ее организацию, создает устойчивость и одновременно разобщает ее от других группировок того же рода.

В значительной степени эти механизмы сохраняют свое значение и в элементарной популяции. В последней одновременно вырабатываются на основе межпарцеллярного обмена особями некоторые общие особенности общения и поведения изолирующие ее от соседних популяций.

Важное, но еще слабо изученное значение имеет общее и специфическое воздействие группы на среду, изменяющее ее состояние. Помимо физиологического воздействия и прямого экологического эффекта, перемены в среде обретают информативное значение. Отражая деятельность (опыт) предшествующих поколений, они служат своеобразной "памятью" группы, организующей и направляющей ее деятельность и поведение отдельных особей.

Строительство нор, гнезд и логовов, устройство и маркировка пахучими веществами или визуальными метками дорог, троп, кормовых площадок, наблюдательных пунктов и мест обмена "текущей информацией" (например, мочевые точки волчьих) (Canidae) не только регулирует использование территории и запасов пищи, но способствует борьбе с конкурентами и врагами. Наконец, выделяемые в среду метаболиты часто служат регуляторами развития и организа-

заторами процессов размножения (феромоны: Киршенблат, 1968). Так возникает биологическое (сигнальное) поле группы, служащее важным элементом ее организации и гомеостаза и одновременно средством изоляции.

Однако изоляция парцелл и элементарных популяций относительна и они объединяются в популяции выше-лежащих рангов. Основой объединения и в этих случаях служат приспособления к общим ландшафтным особенностям среды обитания, отличающие занятую территорию от соседних. Они накладывают свой отпечаток на поведение, характер связей и особенности сигнализации (общения). На этих уровнях в акустическом общении птиц и млекопитающих формируются отличающие не только географические формы (подвиды), но и популяции более мелких размеров "диалекты, наречия и говоры", складываются типы мимики и жестикуляции, появляются специфические особенности запахов и других способов сигнализации. Даже при тактильной передаче пчелами-сборщицами меда своеобразным "танцем" информации о положении места взятка по отношению к улью австрийские пчелы "не понимали" итальянских (Frisch, 1967; Lindauer, 1971).

С ростом ранга популяций число общих особенностей морфо-физиологического, экологического и этологического характера уменьшается, а их масштабы возрастают, т.к. они служат приспособлением к особенностям среды и биомов, отличающим крупные ландшафтные единицы - природные зоны и регионы. И на этих уровнях также возникают биологические сигнальные поля, характеризующиеся, однако, лишь такими общими особенностями, как колорит и "рисунок" ландшафта, его биогеохимический, акустический, аэро- или гидродинамический фоны или электромагнитные поля. Но и с этими полями связана выработка общего стереотипа поведения и особенностей внутрипопуляционной организации, укрепляющих внутренние и ослабляющих внешние связи: последние на этом уровне минимальны.

Межпопуляционные связи на всех уровнях реально осуществляются путем обмена индивидами, сопровождающимися переносом энергии и передачей информации. Величина того и другого неодинакова на разных уровнях и определяет степень автономности популяций. Абсолютное значение последняя приобретает только на уров-

не целостного вида - популяции высшего ранга (Завадский, 1968; Allee a. oth., 1949).

В наиболее широком и постоянном взаимодействии элементарных популяций участвуют все виды передвижений животных, от смены кормовых участков и сезонных кочевок до расселения молодняка. Однако следствия их неодинаковы. Первые свойственны преимущественно взрослым, иногда вместе с выводками еще несамостоятельных молодых. Как правило, эти передвижения регулярны и в обычных условиях не выходят за пределы территории, занятой элементарной популяцией, а часто и парцеллой.

У видов, состоящих из мигрирующих и оседлых популяций (многих проходных рыб, перелетных птиц, летучих мышей, мигрирующих копытных, ластоногих и китообразных, некоторых насекомых), в ходе сезонных миграций, видимо, широко осуществляется обмен населением между оседлыми и мигрантами, как на местах зимовки, так и размножения. Возможности такого перемешивания популяций особенно увеличиваются при подъемах численности, совпадающих с неблагоприятными изменениями среды (засухи, наводнения, пожары и т.п.). Важным условием смешения популяций мигрирующих животных служат перемены кочевых путей, часто связанные с перевыпасом и другими неблагоприятными изменениями мест обитания самой популяцией (Kelsall, 1968). Наконец, межпопуляционный обмен у мигрирующих животных обусловлен и характером внутрипопуляционной структуры, в частности, стойкости семей, времени и места их распадения (Майр, 1947).

Дисперсия созревающего молодняка представляет собой явление совершенно другого рода. Оно неодинаково выглядит у разных животных, но имеет основные общие черты - расселение не имеет строгой направленности, обычно радиально и отличается своей дальностью от передвижений взрослых (исключая миграции по определенным путям). При этом переселения даже отдельных животных могут далеко выходить за пределы занятой популяцией территории. Зарегистрированы перемещения молодых песцов за тысячи, белок на сотни и мелких зверков на десятки километров. Огромные выселения за пределы ареала в годы общего роста численности норвежских леммингов, сибирских кедровок, саджи, налеты клестов в основной массе представляют дисперсию молоди (Лэк, 1957; Эль-

тон, 1960). Именно она, усиливаясь при подъемах численности, играет наибольшую роль в межпопуляционном взаимодействии на всех уровнях видовой организации, особенно в связях популяций высоких рангов.

Можно не сомневаться, что мы до сих пор недооцениваем размаха и интенсивности активных и пассивных передвижений животных и недоучитываем поэтому значения межпопуляционного обмена. Он служит одним из важнейших механизмов целостности вида и фактором его прогрессивного развития, расширяя адаптационные возможности. Этот обмен служит механизмом того "соревнования популяций", которое И.И.Шмальгаузен (1968) считал необходимым условием перехода микроэволюционных процессов (приспособления к локальным условиям) в макроэволюцию, т.е. к отбору и аккумуляции адаптаций общего значения путем апробации их в широкой гамме различных биогеоценозов.

Особую, и на наш взгляд, тоже недостаточно оцененную роль в существовании и развитии вида играют временные поселения или так называемые "стации расселения". Именно там происходят встречи особей из разных популяций, приводящие к обмену генами и образованию новых генетических комбинаций, т.е. обогащение видового генофонда. Комплекс постоянных и временных поселений прослеживается на всех уровнях видовой организации и, на наш взгляд, представляет основной механизм динамичной устойчивости в виде взаимосвязанных двух типов субсистем, между которыми осуществляется перенос энергии и информации.

Такие "пары" на низшем уровне представлены стациями переживания и расселения, а на более высоких ступенях - постоянными и временными поселениями, занимающими то отдельные биотопы (местные популяции), то их комплексы (географические популяции). Даже и среди последних имеются временные образования, упоминавшиеся выше.

Углубление наших знаний организации видов, как кибернетических систем, не только расширит представления о структуре и законах динамики живого покрова Земли, но может вооружить нас принципиально новыми подходами, методами и средствами воздействия, способствуя рациональному использованию, обогащению и охране ресурсов и ценностей биосферы.

ЛИТЕРАТУРА

Веклемишев В.Н. 1960. Пространственная и функциональная структура популяций. Бюлл.МОИП, биология, 65, 2, М.

Бибиков Д.И. 1967. Горные сурки Средней Азии и Казахстана, "Наука", М.

Дубинин Н.П. 1966. Эволюция популяций и радиация. Атомиздат, М.

Завадский К.М. 1968. Вид и видообразование. "Наука", Л.

Киршенблат Я.Д. 1968. Телергоны - химические средства воздействия животных. "Наука", М.

Лебедев Н.В. 1967. Элементарные популяции рыб. Изд-во пищев. промышл., М.

Лэк Д. 1957. Численность животных и ее регуляция в природе. ИЛ, М.

Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов. ИЛ, М. - 1968. Зоологический вид и эволюция. Мир, М. - 1971. Принципы зоологической систематики. "Мир", М.

Наумов Н.П. 1963. Экология животных, П изд. "Высш.школа", М. - 1965. Пространственные особенности и механизмы динамики численности наземных позвоночных. Общ.биология, 26, 6. - 1967. Структура популяций и ее динамика. Зоол.ж., 46, 10. - 1971. Пространственные структуры вида млекопитающих. Зоол.ж., 50, 7.

Наумов Н.П., Лобачев В.С., Смирин В.М., Дмитриев П.П. 1972. Природный очаг чумы в Приаральских Каракумах. Изд-во МГУ, М.

Пантелеев В.А. 1968. Популяционная экология водной полевки и меры борьбы. "Наука", М.

Симкин Г.Н. 1972. Акустические отношения у птиц. Сб. "Орнитология", в.10.

Сукачев В.Н., Дылис Н.В. 1965. Основы лесной биогеоценологии. "Наука".

Шварц С.С. 1969. Эволюционная экология животных. Свердловск. - 1970. К истории основных понятий современной зоологии. Сб. Очерки истории экологии, "Наука", М.

Шилов И.А. 1967. О механизмах популяционного гомеостаза у животных. Успехи совр.биол., 64, 2(5).

Шилов И.А. 1972. Опыт физиологической оценки некоторых форм внутрипопуляционных отношений у мелких грызунов. Бюлл. МОИП, отд.биол., 77, 3.

Шмальгаузен И.И. 1968. Факторы эволюции. "Наука", М.

Эльтон Ч. 1960. Экология нашествий животных и растений. ИЛ, М.

Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Schmidt K.P., 1949. Principles of animal ecology. Philadelh. a. London.

Calhoun J.B. 1963. The social use of space, Jn. Physiolog. Mammology, AP.

Christian I.I. 1963. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth. Jn. Phydiol. Mammology, AP.

Crook T.H. (ed) 1970. Social behaviour in birds and mammals. AP.

Davis D.E., Christian J.J. 1964. Endocrines, behavior and population; Science, 146.

Eisenberg J.F. 1965. The Social organizations of mammals; Jn. Eds W. Kukenthal, T. Krumbach. Handbuch der Zoologie, VIII, 10(7).

Fisler G.F. Mammalian organis ationdl systems; Cont. Sci, Los-Angel. Mus. № 167.

Gilmour J.S.L., Gregor J.W. 1939. Demes: a suggested new terminology. Nature, 144.

Kellsall J.P. 1968. The migratory barren-ground caribou; Ottawa.

Margalef R. 1969. Perspectives in ecological theory. Univ. Chicago Press.

Smith L. 1967. Ecology and field biology.

Watt K.E. 1966. System analisis in ecology; AP.

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ЖИВОТНЫХ И УПРАВЛЕНИЕ ЕЮ

Г.А.Викторов

(Институт эволюционной морфологии и экологии животных им.А.Н.Северцова АН СССР)

Предлагаемое сообщение не претендует на систематическое изложение современных представлений о закономерности динамики численности животных. Автор видел свою задачу в рассмотрении только некоторых наиболее важных или дискуссионных аспектов этой проблемы и в постановке вопросов для обсуждения на предстоящей экологической конференции. В соответствии с этой задачей резко ограничено и количество используемой литературы, обзор которой в последние годы был сделан в других публикациях (Викторов, 1967, 1971).

Конкретный материал ограничен данными из экологии насекомых, близкой автору по его научной специализации, поэтому некоторые из рассматриваемых вопросов неизбежно специфичны для энтомологии. Автор, однако, надеется что некоторые из обсуждающихся здесь аспектов динамики численности имеют и общее значение, и дискуссия по ним среди экологов, работающих с разными группами животных, может оказаться достаточно продуктивной.

Популяционная структура вида

Основным объектом в исследованиях динамики численности является популяция, поэтому первой задачей эколога, приступающего к изучению этих проблем, является выделение популяции в пространстве, ограничение той территории, на которой он должен проводить свои исследования. Несмотря на очевидную важность этой задачи, решается она отдельными исследователями в основном интуитивно, в соответствии со спецификой их подхода к изучению популяционных проблем и тех аспектов последних, которые их занимают.

В литературе имеется большое разнообразие точек зрения на то, что представляет собой популяция. Не рассматривая их полно-

отью, отметим лишь основные мнения, существующие в советской экологической литературе. Одной из них можно считать "жесткое" определение популяции как единственной формы существования вида, способной самостоятельно выполнять все функции видовой жизни в течение неограниченного времени (Шварц, 1967,1970; Шварц и др., 1972). С этой точки зрения к популяциям нельзя отнести группировки особей, существующие несколько лет или месяцев в природе или содержащиеся в искусственных условиях.

Иная точка зрения (Наумов, 1967,1970 и др.) заключается в признании сложной иерархии популяционной структуры видового населения, представленной группами разного объема, которые, в различной степени связаны друг с другом обменом особей и могут резко различаться сроками своего существования.

Обе эти точки зрения основаны на материалах по позвоночным животным, поэтому, не отдавая пока предпочтения ни одной из них, рассмотрим сначала данные, характеризующие особенности популяционной структуры вида у насекомых, хотя степень изученности ее в этой группе очень далека от детальных данных, имеющихся для таких позвоночных, как некоторые грызуны (Наумов, 1967 и др.).

Биологическая специфика отдельных групп животных, несомненно, очень сильно сказывается на популяционной структуре видового населения. Для насекомых эта специфика заключается прежде всего в сильно развитых миграционных способностях, которые, как справедливо отмечал М.С.Гиляров (1949), особенно важны для них в связи с их высокой специализацией и ограниченной экологической пластичностью.

Последние годы характеризуются интенсивным изучением миграций насекомых. Этому способствовали проводимые в широком масштабе наблюдения за перемещением меченых особей, систематические сборы в световые ловушки, изучение так называемого аэропланктона с помощью всасывающих ловушек, поднимаемых на разную высоту при помощи самолетов, а в последнее время возрастающее применение радиолокационной техники. Большая сводка современных данных по миграциям насекомых недавно опубликована в монографии Джонсона (Johnson, 1969).

Обязательность и протяженность миграций варьирует у представителей различных групп насекомых.

Прежде всего можно выделить облигатно гетеротопные виды, у которых смена местообитаний является необходимой составной частью годичного жизненного цикла. Одним из хорошо изученных примеров может служить вредная черепашка, активная жизнь и размножение которой происходит на полях в период вегетации зерновых злаков, а для летовки и зимовки взрослые клопы перелетают в естественные и искусственные лесные насаждения. На Сев.Кавказе основные зимовки вредной черепашки расположены в лиственных лесах предгорий, откуда она может заселять поля, удаленные на расстояния в десятки и даже сотни километров (Пайкин, 1961). Как показали исследования К.В.Арнольди (1956), в связи с разной упитанностью, взрослые клопы залегают на зимовку на разном удалении от мест размножения, что приводит к перемешиванию особей, закончивших свое развитие в различных районах Северного Кавказа. На весенние миграции клопов сильно влияет направление господствующих ветров, о чем говорят нередко наблюдаемые заносы большого количества перезимовавших клопов в море (Шумаков и Виноградова, 1958). Наконец, часть особей остается на зимовку в лесных полосах неподалеку от полей, где проходило их развитие. Все это создает очень сложную и лабильную популяционную структуру вида, в которой крайне трудно выделить какие-нибудь структурные единицы.

Число подобных гетеротопных видов весьма велико. К ним относятся многие полужесткокрылые и жуки, связанные с сельскохозяйственными культурами, а также полноцикльные тли, развивающиеся со сменой кормовых растений в течение сезона.

Нередки среди насекомых и виды, систематически образующие в результате миграций временные поселения в районах, где климатические условия не обеспечивают их перманентного существования. Из представителей нашей фауны к их числу относится капустная моль, которая по данным ряда исследователей не способна зимовать в средней полосе, но нередко размножается здесь в массе, нанося существенный вред. О масштабах перемещений особей этого вида свидетельствуют данные английских исследователей (French, 1966), которые в результате анализа локализации очагов массового размножения капустной моли и синоптической ситуации пришли к выводу, что ее массовое размножение в Англии в 1958 году было связа-

но с заносами бабочек с восточного побережья Балтийского моря.

Сходные данные известны в Сев.Америке для цикадок рода Empoasca, которые способны зимовать только вблизи побережья Мексиканского залива, но регулярно в экономически значимом количестве встречаются на севере США и на юге Канады (Johnson, 1969).

Подобные временные популяции отличаются рядом особенностей в ходе динамики численности и наборе факторов, определяющих ее динамику, в характере использования ресурсов (Bateman, 1972), поэтому их выделение и изучение представляет самостоятельный и теоретический и практический интерес.

Среди насекомых встречаются, наконец, настоящие "кочевники", наиболее изученным из которых является пустынная саранча, совершающая непрерывные перемещения на обширной территории Сев. Африки, Ближнего и Среднего Востока. Ориентация этих миграций по направлению ветров обеспечивает попадание перелетающих особей в зоны конвергенций, где выпадают осадки и создается необходимая для размножения саранчи кормовая база (Albrecht, 1967).

По последним данным сходный кочевой образ жизни ведет в Восточной Африке совка Spodoptera exempta (Brown et all.,1969), в результате перемещений которой возникают неожиданные локальные очаги ее массового размножения, наносящие большой ущерб земледелию.

И в этом случае выделение популяций как единственной структурной единицы видового населения представляет практически невыполнимую задачу.

В разной степени выраженные миграции свойственны и видам насекомых, способных постоянно существовать в одних и тех же биотопах. В качестве примера можно привести данные для шведской мухи Oscinella frit, полученные английскими исследователями (см. Johnson, 1969). В период с 8 до 14 часов от 78 до 96% особей взрослых этого вида встречалось в воздухе на высоте 12 м, а средняя высота полета достигала 400 м. Подхватываемые ветром, они могут переноситься на значительные расстояния.

В аэропланктоне обнаружено большое количество, главным образом, мелких насекомых, относящихся к различным отрядам (Johnson, 1969). Перенос их ветром на значительные расстояния соз-

дает огромные и трудно поддающиеся учету возможности обмена особями между локальными популяциями. Интенсивность и направление этого обмена неизбежно сильно варьирует в зависимости от колебаний численности отдельных видов и изменений погоды, создавая тем самым крайне лабильную популяционную структуру видового населения.

Приведенные примеры достаточно ясно свидетельствуют в пользу развиваемого Н.П.Наумовым (1967,1970 и др.) представления об иерархической структуре видового населения, представленной группами разного объема и в разной степени связанными между собой обменом особей.

В конкретных случаях возможна классификация элементов популяционной структуры, но она, по-видимому, реальна только в случае видов, достаточно прочно связанных с определенной территорией и с ограниченными миграциями, доступными достаточно точной количественной оценке.

При выделении элементов популяционной структуры важно учитывать не только продолжительность их существования и степень изоляции, но и условия их существования. Последние определяют во многом и процессы динамики численности и направление естественного отбора, важное для понимания микроэволюционных изменений. Практические задачи популяционных исследований также по необходимости ориентированы на определенные естественные или искусственные биотопы.

Исходя из изложенного, представляется наиболее реалистичным определить популяцию как группу особей одного вида, встречающихся в определенном биотопе и объединенных экологическим и генетическим взаимодействием. Это определение является лишь некоторым расширением одного из первых экологических определений популяции, принадлежащего Пирлу (Pearl, 1930 по Schwerdtfeger, 1968), который понимал под ней совокупность особей одного вида, обитающих совместно в определенном и ограниченном пространстве. Такое определение и в настоящее время почти в неизменной форме употребляется некоторыми экологами (Schwerdtfeger, 1968).

Его удобство заключается в том, что оно применимо к животным с самой различной популяционной структурой и создает единую

основу, не препятствуя выделению под другими терминами более крупных структурных единиц видового населения.

При таком понимании не кажется криминальным применение термина популяция к группам особей, существующим в лаборатории в течение ряда поколений. Такие искусственные популяции отличаются специфическим ходом численности и способны к наследственным изменениям. Забвение этого обстоятельства может приводить к нежелательным последствиям, особенно в настоящее время, когда непрерывно увеличивается количество разводимых в практических целях животных, например, различных энтомофагов.

Современные данные о широком распространении и нередко значительной интенсивности миграций насекомых приводят некоторых авторов (Johnson, 1969 и др.) к обоснованному выводу о том, что плотность и распределение популяций образует неразрывную систему с рассматриваемой территорией и что динамику численности некоторых насекомых можно эффективно изучать только на обширных пространствах, иногда в масштабах целого континента.

Такое заключение, на первый взгляд, явно противоречит широко распространенному в практике энтомологических исследований изучению процессов динамики численности в пределах отдельных биотопов. Однако это противоречие не кажется неразрешимым. Действительно, включая в программу работ методы оценки интенсивности и направления перемещений особей, можно в той или иной степени оценить значение миграций в движении численности исследуемой локальной популяции. В то же время нельзя упускать из виду, что источником мигрантов служат отдельные биотопы, а их численность определяется процессами, происходящими в населяющих их популяциях.

Изучение этих процессов во времени остается центральной задачей популяционной экологии. Без их выяснения останутся неизвестными источники анализа миграционного поведения отдельных видов.

Следует, однако, заметить, что в отечественной экологии изучению миграции насекомых в настоящее время уделяется явно недостаточное внимание, что ощущается и в масштабах проводимых работ, и в их технической оснащенности. Между тем выяснение источников и интенсивности миграций имеет большое значение для

прогноза массового появления и размножения многих вредных видов отечественной фауны, таких как карадрина, совка-гамма, капустная моль, луговой мотылек, ряд видов тлей. Организация систематических наблюдений за обилием этих видов даже в существующей сети наблюдательных пунктов при помощи всасывающих и световых ловушек может существенно улучшить организацию борьбы с ними.

Регуляционизм и стохастизм

Предметом извечных споров в теории динамики численности был и до сих пор остается вопрос о природе регуляции плотности популяций. В его решении издавна конкурируют две основные точки зрения, которые можно обозначить как стохастизм и регуляционизм. Первая исходит из признания чисто случайного характера воздействия на плотность популяции всех факторов, те или иные комбинации которых определяют подъемы и спады численности. Вторая рассматривает колебания численности как автоматически регулируемый процесс, в котором случайные изменения, вызванные прямым или косвенным действием на популяции абиотических условий существования, компенсируются деятельностью ряда механизмов, действие которых управляется изменениями плотности популяции по принципу отрицательной обратной связи. Эти механизмы представлены различными формами внутри- и межвидовых отношений.

Непрерывно накапливающиеся данные о существовании разнообразных механизмов регуляции численности приводят ко все более широкому распространению идей регуляционизма. Об этом свидетельствует, хотя бы эволюция во взглядах таких исследователей как И.Я.Поляков, который в последних работах (1971,1972) допускает существование регуляции численности в естественных сообществах организмов. Вместе с тем до сих пор продолжаются попытки объяснить ход численности популяций во времени исключительно случайными комбинациями действия различных факторов внешней среды. В качестве примера можно привести концепцию "распределения (уменьшения) риска" (spreading of risk), развиваемую в последние годы голландскими исследователями (Boer, 1968; Reddingius and Boer, 1970). Эта концепция считает, что стабилизация численности может вызываться различиями в действии экологических факторов, связанными с фенотипическим разнообразием попу-

ляции, неоднородностью местообитания, разнообразием трофических связей, миграциями. Все это приводит к противоположности тенденций в изменениях численности в локальных условиях и в разные отрезки времени, а в итоге к их взаимной компенсации. В качестве подтверждения этой концепции была предложена математическая модель (Reddingius, Boer, 1970). При ее построении, однако, было сделано несколько допущений, в значительной мере лишающих ее реалистичности. Так авторы подбирали параметры так, чтобы плотность популяции не обнаруживала сильной тенденции к увеличению или уменьшению в наиболее сложных вариантах модели, а в некоторых случаях (стр.243) принимали коэффициент размножения равным 1, т.е. заведомо ограничивали рассмотрение стабильными популяциями. Ощущая эти недостатки, сами авторы (стр.282) вынуждены признать, что с точки зрения "регуляционистов" их аргументы представляют из себя логический круг. Самое интересное заключается в том, что даже при этих ограничениях в поведении модели, хотя и редко, но отмечались очень резкие подъемы численности, для ликвидации которых в модель вводились катастрофы, вероятность которых принималась более высокой в периоды пиков, т.е. зависимой от плотности. Таким образом, и эта новая попытка теоретически обосновать стохастизм не может считаться удовлетворительной.

Сближению противоположных точек зрения в происходящей дискуссии сильно препятствует различное понимание отдельными исследователями ряда основных понятий динамики численности, равно как и специфика изучаемых ими объектов. Без устранения этих противоречий невозможно создание единой теории динамики численности, поэтому обсуждение этих вопросов на конференции экологов представляется крайне желательным.

Прежде всего представляется необходимым четко различать необратимые изменения средней численности видов, вызванных направленными изменениями в условиях их существования под действием естественных причин или хозяйственной деятельности человека, от периодических колебаний численности, свойственных всем организмам даже в их обычной среде, не подвергающейся векторизованным изменениям.

Еще более важно признание принципиального различия между

двумя процессами, определяющими ход численности популяций во времени, которые можно обозначить как модификацию и регуляцию (Викторов, 1967). Первая представлена подъемами и спадами численности, обусловленными случайными по отношению к популяциям колебаниями факторов, функционально не связанных с ее плотностью. Это прежде всего действие погоды в ее прямом и косвенном воздействии на жизнедеятельность организмов (и не только на количество и качество корма, но и на активность естественных врагов). Регуляция заключается в сглаживании возникающих флуктуаций в результате действия регулирующих механизмов, действие которых усиливается или ослабляется в зависимости от изменений плотности популяции. Принципиальное различие между этими процессами делает совершенно неправомочным их противопоставление, как это до сих пор делают некоторые исследователи (например, Поляков, 1968).

При наличии любой регуляции численности последняя будет совершать колебания, синхронные с воздействием на нее модифицирующих факторов. В зависимости от мощности и инерционности регулирующих механизмов эти спады или подъемы могут лишь изменять свою амплитуду и продолжительность. Поэтому изучение модифицирующих факторов имеет первостепенное значение для выяснения причин колебаний численности и для их прогнозирования.

Напротив, если нас привлекают в первую очередь вопросы стабилизации численности и ограничение амплитуды ее колебаний, на первое место выступает изучение регулирующих механизмов и возможности их усовершенствования.

Четкое разграничение этих двух аспектов колебаний численности позволит покончить с совершенно бесплодными спорами по поводу относительной роли в них абиотических и биотических, экзо- и эндогенных факторов.

Объективной предпосылкой для разногласий между сторонниками стохастизма и регуляционизма служат существенные различия в динамике численности отдельных объектов, которые изучаются различными исследователями. Экологи, посвятившие себя изучению видов, обитающих в условиях, близких к естественным, в частности лесные энтомологи, явно склонны к регуляционизму. Напротив, идеи стохастизма гораздо ближе специалистам, связанным с исследова-

нием обитателей агроценозов, механизмы регуляции численности которых оказываются часто нарушенными хозяйственной деятельностью человека, о чем подробнее будет сказано ниже. Преодоление этих разногласий и создание единой теории представляется вполне возможным при историческом подходе к динамике численности отдельных видов, основанном на сравнении ее особенностей в естественных местообитаниях и в агроценозах.

Немало разногласий возникает и в связи с неодинаковым пониманием существа регуляции численности, в частности, лежащего в её основе принципа отрицательной обратной связи. В соответствии с ним действие регулятора управляется изменениями в регулируемом объекте, что и приводит к компенсации этих изменений. Регулятор, в соответствии с этим принципом должен обладать способностью реагировать на изменения плотности регулируемой популяции, поэтому в динамике численности в этой роли могут выступать только живые организмы. Несмотря на очевидность этих соображений, в литературе можно встретить нередко утверждения, свидетельствующие о непонимании существа процессов регуляции. Так И.Я.Поляков (1971) пишет (стр.26), "что в живых системах все реакции на элементы среды своеобразны и опосредованы. Здесь уместнее говорить не о принципе обратной связи в ее обычном понимании, а о программировании природы реакции". На основании сказанного И.Я.Поляков считает излишним различать модифицирующие и регулирующие факторы. Из его соображений остается совершенно неясным, чем мешает программированность реакций их регуляторной функции, а, главное, он не рассматривает наиболее существенный вопрос о наличии или отсутствии функциональной связи с плотностью популяции в действии различных факторов среды, абиотических и биотических.

В качестве другого примера можно привести соображения П.М.Рафеса (1968: 174), что в системе паразит-хозяин регуляция отождествляется с подавлением, тогда как истинный механизм обратной связи должен действовать в обоих направлениях. И в данном случае отсутствует ясное понимание природы разбираемого явления, поскольку действие паразита хищника усиливается или ослабляется в связи с соответствующими изменениями плотности популяции жертвы, т.е. происходит регуляция, совершенно аналогич-

ная применяемой в таком хорошо известном регуляторе, как бытовой холодильник, которому никто не откажет в отступлении от принципа отрицательной обратной связи.

Немало дискуссий возникает и по поводу регулирующего значения обеспеченности кормом. Строго говоря, о нем можно говорить только в тех случаях, когда рост плотности популяции потребителя вызывает неблагоприятные для него изменения в пищевой ценности и доступности его кормовых ресурсов. Как мне уже неоднократно приходилось писать, таких примеров очень немного. Наиболее ясным из них могут служить тли рода Adelges, питающиеся на ветвях пихт и елей. При очень высокой плотности популяции этих тлей в коре их кормовых растений возникает мощный пробковый слой, препятствующий проникновению их хоботка к живым растительным тканям (Eichhorn, 1968 и др.). С помощью этого защитного механизма растения ограничивают рост численности фитофага.

Некоторые исследователи отмечают, что рост численности листо- и хвоегрызущих насекомых приводит к обогащению почвы легко доступным для растений азотом, содержащимся в экскрементах. Это может приводить к росту устойчивости растений к их потребителям (Гримальский, 1971). Не отрицая в принципе значение подобного механизма регуляции численности фитофагов, следует заметить, что его эффективность не оценена количественно. Остается также неизвестным, насколько быстро срабатывает этот механизм в ответ на увеличение плотности популяции фитофагов.

Если мы рассматриваем изменения запасов корма, вызванные колебаниями численности потребителя, то в качестве регулятора здесь выступает внутривидовая конкуренция за уменьшающееся количество ресурсов, которые сами не играют никакой активной роли. Следует иметь также в виду, что отрицательное действие недостатка пищи представляет собой только одну из форм внутривидовой конкуренции, которая включает и более активные формы воздействия особей популяции друг на друга (интерференция, каннибализм), возникающие при ухудшении обеспеченности ресурсами того или иного рода.

Правильное понимание принципов регуляции позволит не только избежать излишних разногласий, связанных просто с неодинако-

вой трактовкой существа некоторых терминов, но и глубже понять природу отдельных популяционных процессов. Особенно существенно для этого выяснение характера связи между интенсивностью действия отдельных факторов и плотностью изучаемой популяции.

Механизмы регуляции численности

В настоящее время можно считать твердо установленным, что плотность популяции, как и любой другой экологический фактор, имеет определенную, специфическую для отдельных видов оптимальную величину, отклонения от которой в обе стороны отрицательно сказываются на жизнедеятельности особей и темпах воспроизводства популяции. Неблагоприятное действие переуплотнения давно известно и подтверждено многочисленными экспериментальными и полевыми наблюдениями. За последние годы во все возрастающем масштабе накапливаются данные и об отрицательных эффектах изреженности. Положительное влияние так называемого эффекта группы показано сейчас для многих видов насекомых, даже не обладающих развитыми формами коллективного поведения. В качестве примера можно привести некоторых тлей (May, Cammell, 1970), групповое питание которых на ранних этапах развития обеспечивает более интенсивный приток питательных веществ к органам растений, на которых они поселились. Существенно, что увеличение группы действует благоприятно до определенного предела и в дальнейшем приводит к угнетению жизнедеятельности особей. Кроме того, оптимальная плотность популяции изменяется в ходе онтогенеза. Так гусеницы златогузки и кольчатого шелкопряда, обладающие в ранних возрастах высоко развитым групповым поведением, в конце развития переходят к одиночному образу жизни (Iwao, 1968).

Помимо преимуществ, связанных с совместным использованием ресурсов, определенная плотность популяции необходима для того, чтобы обеспечить встречу полов, а тем самым и процессы размножения.

С точки зрения существования оптимальной плотности популяции становится понятным адаптивное значение не только повышения, но уменьшения репродуктивного потенциала отдельных видов, основная задача которого заключается в компенсации смертности. В отсутствии селективных преимуществ его увеличения,

естественный отбор неизбежно должен пойти по пути снижения интенсивности размножения, поскольку всякое увеличение плодовитости связано с увеличением энергетических затрат организма.

Наряду с аутэкологическим аспектом плотность популяции животных имеет существенное синэкологическое значение, поскольку биоценозы способны к устойчивому существованию только при определенных количественных соотношениях между численностью организмов, относящихся к различным трофическим уровням и выполняющих различную функцию в биогенном круговороте веществ. В силу этого неизбежен отбор на надорганизменном уровне устойчивых сочетаний организмов, состоящих, образно говоря, из "предусмотрительных мышей и благоразумных хищников" (Slobodkin, 1961), из которых первые производят излишек органического вещества сверх собственных потребностей, а последние, умеренно потребляя свои ресурсы, не нарушают их воспроизводства.

Отмеченное выше значение плотности популяции для нормального существования популяций и биоценозов определяет условия формирования в ходе эволюции всего разнообразия существующих механизмов регуляции численности.

Все виды обладают способностью компенсировать резкие спады численности, вызванные неблагоприятными воздействиями среды. Помимо высокого репродуктивного потенциала, это достигается и сильно развитыми способностями к поиску особей противоположного пола, достигающими удивительного совершенства у насекомых. Интенсивное изучение половых аттрактантов в этой группе животных за последние годы показало, что с помощью указанных веществ, действующих в ничтожной концентрации, измеряемой десятками молекул на кубический миллиметр воздуха, самцы ряда насекомых способны находить самок на расстоянии в несколько километров. В качестве рекордсмена можно привести бабочек Arctia selene, меченые самцы которых прилетали к самке с расстояния до 14 км (Mayer, 1968). Несомненно, что подобные приспособления немало способствовали биологическому прогрессу насекомых, которые, в силу своей пойкилотермности, подвержены нередко катастрофической смертности в результате действия абиотических факторов. Благодаря им вредные представители класса столь успешно противостоят интенсивным истребительным мероприятиям, проводимым человеком.

Регуляция численности, таким образом, развертывается на фоне высокого репродуктивного потенциала, величина которого адаптирована к максимальной интенсивности неблагоприятных воздействий среды и обеспечивает в отсутствии последних геометрическую прогрессию размножения. Деятельность регулирующих механизмов заключается в коррекции темпов воспроизводства популяции в соответствии с изменениями экологической ситуации. Такая коррекция может происходить под влиянием, с одной стороны, различных форм внутривидовых отношений особей в популяции, с другой стороны, в результате межвидового взаимодействия популяций, связанных трофическими отношениями. В зависимости от этого можно говорить о внутривидовых (активных) и биоценотических (пассивных) механизмах регуляции численности, которая в случае последних достигается усилением или ослаблением давления на популяции со стороны внешних по отношению к ней факторов. Наиболее распространенными формами пассивных регулирующих механизмов у насекомых являются воздействия паразитов, хищников и патогенов. Реакции этих организмов на изменения плотности популяции их хозяев и жертв в настоящее время хорошо изучены (см. Викторов, 1967,1969).

Внутривидовые регулирующие механизмы можно назвать активными, поскольку они являются результатом взаимодействия особей внутри самой популяции. Они представлены в простейшем случае разнообразными формами внутривидовой конкуренции, связанными с прямым и косвенным отрицательным воздействием особей друг на друга. Помимо этого, в настоящее время накапливаются в возрастающем количестве данные о более сложных формах внутривидовых регулирующих механизмах, основанных на сигнальном действии варьирующей плотности популяции на жизнедеятельность организмов. Примеры подобных механизмов уже неоднократно рассматривались (см. Викторов, 1967,1969). Существенная особенность их заключается в том, что реакции, направленные на снижение плотности популяции или интенсивности размножения, возникают под влиянием взаимных контактов особей, не связанных с ухудшением условий существования. Примерами таких механизмов может служить формирование крылатых особей у ряда тлей, происходящее под влиянием тактильных стимулов от себе подобных (см. под-

робнее Викторов, 1969,1971) при развитии скученных личинок или в потомстве скученных самок. Сходным образом стимулируется переход у некоторых саранчовых из одиночной фазы в стадную (см., например, Albrecht, 1967), которая характеризуется пониженной плодовитостью, повышенной жизнеспособностью личинок, развитием коллективного поведения и миграционных инстинктов. В обоих рассмотренных случаях происходит эмиграция особей до того, как ресурсы данного местообитания будут полностью использованы популяцией. Своеобразные реакции на взаимные контакты особей отмечены у ряда паразитических перепончатокрылых. Для самок некоторых наездников экспериментально установлено избегание участков местообитания, обследованных другими особями своего вида (Price, 1972). У представителей нескольких семейств установлено, что под влиянием взаимных контактов самки в возрастающем количестве откладывают неоплодотворенные яйца, из которых развиваются самцы (Викторов, 1968; Викторов и Кочетова, 1971; Кочетова, 1972 и др.). Тем самым с ростом плотности популяции снижаются темпы ее размножения. Интересно, что в некоторых случаях отмеченный эффект вызывают следовые феромоны особей того же вида в местообитании (Викторов и Кочетова, в печ.).

Развитие в ходе эволюции различных способов регуляции численности тесно связано с положением вида в цепях питания и с особенностями его воздействия на обилие и темпы воспроизводства его ресуроов. Совершенно очевидно, что внутривидовые регулирующие механизмы могут формироваться только при условии, что численность популяции достаточно часто достигала уровня, когда ощущалась нехватка жизненно важных ресурсов или пространства.

Как справедливо отметил И.И.Шмальгаузен (1940 и др.), организмы, относящиеся к нижним и средним звеньям цепей питания подвержены интенсивной неизбирательной элиминации, в результате чего эволюция у них идет по пути увеличения интенсивности размножения. Регуляция численности у них происходит пассивно в результате изменений интенсивности потребления со стороны организмов вышестоящих звеньев цепей питания. Такая ситуация типична в наземных сообществах организмов для многих растительноядных насекомых. Преобладание пассивных механизмов регуляции численности в этой группе животных вытекает и из не-

обходимости определенной застрахованности растений от чрезмерного давления со стороны фитофагов, поскольку в противном случае было бы невозможно устойчивое существование растительных ассоциаций. Эти соображения, высказанные впервые Ч.Элтоном (Elton, 1949) в последующем развивались рядом авторов (Викторов, 1960; Hairston et al., 1960 и др.).

Потребители живых организмов способны влиять на численность своих кормовых объектов, а тем самым на свою обеспеченность пищей. Поэтому в отсутствии пассивных механизмов регуляции их численности они могут размножаться до уровня перенаселения. В таких условиях неизбежно возникновение внутривидовых механизмов регуляции численности, основанных на сигнальном действии растущей плотности популяции, которые позволяют избегать чрезмерного роста численности, связанного с уничтожением ее кормовых ресурсов. Такие механизмы, относительно редко встречающиеся среди растительноядных насекомых, получают широкое распространение среди их паразитов и хищников.

В ином положении оказываются потребители ослабленных растений, плодов, особенно многолетних растений, а также разлагающихся органических веществ. Они не влияют на возобновление используемых ими ресурсов, периодически возникающий недостаток которых, поэтому, оказывается не связанным с изменениями их численности. Это, по-видимому, сильно затрудняет формирование у них сложных форм внутривидовых регулирующих механизмов, которые обычно представлены внутривидовой конкуренцией, нередко в самых примитивных формах. Следует заметить, что по своей биоценотической функции большинство представителей этой группы насекомых являются санитарами, ускоряющими круговорот веществ, поэтому ограничение их численности внутривидовой конкуренцией за ресурсы имеет важное значение для нормального существования биоценозов.

Приведенные примеры показывают продуктивность эволюционного подхода к анализу закономерностей динамики численности отдельных видов. Поэтому трудно согласиться с мнениями тех авторов (Birch, Ehrlich, 1967), которые предлагают строить популяционные исследования исключительно на изучении свойств организмов без учета истории их формирования.

Различные регулирующие механизмы обладают различными порогами и пределами активности, поэтому у видов с очень лабильной динамикой численности возможно возникновение ряда таких механизмов, действие которых проявляется на разных уровнях численности популяции. Примеры подобной ступенчатой организации регуляции плотности популяции известны в настоящее время у ряда видов растительноядных насекомых.

Изложенные данные показывают большое разнообразие механизмов регуляции численности у видов с разной экологией и их смену во времени. Полное представление о них можно получить, поэтому, только при длительных исследованиях динамики численности отдельных видов, охватывающих периоды не только массовых размножений, но и депрессий. По-видимому, именно во время низкой численности действуют механизмы, способные сдерживать популяции насекомых на экономически не значимом уровне, а потому представляющие наибольшее практическое значение. То же, очевидно, относится и к видам с латентным типом популяционной динамики, численность которых постоянно поддерживается на низком уровне. Между тем наши знания в области популяционной динамики ограничиваются видами, склонными к массовым размножениям, да и то лишь во время пиков численности и кризисов вспышек. В связи с этим первоочередной задачей экологии является исследование способов регуляции плотности популяций у малочисленных видов и у массовых видов в периоды депрессий.

Естественная и искусственная регуляция численности

Естественные механизмы регуляции численности созданы природой в результате действия естественного отбора. Поэтому показателями их эффективности не могут служить ни амплитуда колебаний величины популяции, ни интенсивность использования ею своих ресурсов. Единственным критерием, которому должны удовлетворять эти механизмы, заключается в обеспечении выживаемости отдельных популяций и образуемых ими сообществ.

Совершенно иными критериями в оценке регуляции численности руководствуется человек, заинтересованный в максимальном сохранении продукции используемых им популяций и, прежде

всего, первичной продукции растений. Указанное обстоятельство приводит к тому, что естественные регулирующие механизмы, даже при полном их сохранении, могут не удовлетворять экономическим требованиям. Например, регуляция численности яблонной плодожорки на уровне, при котором уничтожается большая часть плодов яблони, может быть вполне удовлетворительной с "точки зрения природы", поскольку он не угрожает существованию яблони как вида. Напротив, для человека такая степень регуляции оказывается совершенно неприемлемой.

Дело осложняется еще и тем, что сельскохозяйственное освоение территории часто приводит к разрушению созданных природой механизмов регуляции численности отдельных видов и резким изменениям в уровне их обилия.

Изучение причин антропогенных изменений в динамике численности организмов представляет собой одну из важнейших задач экологии, в особенности в настоящее время, когда интенсивность воздействия человека на природу прогрессивно возрастает. Между тем знания в этой области до сих пор крайне невелики и ограничены изолированными сведениями о роли отдельных факторов без количественной оценки их относительного значения. В результате и здесь существуют значительные разногласия во взглядах отдельных специалистов, обусловленные ориентацией их исследований на те или иные стороны экологии объектов.

В отечественной литературе за последние годы достаточно широкое распространение получили представления о том, что увеличение численности насекомых - фитофагов при переходе с естественной растительности на культурные растения связано прежде всего с тем, что последние в результате направленной селекционной работы теряют устойчивость к своим потребителям, свойственную их диким сородичам (Поляков, 1971; Шапиро, 1966 и др.).

Сторонники этого направления делают из развиваемых ими теоретических представлений далеко идущие практические выводы об ориентации защиты растений прежде всего на селекцию сортов культурных растений, устойчивых к вредителям (Поляков, 1971; Шапиро, 1966). Поэтому представляется особенно важным обсудить обоснованность изложенных взглядов.

Одним из главных аргументов, на которых основываются их

сторонники, заключается в полученных за последние годы данных о неодинаковой благоприятности для вредной черепашки различных сортов озимых пшениц. Широкое распространение за последние годы новых высокопродуктивных сортов озимой пшеницы (прежде всего знаменитой "Безостой 1"), менее устойчивых к вредителю, способствовало, по мнению ряда авторов (Шапиро, 1966; Вилкова и др., 1969) резкому увеличению численности вредной черепашки. Эти исследования, представляющие несомненный интерес для понимания взаимоотношений между растениями и насекомыми - фитофагами, страдают, однако, значительной односторонностью, т.к. рассматривают роль устойчивости растений в отрыве от других факторов, которые могут существенно влиять на динамику численности вредителя. Эта односторонность проявляется даже в оценке самой устойчивости, которая рассматривается вне зависимости от агротехнического фона и погоды, хотя эти факторы, как давно известно (Пайнтер, 1953), могут существенно влиять на степень устойчивости. Не анализируется и значение вариаций в фенологии вредителя, в результате которых он в разные годы может контактировать с разными фазами развития своих кормовых растений, которые трофически для него также неравноценны (Викторов, 1967). Совершенно не учитывается и влияние на численность вредной черепашки прямого действия погоды или ее естественных врагов, важное значение которых показано другими авторами (Викторов, 1967).

Несостоятельность этого подхода подтверждена практикой. Нарастание численности вредной черепашки в начале шестидесятых годов, которое связывалось с широким распространением новых сортов озимой пшеницы (Вилкова и др., 1969), сменилось спадом, т.е. повторился цикл массового размножения, наблюдавшийся в предшествующее десятилетие, о котором сторонники разбираемого направления предпочитают не вспоминать, а между тем его трудно связать с изменениями в наборе культивировавшихся в те поры сортов пшеницы.

Большая кормовая ценность культурных растений по сравнению с дикими показана в настоящее время для многих насекомых фитофагов. Кроме упоминавшейся вредной черепашки (Виноградова, 1965), аналогичные данные известны для остроголовых клопов

(Буров, 1962), серой зерновой совки (Бобинская, 1965) и других видов. Однако улучшение трофических условий далеко не единственный фактор, который может стимулировать рост численности растительноядных насекомых в агроценозах.

Известно большое количество данных, что антропогенные факторы могут резко подавлять численность и эффективность естественных врагов вредителей, причем это подавление может происходить различными путями. В качестве примера можно привести данные Н.А.Теленги (1950) о массовой смертности яйцееда свекловичного долгоносика, зимующего в яйцах своего хозяина, под влиянием зяблевой вспашки с оборотом пласта, в результате которой паразиты оказываются погребенными под мощным слоем почвы. Тот же автор отмечает снижение численности паразитов клеверных семеедов, зимующих в головках клевера, а потому удаляемых с поля при уборке урожая семян (Теленга, 1954). Целым рядом исследований (см. Викторов, 1967) показано, что обилие яйцеедов вредной черепашки резко уменьшается в условиях монокультуры пшеницы из-за недостаточной обеспеченности дополнительными хозяевами. Интересные данные получены для некоторых паразитов галлицы Haplodiplosis equestris, повреждающей колосовые злаки в ФРГ. На культурных злаках личинки вредителя вызывают такое разрастание растительных тканей, что под их защитой становятся недоступными для яйцеклада паразитов (Baier, 1964).

Огромная литература накопилась в настоящее время о стимуляции массовых размножений растительноядных насекомых в результате уничтожения их естественных врагов при интенсивном применении пестицидов универсального действия. Одним из наглядных примеров может служить проблема паутинных клещей. По данным последних обзорных работ (Huffaker et all., 1970) рост их численности вызывается уничтожением хищников пестицидами, независимо от наличия или отсутствия стимулирующего действия последних на плодовитость клещей. Резкие антропогенные изменения в биоценозах прежде всего нарушают биоценотические (пассивные) механизмы, способные регулировать численность фитофагов на более низком уровне по сравнению с активными внутривидовыми механизмами. Это подтверждается общей тенденцией к снижению численности энтомофагов на посевах пшеницы по сравнению с целинной степью (Григорьева, 1962 и др.).

Нельзя, конечно, сбрасывать со счета и антропогенных изменений в микроклиматических особенностях местообитаний насекомых, структуре и режиме почв и т.п.

Таким образом, имеющиеся в настоящее время фактические данные не позволяют считать, что ослабление устойчивости или повышение трофической ценности культурных растений по сравнению с естественной растительностью является главной, а тем более единственной причиной роста численности фитофагов в агроценозах. Он может быть обусловлен действием различных экологических факторов, удельный вес которых до сих пор остается крайне слабо изученным. Поэтому дискуссия о том, какие из них играют решающую роль в антропогенных изменениях численности животных, останется в значительной степени бесплодной до тех пор, пока не будут проведены в достаточном количестве современные комплексные исследования динамики численности, основанные на количественной оценке роли различных факторов в естественных местообитаниях отдельных видов и в агроценозах.

Сказанное заставляет весьма критически отнестись и к односторонней ориентации защиты растений от членистоногих на селекцию устойчивых к ним сортов культурных растений (Поляков, 1971,1972; Шапиро, 1966). Это направление в некоторых случаях добилось значительных успехов, которые, однако, не дают еще оснований для превращения его в панацею. История защиты растений уже знает примеры печальных последствий одностороннего увлечения контактными пестицидами универсального действия. Необходимо учитывать уроки прошлого. Колоссальное разнообразие биологических особенностей объектов, экологических и экономических ситуаций, с которыми приходится сталкиваться защите растений, с неизбежностью требует разнообразия средств воздействия на численность вредных организмов.

Как уже отмечалось выше, естественная регуляция численности растительноядных насекомых не всегда удовлетворяет экономическим требованиям и нередко нарушается в результате хозяйственной деятельности человека. Кроме того, она требует для своей реализации дополнительных энергетических затрат в результате чего стабильность и продуктивность сообществ оказываются связанными обратной зависимостью (Margalef, 1968 и др.).

Между тем человек заинтересован, и чем дальше, тем больше, в максимальном сохранении первичной продукции в связи с непрерывным ростом потребности в пищевых ресурсах.

С другой стороны, естественные механизмы регуляции численности действуют автоматически, поэтому при их эффективности отпадает необходимость в дополнительных затратах на искусственную регуляцию численности экономически важных видов.

Изложенные соображения выдвигают альтернативу, решение которой имеет принципиальное значение для будущей ориентации защиты растений: сохранение и усовершенствование естественных механизмов регуляции численности ценой определенных потерь первичной продукции или же максимальное сохранение последней с помощью искусственных мероприятий, связанных с дополнительными расходами.

Ответ на поставленный вопрос, по-видимому, не может быть однозначным для всех случаев.

В лесах, которые существуют длительное время, где условия существования организмов наименее изменены хозяйственной деятельностью человека, а затраты на защиту растений окупаются нередко через многие годы, наиболее перспективно сохранение и максимальное использование естественных механизмов регуляции численности. Проведение истребительных мероприятий здесь оправдано лишь в тех случаях, когда размножение животных угрожает существованию древостоя. Основное значение имеет создание устойчивых древостоев из пород, наиболее приспособленных к локальным почвенно-климатическим условиям, и сопутствующей растительности, создающей благоприятную обстановку для существования естественных врагов вредных видов.

Принципиально иная задача встает перед защитой от фитофагов сельскохозяйственных культур, где человеку часто приходится дополнять естественные механизмы регуляции численности и даже целиком заменять их искусственными мерами. Среди последних, учитывая относительно медленные темпы разработки новых средств биологической борьбы и выведения устойчивых сортов растений, в ближайшие годы основное значение сохранят пестициды. В то же время тактика их применения должна быть принципиально изменена. Этого требуют широко известные побочные эффекты применения со-

временных химических средств защиты растений, связанные с их отрицательным действием на здоровье человека и домашних животных, на численность промысловых видов и естественных врагов вредителей, а также с прогрессивным ростом устойчивости к ним у вредных организмов.

В связи с этим пестициды должны превратиться из средств уничтожения вредителей в средства регуляции их численности. Именно эту задачу ставят перед собой интегрированные системы защиты растений, приобретающие сейчас большую популярность во всем мире. Решение этой задачи требует прежде всего определения уровня, на котором экономически целесообразно регулировать численность отдельных видов. Ограничение истребительных мер только теми случаями, когда численность превышает такие экономические пороги вредоносности, позволяет сократить объем и стоимость защиты растений, уменьшить загрязнение среды пестицидами и развитие устойчивости к ним вредителей.

Интегрированная борьба строится на максимальном использовании естественных механизмов регуляции численности, поэтому второе требование, которое она выдвигает, заключается в избирательности применяемых средств. Повышение селективности даже современных универсальных пестицидов вполне реально при использовании их в форме и в сроки, наиболее безопасные для естественных врагов вредителей, а также в виде отравленных приманок в сочетании с половыми и пищевыми аттрактантами. Дальнейшее уменьшение масштабов применения пестицидов возможно по мере их замены биологическими средствами, среди которых уже сейчас в значительном объеме используются энтомофаги и микробиологические препараты. В последующем наряду с этими традиционными приемами биологической борьбы возможно широкое применение веществ с гормональной активностью, которые интенсивно изучаются в последние годы.

Создание и непрерывное усовершенствование подобных интегрированных систем защиты растений представляется наиболее перспективным и реальным путем искусственной регуляции численности растительноядных животных в агроценозах. Важное место принадлежит в них и использованию различных приемов агротехники, в том числе и устойчивости растений к вредителям.

Новый подход к проблеме защиты растений требует серьезного экологического обоснования и прежде всего выяснения естественных механизмов регуляции численности и их трансформации под действием антропогенных факторов.

Динамика численности популяций и энергетика биоценозов

За последние годы все большее внимание привлекает энергетическое изучение сообществ наземных организмов, имеющее первостепенное значение для рационального использования ресурсов биосферы. Глубокая и разносторонняя связь процессов круговорота веществ и потока энергии в биоценозах с колебаниями численности организмов очевидна и многосторонна, поэтому представляется весьма важным проанализировать соотношения между двумя главными направлениями в современной экологии: продукционным и популяционно-динамическим. Это особенно существенно потому, что за последние годы делаются попытки свести динамику численности к процессам передачи и трансформации веществ и энергии в цепях питания и даже высказываются мнения, что "динамика численности на современном этапе должна перерасти в динамику продуктивности" (Рафес, 1968: 167).

Конечно, популяции всех видов не существуют в природе изолированно, а входят в качестве составных частей в системы более высокого порядка - биоценозы, существующие на основе непрерывного круговорота веществ. Благополучие отдельных популяций и слагаемого ими сообщества в целом определяется тем, насколько каждая из них "вписывается" в этот круговорот и обеспечивает его своей жизнедеятельностью. Поэтому рассмотрение популяций не как самодовлеющих единиц, а как интегральных компонентов биоценозов представляется весьма продуктивным. Значение такого подхода для понимания причин и условий формирования различного типа механизмов регуляции плотности популяции было рассмотрено в предыдущем разделе.

Следует ли, однако, из сказанного, что закономерности динамики численности станут яснее, если мы опишем популяционные процессы в терминах биомассы и эквивалентной им энергии? Положительный ответ на поставленный вопрос зависит от того, в ка-

кой мере взаимодействие организмов сводится исключительно к процессам потребления и трансформации органического вещества и к изменениям в обеспеченности кормовыми ресурсами.

Между тем в современной экологической литературе в возрастающем количестве накапливаются данные о важной роли различного рода сигнальных стимулов в регуляции темпов размножения и миграций животных в соответствии с их обеспеченностью ресурсами. Эти связи, как уже отмечалось (Викторов, 1971), основаны на процессах передачи и переработки информации, которые не могут быть описаны в энергетических терминах. Важная роль сигнальных стимулов уже отмечалась выше при рассмотрении внутривидовых механизмов регуляции плотности популяции. Еще важнее для рассматриваемого здесь вопроса их существенное значение во взаимоотношениях организмов, связанных трофическими отношениями. В настоящее время известно достаточно большое количество случаев, в которых оогенез взрослых особей растительноядных и плотоядных насекомых стимулируется чисто сигнальным действием на них присутствия кормового субстрата личинок, не имеющего для них самих пищевой ценности. Эти данные уже приводились мною ранее (Викторов, 1971), поэтому нет нужды повторять их здесь. Заключая симпозиум, посвященный влиянию внешних стимулов на гаметогенез насекомых, проф. Жоли (Joly, 1970) отметил, что в настоящее время при анализе влияния трофических факторов на оогенез необходимо учитывать не только их прямое метаболическое действие, но и сигнальное, реализуемое через органы чувств и нейроэндокринную систему.

Использование сигнальных стимулов для регуляции жизнедеятельности организмов представляет собой высокоэффективную адаптацию, позволяющую регулировать численность и темпы размножения популяции в соответствии с наличием ресурсов и обеспеченностью ими, предвосхищая неблагоприятные изменения во внешней среде. Поэтому изучение их роли в экологии животных позволит глубже понять природу гомеостаза, наблюдаемого в популяциях и сообществах организмов.

Широкое распространение чисто информационных процессов во взаимоотношениях организмов показывает, что интенсивность потока энергии через популяцию определяется реакциями состав-

ляющих ее особей на различные абиотические и биотические факторы. Поэтому, скорее понимание существа популяционных процессов может помочь выяснению причин, определяющих продуктивность в отдельных звеньях цепей питания и ее колебания, чем количественная характеристика потока энергии в сообществах способна содействовать выяснению закономерностей динамики численности организмов.

Существенно, что к подобному выводу приходят ведущие представители продукционного направления. В качестве примера можно привести недавнюю работу Г.Г.Винберга (1972), в которой он отмечает, что энергетический принцип не может объяснить причин наблюдаемой в отдельных сообществах количественной картины потока энергии. Для этого по мнению Г.Винберга, необходимо уделять больше внимания действию организмов каждого трофического уровня на предыдущий, что он склонен рассматривать как поток информации, направленный противоположно потоку энергии.

Из сказанного не следует делать вывод, что продукционные и энергетические исследования не дают ничего для развития работ в области динамики численности. Определяя поток энергии через популяции отдельных видов они дают характеристику их места и значения в круговороте веществ, а тем самым и условий формирования определенных типов популяционной динамики.

Методы исследований динамики численности

Прогресс в изучении закономерностей динамики численности тесно связан с развитием и широким применением количественных методов. Иногда встречающееся в литературе противопоставление количественных и качественных изменений неоправдано, поскольку и последние можно выразить количественно через соответствующие изменения в плодовитости и выживаемости организмов.

Для выяснения роли отдельных факторов недостаточно одной оценки вызываемых ими изменений в рождаемости и смертности. Для этого необходимо выяснить, как указанные изменения влияют на ход численности изучаемой популяции. К сожалению, это обстоятельство далеко не всегда учитывается в практике экологических исследований и приводит к необоснованным выводам о значении отдельных экологических факторов в динамике численности.

Между тем в современной экологии существуют методы, дающие возможность объективного факториального анализа процессов динамики численности. Это, прежде всего, составление так называемых таблиц выживания (life tables), которые в послевоенные годы нашли широкое применение в энтомологических исследованиях. Таблицы выживания представляют собой своего рода бюджеты исследуемых популяций, учитывающие все основные статьи их пополнения и убыли. Они основаны на последовательных учетах численности в течение развития одного поколения. Анализ таких таблиц за ряд лет позволяет дать количественную оценку роли отдельных факторов в наблюдаемых колебаниях численности и устанавливать эмпирические зависимости, пригодные для построения математических моделей.

Применение этого метода встречает затруднения в случае видов с перекрывающимися генерациями и с разнородным возрастным составом популяций. Кроме того, необходимая для него подчас достаточно громоздкая система учетов численности нередко оказывается под силу только большому коллективу исследователей. Поэтому в ряде случае употребляется более простой методический подход, основанный на оценке абсолютной численности один раз в течение генерации на стадии развития, наиболее удобной для учета. Полученные в результате этого данные о ходе численности во времени сопоставляются с оценкой интенсивности действия различных факторов для выяснения корреляционных зависимостей. Современным методам изучения динамики численности, посвящена обширная зарубежная литература (см. например, Southwood, 1966).

Рассмотренные методические подходы, по справедливому мнению Варли и Грэдвела (Varley, Gradwell, 1970) носят чисто описательный характер, поэтому, обеспечивая прогноз изменений численности, не дают понимания участвующих в них биологических механизмов, изучение и математическое моделирование которых позволит, по мнению указанных исследователей, сделать новый шаг в выяснении закономерностей динамики численности.

Исследования динамики численности, в силу самой природы изучаемого явления, могут быть только многолетними. Это обстоятельство сильно ограничивает возможности отдельных исследователей в накоплении необходимых данных по разным видам и в раз-

личных условиях. Поэтому в этой области экологии, как, может быть, ни в одной другой отрасли науки, необходима кооперация усилий. Между тем работы отдельных исследователей, изучающих динамику численности даже одних и тех же видов, ведутся обычно по разной методике и ориентированы на оценку роли различных факторов. В итоге полученные данные оказываются несопоставимыми и непригодными для сравнительного анализа.

Учитывая сказанное, особенно важной задачей представляется разработка действенной координации исследований по динамике численности, создание рабочих групп по отдельным объектам, работающих по единой согласованной методике.

Большой материал по динамике численности экономически важных видов могут давать ведомственные службы, повышение методического уровня работы которых представляет одну из важнейших задач экологов.

Особого внимания заслуживает вопрос о разработке методов учета численности, составляющих основу большинства полевых экологических исследований. Этому важнейшему вопросу в отечественной литературе до сих пор уделяется явно недостаточное внимание. Отсутствуют, в частности, современные пособия, подготовленные советскими авторами, а имеющиеся в зарубежной литературе книги не переводятся на русский язык. Усиление работы в этом направлении совершенно необходимо не только для повышения уровня теоретических исследований, но и для чисто практических целей. В частности, широкое распространение интегрированных систем защиты растений с необходимостью предполагает наличие эффективных и малотрудоемких методов оценки обилия вредных видов для решения вопроса о целесообразности проведения истребительных мероприятий.

Усовершенствование методов учета численности возможно в различных направлениях. Одно из них заключается в разработке технических устройств, облегчающих взятие проб и подсчет содержащихся в них организмов. Другим направлением может быть установление корреляций между абсолютной численностью и ее оценками, получаемыми при использовании различных методов учета относительной численности (кошение, сбор в различного рода ловушки и пр.).

Для чисто практических целей, когда важным бывает не абсолютная величина плотности популяции, а превышение ею определенных пороговых значений, широкое применение могут получить схемы последовательного (секвенциального) учета численности, которые позволяют на основании небольшого количества проб решать вопрос о целесообразности истребительных мероприятий. К сожалению, этот подход почти не используется в нашей экологической практике, отсутствуют и руководства на русском языке с изложением теории этого метода применительно к задачам популяционных исследований.

Почти совсем не уделяется внимания методам оптимизации учетов численности, связанным с выбором рациональной величины и количества проб, обеспечивающих минимальную трудоемкость экологических исследований и надзора за численностью экономически важных видов. В практике экологических исследований до сих пор преобладает шаблон в размерах и числе закладываемых проб, лишенный всякого вариационно-статистического обоснования.

Резкое повышение методического уровня исследований является первоочередной задачей. Оно должно включать подготовку отечественных руководств по современным методам изучения динамики численности, перевод лучших зарубежных сводок на эту тему, включение этих вопросов в учебные программы курсов экологического профиля в высших учебных заведениях.

ЛИТЕРАТУРА

Арнольди К.В., 1956. О попытках определения признаков инвазии вредной черепашки. Зоол.ж., 35, 7, 990-1003.

Бобинская С.Г., 1965. Особенности развития серой зерновой совки на посевах пшеницы и в невозделанной степи. Тр. Всес. энтом.о-ва, 50: 162-169.

Буров В.Н., 1962. Факторы, определяющие динамику численности и вредоносность остроголовых клопов Aelia (Heteroptera, Pentatomidae) в целинных районах Северного Казахстана. Энтомол.обозр., 41, 2, 262-273.

Викторов Г.А., 1960. Биоценоз и вопросы численности насекомых. Ж. общ.биол., 21, 6: 401-410.

Викторов Г.А., 1967. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки. "Наука", М. 271 стр.

Викторов Г.А., 1968. Влияние плотности популяции на соотношение полов у Trissolcus grandis Thorus. (Hymeoptera:Scelionidae). Зоол.журн., 47, 7: 1035-1039.

Викторов Г.А. 1969. Механизмы регуляции численности насекомых. Вестн. АН СССР, 6: 37-45.

Викторов Г.А. 1971. Трофическая и синтетическая теории динамики численности насекомых. Зоол. ж., 50, 3: 361-372.

Викторов Г.А. и Кочетова Н.И. 1971. Значение плотности популяции в регуляции соотношения полов у Trissolcus volgensis (Hymenoptera, Scelionidae). Зоол.ж., 50, 11: 1753-1755.

Викторов Г.А. и Кочетова Н.И. (в печ.). Роль следовых ферментов в регуляции соотношения полов у Trissolcus grandis (Hymenoptera, Scelionidae). Ж. общ.биол.

Вилкова Н.А., Виноградова Н.М., Поляков И.Я., Шапиро И.Д. 1969. Состояние и перспективы разработки проблемы защиты посевов от вредной черепашки. Энтомол.обозр., 48, 1: 25-43.

Винберг Г.Г. 1972. Исследования биологического баланса и биологической продуктивности озер в Советском Союзе. Экология, 4: 5-18.

Виноградова Н.М. 1965. Резервации вредной черепашки Eurygaster integriceps Put. (Heteroptera, Scutelleridae) на дикой злаковой растительности. Энтомол.обозр., 44, 4: 728-737.

Гиляров М.С. 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. Изд. АН СССР, М.-Л., 279 стр.

Григорьева Т.Г. 1962. Некоторые итоги и перспективы изучения вредителей зерновых культур и борьба с ними при освоении целины. Зоол.ж., 41, 1, 3-17.

Гримальский В.И. 1971. Устойчивость сосновых насаждений против хвоегрызущих вредителей. М., "Лесная промышл.", 136 стр.

Кочетова Н.И. 1972. Влияние плотности популяции самок трихограммы на соотношение полов в их потомстве. "Экология", 3: 84-86.

Наумов Н.П. 1967. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных. Зоол.ж., 46, 10: 1470-1485.

Наумов Н.П. 1970. Развитие представлений о популяции в экологии животных. Очерки по истории экологии, "Наука", М.: 106-146.

Пайкин Д.М. 1961. Вредная черепашка. Изд. с.х.литер., Л., 86 стр.

Пайнтер Р. 1953. Устойчивость растений к насекомым. ИЛ, М., 442 стр.

Поляков И.Я. 1968. Развитие и современное состояние теории динамики популяций животных. Матер. научно-метод. сов. по проблеме: "Методы прогноза появления основных вредит. и болезней с/х растений...", Всес. ин-т защ. раст., Л., 5-23.

Поляков И.Я. 1971. Современные проблемы защиты растений и роль АН СССР и академий наук союзных республик в их разработке. Матер. Пленума Научн.совета по проблеме: "Биол.основы освоения,реконструкции и охраны животного мира". "Мецниереба", Тбилиси, 16-28.

Поляков И.Я. 1972. Экологические основы защиты растений от вредителей."Экология", 4: 19-31.

Рафес П.М. 1968. Роль и значение растительноядных насекомых в лесу."Наука", М.

Теленга И.А. 1950. Паразит ценокрепис (Coenocrepis bothynoderis Grom.) и его значение в размножении свекловичного долгоносика. Научн.тр. Ин-та энтомол. и фитопатол. АН УССР, № 2, 142-170.

Теленга И.А. 1954. Паразиты клеверных семидов, их значение и пути использования. В кн. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми. Изд-во АН УССР, Киев, 55-72.

Шапиро И.Д. 1966. Проблема численности насекомых и селекция сельскохозяйственных культур. Ж.общ.биол., 4, 423-435.

Шварц С.С. 1967. Популяционная структура вида. Зоол.ж., 46, 10, 1456-1469.

Шварц С.С. 1970. К истории основных понятий современной экологии. Очерки по истории экологии, "Наука", М.: 89-105.

Шварц С.С., Гурвич Э.Д., Ищенко В.Г. и Сосин В.Ф. 1972. Функциональное единство популяции. Ж. общ.биол., 33, 1: 3-14.

Шмальгаузен И.И. 1940. Пути и закономерности эволюционного процесса. Изд. АН СССР, М.-Л., 231 стр.

Шумаков Е.М. и Виноградова И.М. 1958. Экология вредной черепашки. Тр. Всес. ин-та защ. раст., 9, 19-71.

Albrecht F.O. 1967. Polymorphisme phasaire et biologie des acridiens migrateurs, Masson et Cie., Paris, 194p.

Baier M. 1964. Zur Biologie und Gradologie der Sattelmücke Haplodiplosis equestris Wagner (Diptera, Cecidomyiidae). Z. ang. Entom., 53, 3, 217-273.

Bateman M.A. 1972. Local populations. Abstr. 14th Intern. Congr. Entom., Canberra, 202.

Birch L.C., Ehrlich P.R. 1967. Evolutionary history and population biology, Nature, 214, 5086, 349-352.

Boor P.J.den. 1968. Spreading of risk and stabilization of animal numbers. Acta Biotheoret., 18, 1-4, 165-194.

Brown E.S., Betts E. and Rainey R.C. 1969. Seasonal changes in distribution of the African armyworm, Spodoptera exempta (Wlk.) (Lep., Noctuidae), with special reference to Eastern Africa. Bull.Entom.Res., 58, 4, 661-728.

Eichhorn O. 1968. Problems of population dynamics of silver fir wolly aphids, genus Adelges (=Dreyfusia), Adelgidae. Z.ang.Entom., 61, 2, 157-214.

Elton C.S. 1949. Population interspersion: an essay on animal community patterns. J.Ecol., 37, 1, 1-23.

French R.A. 1966. Long distance movement of two migrant Lepidoptera in relation to synoptic weather conditions. Biometeorology II, Proc.IIId Intern. Biometeorol. Congr., 565-569.

Hairston N.G., Smith F.E. and Slobodkin L.B. 1960. Community structure, population control, and competition. Amer. Naturalist, 94; 879, 421-425.

Huffaker C.B., van de Vrie M., McMurtry J.A. 1970. Ecology of tetranychid mites and their natural enemies: a review. II. Tetranychid populations and their possible control by predators: an evaluation. Hilgardia, 40, 11, 391-458.

Iwao S. 1967. Some effects of grouping in lepidopterous insects Colloq.intern.Centre nat.rech.scient., 173, 185-210.

Johnson C.G. 1969. Migration and dispersal of insects by flight Methuen, London, 763p.

Joly P. 1970. Voies physiologiques d'action des facteurs externes sur l'ovaire. Coll.inter.Centre nat.rech.scient., 189, 401-410.

Margalef R. 1968. Perspectives in ecological theory. Univ. Chicago Press, 111p.

Mayer K. 1968. Die Verwendung von Lockstoffen in der Schädlingsbekämpfung. 2.Sexuallockstoffe. Gesunde Pflanzen, 20, 9, 179-189.

Reddingius J. and Boer P.J.den. 1970. Simulation exeriments illustrating stabilization of animal populatio numbers by spreading of risk. Oecologia (Berl.), 8 5, 3, 240-284.

Slobodkin L.B. 1961. Growth and regulation of animal populations. Holt, Rinehart a.Winston, New York, 184p.

Southwood T.R.E. 1966. Ecological methods with particular reference to the study of insect populations, Methuen, London, 391p.

Way M.J. and Cammell M. 1970. Aggregation behaviou in relation to food utilization by aphids. Brit. Ecol. Soc. Symp, 10, 229-247.

Varley G.C. and Gradwell G.R. 1970. Recent advances in insect population dynamics. Ann.Rev.Entom., 15, 1-24.

Schwerdtfeger F. 1968. Ökologie der Tiere. Demökologie. Paul Parey, Hamburg u. Berlin, 448 S.

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ЖИВОТНЫХ И УПРАВЛЕНИЕ ЕЮ

И.Я.Поляков
(ВИЗР ВАСХНИЛ)

Тема доклада имеет три взаимосвязанных аспекта: теория динамики популяций; теория и методы прогноза численности популяций вида в конкретной зоне ареала; теория и методы управления численностью вида в конкретной зоне ареала. Все три аспекта этой темы остродискуссионны, что прежде всего связано с большой интенсивностью их разработки, постоянным расширением и углублением методов исследования, определяющих непрерывный поток новых фактов, гипотез и идей. Эти же обстоятельства предопределяют и принципиальное сближение концепций, ранее казавшихся малосовместимыми. И если они еще оказываются противоречивыми, то это преимущественно становится следствием недостаточно дифференцированного подхода к рассмотрению всех аспектов проблемы для видов, обитающих в естественных экосистемах и агроценозах.

Именно поэтому в настоящем докладе проблема рассматривается только применительно к динамике популяций вредителей сельскохозяйственных культур и управления ею в целях рациональной защиты растений. В теоретическом отношении она своеобразна, а в практическом отношении настолько актуальна, что может и должна стать предметом особого внимания. В то же время некоторые положения, имеющие более общее значение, могут легко обнаружить специалисты, работающие в других сферах.

Теория динамики популяций

Дискуссионно и само понятие динамики популяций. Многие исследователи отождествляют её с изменением плотности поселений (см. Викторов, 1965,1967,1969,1971). Это служит для них основанием рассматривать в качестве факторов динамики популяций те, которые влияют на плотность поселения и зависят от нее. Такое положение справедливо для видов, характеризующихся

сравнительно медленным изменением численности и небольшими её диапазонами. Однако оно приписывается как типичное формам с большой динамичностью численности, к которым относятся вредители и большинство видов, населяющих Землю. У форм, характеризующихся большой изменчивостью численности, динамика популяций слагается из динамики стациального распределения и плотности поселений. Оба этих слагаемых органически связаны единой системой реакций вида на среду и отражают главнейшие черты его адаптаций на популяционном и общевидовом уровнях. Поэтому односторонний подход к самой трактовке динамики популяций исключает полноценный и объективный анализ причин и закономерностей этих явлений. Мною неоднократно обращалось внимание на необходимость правильного понимания сущности динамики популяций при изучении её закономерностей (Поляков, 1950,1964,1968А и др.).

В настоящее время выявлен большой перечень факторов, в принципе способных влиять на динамику стациального распределения, плотность поселений, общую численность вида. Однако в оценке их значения существуют еще расхождения принципиального характера. Они порождаются прежде всего разумным стремлением найти среди множества факторов, влияющих на динамику популяций, небольшое число наиболее определяющих её закономерности. Однако на практике это зачастую осуществляется без объективного учета механизмов влияния изучаемых факторов на популяции, что приводит к переоценке одних и недооценке или игнорированию других. Эту тенденцию, почти неизбежную на первых этапах разработки любой теории, пора уже преодолеть. Совершенствование теории возможно только на базе синтеза всех данных науки, объяснения значения всей совокупности накопленных фактов, а не путем выбора, укладывающихся в защищаемую концепцию и игнорирования прочих.

Дискуссионность в оценке роли факторов и разнохарактерный подход к их классификации обусловлены недоучетом или своеобразностью толкования некоторых исходных методических и методологических положений. Часто факторы динамики численности животных анализируются без конкретного учета популяционной и внутрипопуляционной структуры исследуемых видов. В то же время популяционную структуру следует рассматривать как генераль-

ную адаптацию общевидового ранга, определяемую степенью лабильности реакций данной жизненной формы на состояние энергетических ресурсов и физических факторов среды (Поляков, 1967, 1969,1972-А). Многие экологи недоучитывают механизмы влияния среды на формирование морфо-физиологических свойств популяций разных рангов и по существу не учитывают их разнокачественность. Это стало следствием слабого внимания и физиологии изучаемого объекта, а также специфичности генотипической и фенотипической изменчивости у разных жизненных форм в связи с неодинаковой природой их реакций на состояние энергетических ресурсов и физических факторов среды. Наконец, не всегда выдерживается системный подход при анализе факторов динамики популяций. Часто зависимости и связи, свойственные одним уровням организации жизни, или популяционным структурам, автоматически переносятся на другие, или вообще не учитываются связи явлений с популяционной структурой и районом ареала. По этой же причине закономерности, свойственные регуляции численности популяций в естественных экосистемах, неподвергавшихся тотальным воздействиям человека, приписывают популяциям, формирующимся в агроценозах, где эти воздействия проводятся с плановой регулярностью.

В рамках данного выступления нет надобности разбирать многие вариации одностороннего подхода к трактовке динамики популяций. Ограничусь их рассмотрением в наиболее популярной теории, подразделяющей факторы среды на регулирующие и модифицирующие (Викторов, 1965,1967,1969), имеющей у нас и за рубежом большое число сторонников. Согласно этой концепции физические факторы среды и энергетические ресурсы (качество, количество, доступность корма) отнесены к модифицирующим, а регулирующими признаются только межвидовые отношения. Правда, позднее (Викторов, 1971) придается значение регулирующих факторов и внутрипопуляционным отношениям, но это не вносит радикальных изменений в сущность разбираемой теории.

Основанием для такой классификации факторов служит допущение, что корм и физическая среда не могут действовать на популяции по принципу обратной связи. Состояние и характер воздействия этих факторов не может изменяться в зависимости от

плотности популяции и её морфо-физиологических свойств. В то же время межвидовые и внутрипопуляционные отношения развиваются по принципу обратной связи - оба звена четко взаимодействуют и взаимоизменяются. Эта концепция основана на богатых новых данных, но в трактовке их допускаются те методологические упущения, которые охарактеризованы выше.

Мною неоднократно освещались механизмы, определяющие реакции популяций вредных видов на кормовую базу в связи с состоянием физических факторов среды и зависимость кормовой базы от воздействия на неё популяций и климатических факторов (Поляков, 1950,1964,1967 и др.). Эти взаимосвязи вполне соответствуют принципу обратной связи. Однако этот принцип замаскирован и опосредован тем, что меняется не состояние среды,а средой изменяется природа реакций на её состояние. Характер реакций популяции на кормовые ресурсы и физические факторы в будущем предопределяется состоянием их в прошлом, когда шло развитие организмов, слагающих популяцию. В результате сочетания генотипических свойств популяции и её фенотипической изменчивости под влиянием условий питания и физической среды вырабатывается программа реакций на среду, в которую она попадает в последующем периоде. Отбор закрепляет такое программирование реакций, которое оказывается наиболее целесообразным. Мне представляется, что отрицание принципа обратной связи в воздействиях кормовых ресурсов и физических факторов на популяции, основано в конечном счете на неправильном представлении о физиологических механизмах влияния этих факторов. Интересное подтверждение этого положения содержится также в работе Wynne-Edwards (1970). Следовательно, если в воздействиях кормовой базы и физической среды на популяции также усматривается принцип обратной связи, то отпадает главный критерий для разделения факторов на модифицирующие и регулирующие. Поэтому требуется не противопоставление роли факторов, а единая система объяснения их иерархической взаимосвязи, что в принципе правильно отмечается Н.П.Наумовым (1972-А) и ранее неоднократно предлагалось мною (Поляков, 1954,1964,1967,1968-А и др.).

В этой связи известным фактам, показывающим роль плотности популяции в регуляции взаимсотношения особей, их плодови-

тости и выживаемости, необходимо давать новую трактовку. До недавнего времени наличие различных эндогенных механизмов, влияющих на размножение и выживаемость особей в популяции, действительно связывали исключительно с её плотностью. Именно поэтому они рассматривались в качестве адаптации, предотвращающей нерациональное использование ресурсов среды, как важнейший механизм автоматического контроля численности. В то же время это положение противоречит сложившейся со времен Ч.Дарвина аксиоме, что каждый вид характеризуется тенденцией к беспредельному размножению и расселению, отнюдь не согласуемому с ресурсами среды, но лимитирующимися ею. Наконец, если справедливо, что внутрипопуляционные механизмы автоматической саморегуляции численности действуют безотносительно к состоянию кормовых ресурсов и физических факторов среды, то верхние уровни плотности популяций были бы одинаковыми, а интенсивность размножения и выживаемость определялись исключительно плотностью поселения. Такое положение не наблюдается. В природе, при массовых размножениях вредителей, плотность их поселений в каждой стации определяется степенью оптимальности кормовых ресурсов и длительностью периода их использования (Поляков, 1950,1954,1964). В этом может легко убедиться каждый непредубежденный эколог. Экспериментальные данные, показывающие зависимость активности эндогенных механизмов регуляции плотности популяций от обеспеченности кормом и "пространством" приведены Wynne-Edwards (1970).

Учитывая изложенное, мною высказано соображение, что более правильно истолковывать внутрипопуляционные отношения как адаптацию, обеспечивающую расселение вида, когда для этого складываются благоприятные условия (Поляков, 1967). Напомню, что обострения внутрипопуляционных отношений обычно возникают не в период экстремального состояния кормовых ресурсов и физической среды, когда возможно проявление конкуренции. В этих условиях антагонизм чаще всего гаснет и уступает место взаимопомощи. Обостряются внутрипопуляционные отношения обычно при оптимальном состоянии среды и соответствующем физиологическом состоянии особей, обусловленном ею. Приведу лишь немногие факты из большого арсенала. У ондатры (Ondatra zibethica L.) в течение зимовки большие шансы на выживание имеют крупные семьи,

особенно в северных районах ареала. Поэтому обострение внутрисемейных отношений начинается весной, когда среда становится оптимальной и наступает период размножения. У серых полевок (Microtus) в экстремальных зимних условиях наблюдается "скучивание", снижающее затраты энергии на терморегуляцию. При массовом размножении отмечается потомство нескольких самок в одном гнезде и коллективное его выкармливание. Однако обостряются внутрипопуляционные отношения в местах резервации полевок при наступлении благоприятной для расселения экологической обстановки. У хлопковой совки (Heliothis armigera Huebner) развитие гусениц первых трех возрастов идет быстрее и с лучшей выживаемостью при совместном воспитании, а гусеницам старших возрастов свойствен каннибализм. В то же время у некоторых полиморфных насекомых со сменным типом размножения (тли) плотность колоний наряду с другими факторами (состояние питающих растений, температура, длина дня и др.) может стать причиной образования крылатых особей и расселения. При этом надо учитывать,что образование такой плотности колоний, которая сама становится фактором образования крылатых особей, все же определяется состоянием кормовой базы и физической среды. Четко показана зависимость от кормовой базы фенологии и интенсивности размножения другой колониальной формы - обыкновенного паутинного клеща (Tetranychus telarius L.) (Успенский, 1960).

На первых порах эти соображения были встречены критически (Наумов, 1967), так как мною обращалось внимание на одну сторону внутривидовых отношений и неполно освещалось их значение для микроэволюции и формирования адаптаций видового уровня. Позднее John Christian (1970), подтвердив справедливость моей догадки, одновременно показал, что внутрипопуляционные отношения, являясь важным механизмом стимулирования расселения популяций, играют первостепенную роль в микроэволюции. Н.П.Наумов (1971,1972-А,В) дал дальнейшее развитие трактовке роли внутрипопуляционных отношений и стимулирования ими миграций как адаптации, объединяющей всю совокупность популяций в биологическую дискретность - вид, в то же время обеспечивающей его изменчивость в соответствии с состоянием энергетических ресурсов и физических факторов среды, их распределения на территории. Мне

представляется, что именно такая трактовка значения внутрипопуляционных отношений в процессе динамики численности позволяет полноценно рассматривать её как совокупность изменения стациального расселения и плотности поселений, построить рациональную иерархию роли отдельных факторов. С учетом этого рассмотрим роль межвидовых отношений.

Межвидовые отношения исторически складывались как автоматически регулируемые, исключающие полное истребление фитофагами кормовых растений, а хищником и паразитами - своей жертвы. Однако со времен Г.Спенсера (1899) основное внимание уделялось автоматическому регулированию взаимоотношений в звене хищник-жертва и не уделялось должного внимания звену растение-фитофаг. Это породило переоценку роли хищников в динамике численности животных - фитофагов. В настоящее время с полным основанием можно считать, что главным механизмом регуляции межвидовых отношений на всех трофических уровнях служит возможность обеспечить положительный энергетический баланс вида - потребителя. Если затраты на добывание и усвоение корма в данных условиях физической среды меньше, чем получаемая в корме энергия, то популяция процветает. Если энергетический баланс отрицательный - она вымирает, что создает предпосылку восстановления кормовых ресурсов. Отрицательный энергетический баланс наступает задолго до полного истребления популяций, служащих кормовыми ресурсами. Остается подчеркнуть, что в цепи взаимоотношения компонентов разных трофических уровней, решающее значение в динамике популяций имеют не вышестоящие, а нижестоящие звенья. Следовательно не хищники определяют динамику популяций фитофагов и не фитофаги определяют динамику популяций кормовых растений, а, наоборот, популяции кормовых растений определяют динамику фитофагов, а фитофаги - динамику хищников и консументов более высоких порядков.

В этой связи следует также остановиться на роли патогенов, способных вызывать эпизоотии в популяциях фитофагов и паразитов. Этим факторам также придается большое значение в регуляции численности животных. Мною неоднократно отмечалось, что роль патогенов и паразитов возрастает при ослабленности популяций фитофагов неблагоприятной кормовой базой или экстре-

мальными климатическими факторами (Поляков, 1950,1954,1964 и др.). Это обстоятельство позволяет считать, что в естественных экосистемах эпизоотии служат фактором, ускоряющим "снятие с пайка" обреченных на вымирание популяций при наступлении у них отрицательного энергетического баланса. Таким путем существенно предотвращается подрыв кормовой базы, облегчается её восстановление, исключается преждевременная сукцессия всей экосистемы. Следовательно взаимоотношения патоген (паразит) - хозяин также в конечном итоге предопределяются энергетической базой и физическими факторами среды, в которых существует популяция хозяина.

Очевидная невозможность объяснить закономерности динамики популяций при одностороннем подходе к определению роли отдельных групп факторов, побудила исследователей создать более гибкую синтетическую теорию (Поляков, 1968-А; Викторов, 1971; Наумов, 1972-А,1972-Б). Суть её сводится к тому, что динамику популяций надо рассматривать с учетом адаптивных свойств вида, конкретной обстановки, в которой она исследуется, морфо-физиологического состояния популяций. Все это в принципе создает основу для сближения разных точек зрения, хотя не исключается и расхождение взглядов. Так, Г.А.Викторов (1971) допускает,что изменяются значения только внутривидовых и межвидовых отношений, как факторов регуляции численности популяций. Он допускает, что у вредителей сельскохозяйственных культур утрачиваются (в большей или меньшей мере) естественные механизмы регуляции численности. В то же время он остается на позиции отрицания роли корма и физической среды как факторов регуляции численности популяций животных. В общем в такой трактовке теория получается полусинтетической.

Н.П.Наумов (1972-Б) считает, что при низком уровне численности популяции решающее значение имеют климатические факторы, при среднем - биоценотические (обеспеченность пищей, враги, конкуренты, болезни), а при высоком - включается популяционная авторегуляция, снижающая интенсивность размножения и усиливающая эмиграцию. В общем эта точка зрения является шагом вперед по направлению к созданию синтетической теории, но и она нуждается в некотором уточнении.

Прежде всего необходимо учитывать с какой жизненной формой исследователь имеет дело, какова её популяционная структура (Поляков, 1972-А). Формы динамичные и имеющие сложную популяционную структуру, определяемую самой природой их реакций на энергетические ресурсы и физические факторы среды, не могут рассматриваться с одинаковых позиций с нединамичными формами, имеющими упрощенную популяционную структуру. Если для первых решающее значение в динамике численности имеют физические факторы среды и кормовая база практически на всех уровнях плотности популяций, то для вторых решающее значение имеют внутривидовые и межвидовые отношения, а кормовая база - только при чрезмерно высоких плотностях популяций. Вредители сельскохозяйственных культур относятся к таким группам животных, для которых решающее значение в динамике популяций имеют физические факторы и кормовые ресурсы среды. Под влиянием этих факторов формируются морфо-физиологические свойства популяций, их реакции на энергетические ресурсы и климатические факторы, характер внутрипопуляционных и межвидовых отношений и значение последних для тенденций изменения численности. В этой связи мною предложено весь цикл динамики популяций разделить на пять фаз, каждая из которых характеризуется определенным типом заселения территории, морфо-физиологическими свойствами, в том числе интенсивностью размножения и выживаемостью, внутрипопуляционными и межвидовыми отношениями (Поляков, 1964,1967, 1968-А и др.). Однако переход из одной фазы в другую, а следовательно и система включения факторов регуляции численности, порождаемых внутрипопуляционными и межвидовыми отношениями, определяется состоянием кормовой базы и климатическими факторами, в которых она развивалась на предыдущей фазе и находится на данной. Мне представляется, что изложенная схема синтетической теории динамики популяций с наибольшей полнотой объединяет в логическую систему накопленные наукой факты. То обстоятельство, что она позволяет о динамике численности и о вероятных факторах, способных на нее воздействовать, судить заблаговременно по состоянию кормовой базы, физической среды и морфо-физиологическим свойствам популяции, делает её приемлемой для решения задач прогноза численности вредителей.

В этой связи приобретает большое практическое значение метод морфо-физиологических индикаторов (Шварц, 1958; Шварц, Смирнов, Добринский, 1968) для оценки не только различий популяций, обусловленных средой, но и оценки роли среды в формировании их свойств и влияния на динамику численности. Этим я не склонен ограничить теоретическое значение данного метода для познания закономерностей микроэволюции (Шварц, 1969). Самим существом своим метод морфо-физиологических индикаторов утверждает, что динамика популяций связана с их морфо-физиологической изменчивостью, на что я обратил внимание давно (Поляков, 1950,1954,1964 и др.) и предложил пользоваться показателями "жизненности популяций" для оценки потенциальной возможности изменения их численности. Мне представляется, что наиболее объективный и обозримый метод оценки изменчивости популяций разных рангов под влиянием состояния кормовой базы и физических факторов среды, раскрывающий адаптивную сеть наблюдаемых изменений, дан в работе С.В.Васильева и В.И.Ефимова (1970). Этот метод сейчас широко применяется при анализе изменчивости популяций вредителей.

Таким образом современная синтетическая теория динамики популяций исходит из необходимости иерархического подхода к оценке роли факторов в регуляции их численности. При этом учитывается, к какой жизненной форме относится вид (какова лабильность его реакций на энергетические ресурсы и физические факторы среды), какова фаза динамики популяций и в какой зоне ареала вида она исследуется. Интенсивное земледелие почти полностью разрушает механизмы автоматического контроля численности популяций, свойственные естественным экосистемам. Кроме того вредная фауна комплектуется за счет видов с лабильными реакциями на состояние кормовой базы и физических факторов среды, за счет форм со сложной популяционной структурой. Поэтому динамика численности вредителей определяется состоянием кормовой базы и физической среды, находящимися под существенным контролем планомерных агротехнических и организационно-хозяйственных мероприятий. Под влиянием этих факторов формируются внутривидовые и межвидовые отношения, вследствие чего в динамике популяций вредителей они имеют подчиненное значение.

Для ряда видов вредителей в нашей лаборатории разработаны модели динамики популяций, исходя из принципов синтетической теории. Обработка многолетних материалов с помощью ЭВМ показала правильность теоретических предпосылок и возможности достоверного прогноза динамики популяций вредителей при использовании в качестве критериев некоторых показателей состояние климатических факторов, наиболее существенно влияющих на кормовую базу и морфо-физиологические свойства популяций.

Теория и методы прогноза численности вида

Применительно к вредителям сельскохозяйственных культур разрабатывается три типа прогнозов: многолетний, на год и фенологический. Каждый из них имеет своеобразное практическое назначение, теоретические основы и методические решения.

Многолетний прогноз характеризует вероятный средний уровень распространения и экономического значения отдельных видов (или комплексов их) в конкретном регионе к какому-то отдаленному периоду в связи с перспективами изменения технологии и интенсивности земледелия. Это позволяет заблаговременно определить задачи науки и принять меры к обеспечению хозяйств необходимыми материально-техническими средствами защиты растений. Теоретической предпосылкой таких прогнозов служит признание решающего значения в определении среднего уровня численности вредного вида его обеспеченности энергетическими ресурсами. С учетом этих обстоятельств оцениваются возможности резервации вида в неблагоприятные сезоны и расселения в оптимальные периоды, эффективность сдерживания расселения и численности вредителя за счет агротехнических и организационно-хозяйственных мероприятий, активных истребительных приемов. При этом учитываются и общие тенденции изменения экономического значения вредителей, наблюдаемые в связи с развитием и интенсификацией сельскохозяйственного производства (Поляков, 1972-Б).

Практическая разработка многолетних прогнозов опирается на комплекс приемов. Прежде всего проводится районирование территории страны по среднему уровню значимости вредных видов (и их комплексов). Выделяются зоны с учетом однородности почвенно-климатических условий, степени освоенности территории

под земледелие, набора выращиваемых культур и соотношения площадей, занятых ими, технологии производства. Принимаются во внимание также исходные флористические и фаунистические комплексы (Поляков, 1964). Достаточно сопоставить значимость вредных видов в зонах и провинциях с однородными почвенно-климатическими характеристиками, но с разной освоенностью территории под земледелие, его интенсивностью и технологией, чтобы стало очевидным насколько эти обстоятельства стали определяющими в формировании вредной фауны и её экономического значения.

Далее применительно к каждой зоне определяют критические периоды для существования каждого вида, зависимость их экстремальности от изменчивости погоды по годам, а также от агротехнических мероприятий. Многолетний анализ агроклиматических данных позволяет оценить вероятность повторения благоприятных и неблагоприятных лет для конкретного вредного вида, а следовательно амплитуду колебания и общую значимость его вреда.

Особо важное значение для прогноза среднего уровня значимости вредного вида в зоне имеет определение вероятного изменения соотношения площадей (и емкости) мест резервации и расселения в связи с предстоящим развитием технологии земледелия (мелиорация, орошение, химизация, смена соотношения площадей под отдельными культурами, изменения в технике обработки почвы и ухода за посевами и др.). Этот критерий многолетнего прогноза в конечном итоге становится наиболее важным. С ним тесно связан учет перспектив изменения качества сортов высеваемых культур, вероятного изменения эффективности питания вредителя на новых сортах. Часто эскалация вредоносности отдельных видов может определяться улучшением их кормовой базы в связи с сортовыми свойствами растений (Поляков, 1968-В). Так, сорта пшеницы современной селекции в решающей степени определили усиление вредоносности черепашки (Eurygaster integriceps Put.) и хлебных пилильщиков (Cephus pygmaeus L., Trachelus tabidus F.). Обогащение кукурузы лизином способствует повышению вредоносности стеблевого мотылька (Ostrinia nubilalis Huebner), и, вероятно, может стимулировать плодовитость мышей (Mus, Apodemus).

Учитываются также тенденции в прогрессе защиты растений. Напомню, что даже замена устаревших пестицидов имеет определенные последствия. Так, замена ДДТ хлорофосом, имеющим меньшую продолжительность действия, существенно усложнила борьбу с вредной черепашкой, особенно в связи с удлинением периода её размножения при питании на пшеницах современной селекции.

Анализ общих тенденций изменения экономического значения вредных видов и затрат на борьбу с ними в связи с ростом объемов сельскохозяйственного производства, а также выявление причин наблюдаемых явлений, служит предпосылкой теории защиты растений, ее стратегии (Поляков, 1964,1968,1972-Б).

Прогноз на год характеризует по зонам ожидаемое стациальное распределение вредных видов, плотность популяций в каждом типе стаций (будет она выше или ниже порога вредоносности). Это позволяет заблаговременно определить для каждого региона объемы защитных работ (площади, кратность обработок) против конкретных видов. В качестве критериев для таких прогнозов на следующий год используются материалы о состоянии популяций (стациальном распределении, плотности, морфо-физиологических данных, интенсивности и эффективности борьбы с ними), определяемых прежде всего степенью благоприятности для них условий погоды и кормовой базы в предшествующем и данном году, некоторыми организационно-хозяйственными и агротехническими мероприятиями. По мере изученности физиологии и экологии объекта все эти критерии получают четкое количественное выражение, позволяющее в конечном итоге предложить математическую формулу прогноза для конкретной зоны. Такие формулы разработаны для вредной черепашки применительно к Северному Кавказу, Саратовской области и Западному Казахстану, озимой совки (Agrotis segetum Schiff) для зон с одной и двумя генерациями, для общественной полевки (Microtus socialis Pall.) в Мильско-Карабахской степи Азербайджана); разрабатываются для обыкновенной полевки (Microtus arvalis Pall.) в Калининградской области и Ставропольском крае, а также в других районах Северного Кавказа. При изменении технологии земледелия формулы нуждаются в пересмотре. Здесь

).Работы находятся в печати. Сб.трудов ВИЗР, в.36.

проявляется стык между годичными и многолетними прогнозами. Ослабление эффективности ранее использованных для прогноза критериев, если это связано с введением в практику новых приемов земледелия, свидетельствует, что именно последние вносят решающие изменения в состоянии среды для вредителей и их необходимо использовать в качестве критериев.

При прогнозе на год очень существенно оценить степень подготовленности популяций вредителя к переживанию неблагоприятных сезонов (периода зимовки и летней засухи). Для моновольтинных форм подготовленность к переживанию критических периодов определяется благоприятностью кормовой базы и погодных условий предшествующих сезонов, определявших степень завершенности их развития и нажировки. Для поливольтинных форм характерна сезонная изменчивость популяций, связанная с воздействием тех же факторов, а также продолжительности светового дня. Не отрицая значения продолжительности дня для формирования реакций насекомых на кормовую базу и климатические факторы, приходится признать, что последнее слово все же остается за этими факторами (Поляков, 1964,1967). Мною также показаны механизмы, определяющие формирование сезонных популяций у таких форм грызунов как полевки (Поляков, 1964,1969).

Важным методическим подспорьем для разработки прогнозов на год служит установление фазовой изменчивости популяций в процессе цикла их динамики. При этом учитывается, что быстрота реакций на состояние кормовых ресурсов и климатических факторов у разных жизненных форм вредителей своеобразна. Это определяет разные темпы изменения их расселения и численности. У одних полная смена фаз цикла может занимать десятилетия, а у других - укладывается в один сезон. Данное положение определяет характер исходной информации, необходимой для прогноза отдельных биологических групп вредителей. В СССР главнейшие вредители разделены на 5 основных групп и определены принципы прогноза каждой из них, а также необходимая исходная информация (Поляков, 1964). Соответственно с этим разработаны методики сбора исходной информации для прогноза.

Совокупность приемов, используемых для разработки прогнозов распространения вредителей сельскохозяйственных культур на

год, предусматривает учет и тех ситуаций, когда на динамику популяций могут оказывать влияние хищники, паразиты и патогены. Однако их воздействия рассматриваются как зависимые от состояния самих популяций вредных видов, определяемого в конечном итоге кормовой базой и климатическими факторами. Пользуясь данными, характеризующими фазу динамики популяций, можно определить степень вероятного воздействия на них хищников, паразитов и патогенов в предстоящих сезонах (Поляков, 1964).

Фенологический прогноз основан на учете факторов, непосредственно влияющих на скорость развития вредных объектов, сроки прохождения ими отдельных этапов онтогенеза, начала и конца периодов размножения. Такие прогнозы необходимы для определения вероятного совпадения агрессивной фазы вредителя с уязвимой фазой повреждаемой культуры, определения сроков проведения защитных работ, а также и общего изменения численности вредного объекта.

Помимо прямых наблюдений, осуществляется расчет фенологических сроков на основании учета средних показателей температуры и амплитуды её изменчивости. Принимается также во внимание состояние кормовой базы. При расчетах фенологических фаз пойкилотермных животных по суммам эффективных температур важно учитывать не только средние показатели и диапазон их изменчивости в течение суток, но и специфику реакций на температуру у географических популяций данного вида (Поляков, 1964,1972-А).

Таким образом, все виды прогнозов, используемые в защите растений от вредителей, основываются прежде всего на том, что решающее значение в динамике популяций вредных видов имеют энергетические ресурсы, климатические факторы и организационно-хозяйственные и агротехнические мероприятия. Правильное понимание значения каждого фактора основано на установлении его роли в формировании фенотипа популяции - её структуры (возрастной, половой, биотопического распределения) и морфо-физиологических свойств. Динамика численности популяций связана с их фазовой изменчивостью, определяемой экзогенными факторами и их влиянием на механизм эндогенных регуляций. Географическая приуроченность критериев прогноза обусловлена не только специфичностью констелляций факторов среды в каждой зоне, но и различаю-

щейся реакцией на них у географических популяций. Эти подходы определяют задачи науки в области дальнейшего совершенствования теории и методов прогноза. В то же время прогнозы открывают научно-обоснованные подходы к управлению численностью вредителей с достаточной экономической эффективностью. Первым этапом на этом пути становятся многолетние прогнозы. Практика использования прогнозов в СССР и других странах вполне подтверждает правильность принципиальных подходов к их разработке.

Мне представляется, что рассмотренные положения могут иметь некоторое значение и при решении вопросов охраны природы. В последние десятилетия приняты радикальные меры по охране некоторых видов животных, в частности крупных копытных, ранее сильно истребленных человеком во многих районах ареала. Одновременно были истреблены и крупные хищники, регулировавшие численность копытных. Восстановление численности копытных проходит довольно быстро, но без контроля со стороны крупных хищников, охота на которых не запрещалась. В итоге во многих районах лось и олень стали вредными объектами, подрывающими свою кормовую базу, предотвращающими возобновление леса. Однако и свойства самих популяций копытных, восстанавливавшихся без контроля хищников, могут оказаться неполноценными. Это отчетливо видно на примере популяции оленя в Крымском заповеднике (личное сообщение старшего охотоведа А.А.Кормилицына). Вероятно и при решении проблем охраны природы могут быть использованы некоторые принципы прогнозов, нашедшие применение в защите растений от вредителей.

Управление численностью вредителей

Конечная цель защиты растений - предотвратить потери урожая от вредителей с наименьшими затратами средств и рабочей силы. В стратегическом плане это достигается за счет разумного сочетания комплексов зонально приуроченных мер по подрыву благополучия популяций вредителей на посевах и активного их подавления, если возникают угрозы потерь урожая от них.

Подрыв благополучия популяций вредителей в принципе достижим прежде всего за счет выведения сортов культурных расте-

ний с повышенной устойчивостью к повреждениям, или обладающих биохимическими, морфологическими и фенологическими особенностями, делающими их малоблагоприятной кормовой базой для данного вида. Кроме того в самой технологии земледелия могут быть использованы элементы, которые усиливают устойчивость сорта и в то же время угнетают вредный вид. Этот путь уже используется в земледелии (Поляков, 1972-А) и ему принадлежит будущее. Однако, приходится учитывать трудности его реализации при сложившихся темпах роста народонаселения. Растениеводство обязано ежегодно увеличивать производство продукции на 4-5%, главным образом за счет роста урожайности культур. В этих условиях стремление повысить объем и качество продукции вынуждает порою при выборе сортов и технологии производства пренебрегать заботой о последствиях, что приводит к эскалации вредоносности отдельных видов. Наконец, следует помнить, что микроэволюция вредных видов идет ускоренно. Это потребует систематически менять сорта по мере потери ими устойчивости.

В выборе средств активной борьбы с вредителями и комплексного их использования в зональных системах приходится руководствоваться определенными экономическими и биологическими предпосылками, а также обязательной безопасностью приемов для окружающей среды.

Экономические предпосылки заключаются в том, что избираемые средства должны быть высоко рентабельными, радикальными и нетрудоемкими. Только в этом случае становится возможным вести борьбу при минимальной численности вредителей, когда их фактический и потенциальный вред еще невелики. При большой дороговизне применяемых методов они становятся рентабельными лишь при очень высокой численности вредителей и значительных потенциальных потерях урожая. Во всех случаях метод практически пригоден, если его применение дает радикальное предотвращение потерь урожая при минимальных затратах труда. В этом отношении некоторые методы, связанные с небольшими затратами, но не дающие радикального эффекта, даже при хорошей их общей окупаемости за счет стоимости сохраненного урожая, уступают свое место радикальным, хотя и более дорогим. Так, в борьбе с кукурузным мотыльком выпуск трихограммы позволяет получить эффективность

порядка 50%. Этот прием хорошо окупается. Однако он не может конкурировать с использованием гранулированного хлорофоса, дающего эффективность 90-95%, так как в первом случае сохраняется, в зависимости от урожайности, до 5 ц зерна с гектара, а во втором, при той же численности вредителя - до 10 ц.

Биологические предпосылки связаны с учетом двух обстоятельств. Прежде всего должно приниматься во внимание воздействие метода на потенциальные возможности воспроизводства вредителя (см. Уатт, 1971). Здесь приходится учитывать, что разреживание популяции при сохранении благоприятных для нее кормовых ресурсов и состояния климатических факторов, может стимулировать повышенную интенсивность размножения. В этом отношении, как показывает опыт, радикальные методы борьбы менее опасны. В зональных комплексных системах защиты растений активные приемы истребления вредителей сочетаются с угнетающими воздействиями на популяции за счет организационно-хозяйственных и агротехнических мероприятий. Основное назначение истребительных мер состоит в предотвращении или снижении вреда на тот срок, пока защищаемые растения находятся в фазе, наиболее чувствительной к повреждениям. Собственно подавление популяций с большей или меньшей радикальностью возлагается на агротехнические мероприятия. В общем системы защиты растений, используемые в СССР, предотвращают возможности положительного влияния на популяции вредителей, применяемых против них истребительных мер, за счет оптимизации условий существования после изреживания.

Другие последствия использования активных методов борьбы связаны с их непосредственным влиянием на сохранившуюся часть популяции и другие виды - компоненты агроценоза, а также защищаемую культуру. Так, использование хлорофоса против вредной черепашки, по имеющимся предварительным данным, вызывает снижение зимостойкости и плодовитости у выживших особей. Резистентные формы обыкновенного паутинного клеща к некоторым препаратам внутрирастительного действия оказываются незимостойкими. Таких примеров сейчас уже известно много и они учитываются при разработке прогнозов численности отдельных видов вредителей и рекомендаций по борьбе с ними. Одновременно известно, что некоторые препараты, используемые против вредных насекомых, сти-

мулируют размножение растительноядных клещей. Поэтому не рекомендуется применять хлорофос против яблонной плодожорки (Carpocapsa pomonella L.), так как это стимулирует размножение плодовых клещей. Общеизвестна опасность химических обработок для насекомых - опылителей растений и энтомофагов. Предотвращение гибели опылителей и энтомофагов достигается за счет соответствующего выбора сроков проведения защитных работ, использования наиболее безопасных способов их применения и других мер.

На защищаемую культуру химические обработки могут оказывать весьма разнообразное воздействие - стимулировать рост и развитие растений, или угнетать их, менять биохимический состав и др. В тех случаях, когда известны такие последствия, они принимаются во внимание. Особо пристально следят за тем, чтобы к моменту уборки урожая не сохранились в растениях остатки пестицидов, представляющие опасность для потребителей защищенной продукции. Эти обстоятельства существенно влияют на сроки проведения последних обработок растений пестицидами и на всю тактику защиты растений от вредителей.

Разработка новых приемов защиты растений, связанная с использованием "пестицидов третьей генерации", в общем решает те же задачи. Правда, использование стерилизующих веществ, гормональных препаратов, регуляторов обмена веществ, может быть нацелено также на радикальное подавление популяций вредителей. Однако на этом пути еще предстоит преодолеть большие трудности технического, биологического и экономического порядка. Даже при успешном преодолении этих трудностей новые приемы смогут приносить радикальный эффект, если удастся их сочетать с агротехническими приемами, или предварительным изреживанием популяций с помощью обычных пестицидов.

Таким образом управление численностью вредителей, а точнее - предотвращение потерь урожая от них, это сложная многоплановая биологическая, экономическая и техническая проблема. Поэтому сейчас разрабатываются пути оптимизации работ по защите растений с помощью ЭВМ.

Схема перехода от теории динамики популяций к математическому моделированию и сознательному управлению экологическими

процессами с помощью ЭВМ показана К.Уаттом (1971). Однако, практическое решение этих задач в интересах защиты растений от вредителей требует специфического подхода. Основой его служит изложенная теория, или логическая модель процессов, на базе которой могут применяться специальные программы, рассчитанные на использование ЭВМ. Путь к решению этих задач лежит через построение причинно-следственных матриц, раскрывающих обусловленность и взаимосвязь явлений, которыми предстоит управлять). Далее подбираются и адаптируются к решению экологических задач соответствующие статистико-математические приемы и на их основе вырабатываются программы для ЭВМ. В этой связи особое значение придается сбору надежной исходной информации, её быстрой передаче и переработке. Не менее важно обеспечить хранение информации в памяти ЭВМ и возможность её многоаспектного анализа.

Обсуждение сложившегося положения, проведенное Всесоюзным институтом защиты растений совместно с Институтом защиты растений ГДР показало, что узким местом в разработке системы оптимизации защиты растений от вредителей, становится сбор и возможности объективной интерпретации исходной информации. Поэтому на первое место поставлена разработка этих задач. Их решение непосредственно связано с обоснованием математико-статистических методов прогноза распространения и экономического значения вредителей. Это наиболее трудный этап, так как он связан со сбором разнохарактерной биологической информации и её интерпретацией. Остальные виды информации касаются характеристики различных технических и экономических параметров. Такую информацию собрать и оценить значительно легче.

Выводы

1. Динамика численности животных складывается из динамики стациального распределения и плотности поселений. Только такое понимание существа процесса позволяет правильно объяснить его закономерности.

) С.В.Васильев, И.Я.Поляков и Г.Е.Сергеев, 1972. Теория использования математического моделирования и ЭВМ в защите растений. Труды ВИЗР, в.36 (в печати).

2. Суть синтетической теории динамики численности вредителей сельскохозяйственных культур, способной найти логическое объяснение всей совокупности накопленных наукой фактов, состоит в признании иерархической соподчиненности факторов. Это выражается в том, что энергетические ресурсы и физические факторы среды, формируют все свойства популяции, в том числе ее реакции на эти же факторы в будущем, а также природу и регулирующее значение внутри- и межвидовых отношений. Принцип обратной связи характерен для всей совокупности взаимоотношений популяций со средой. Однако определяющим становится взаимодействие кормовая база - популяция при одновременной зависимости обоих компонентов от климатических факторов.

3. Применяя синтетическую теорию на практике необходимо учитывать: популяционную структуру, свойственную данной жизненной форме, фазу динамики популяции и зону ареала. Синтетическая теория динамики популяций становится важнейшим элементом общебиологической теории защиты растений.

4. Многолетние, годичные и фенологические прогнозы в защите растений разрабатываются исходя из основных положений синтетической теории динамики популяций, охарактеризованной выше. С её позиций разрабатывается система сбора исходной информации и её интерпретация. Разработка логической модели динамики популяций вредителей открыла возможности для использования ЭВМ в разработке прогнозов и оптимизации методов сбора исходной информации.

5. Рациональное управление численностью популяций вредителей опирается на многолетние, годичные и фенологические прогнозы. Эти прогнозы ориентируют на использование методов радикального предотвращения высоких уровней численности вредителей путем выведения сортов с повышенной устойчивостью и применения соответствующих агротехнических приемов, а также методов предотвращения потерь урожая в течение вегетации растений. На этой основе разрабатываются зональные комплексные системы защиты растений, ведется поиск новых приемов радикального подавления популяций.

6. Защита растений по зонам страны строится на базе синтеза биологической, экологической, экономической и технической

информации. Сейчас разработаны некоторые предпосылки для использования математического моделирования и ЭВМ с целью оптимизации работ по защите растений, а также определены задачи на будущее.

7. Современная теория динамики популяций определяет многие аспекты практической деятельности в области защиты растений и ориентирует науку на разработку наиболее актуальных задач. В этой связи первостепенное значение приобретает дальнейшее совершенствование теории динамики популяций на базе использования новейших методов экологических, физиологических, биоценотических исследований и синтеза получаемых данных с помощью приемов математического моделирования процессов.

8. Многие положения, разобранные в данном сообщении, имеют специфичное значение для динамики популяций вредителей и защиты растений от них. Однако было бы ошибкой полностью исключить их применимость и для решения некоторых задач, связанных с охраной природы и управлением численностью промысловых животных. Главное же состоит в методическом подходе к разрешению проблем защиты растений. Последовательность перехода от теории динамики популяций к разработке проблем защиты растений, может стать прототипом решения других актуальных научных и практических задач, требующих разностороннего биологического обоснования.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев С.В. и Ефимов В.И. 1970. Особенности географической и биотопической изменчивости популяций песчанок в Северо-Западной Туркмении. Труды ВИЗР, в.30, часть 2: 3-46.

Викторов Г.А. 1965. Колебания численности насекомых как регулируемый процесс. Ж. общ.биологии, 26, 1: 43-55.

Викторов Г.А. 1967. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки. Изд. "Наука": 271.

Викторов Г.А. 1969. Механизмы регуляции численности насекомых. Вестн. АН СССР, 6: 37-45.

Викторов Г.А. 1971. Трофическая и синтетическая теория динамики численности насекомых. Зоол.ж., 50, в.3: 361-371.

Наумов Н.П. 1967. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных. Зоол.ж., 46, в.10: 1470-1486.

Наумов Н.П. 1971. Пространственные структуры вида млекопитающих. Зоол.ж., 50, в.7: 965-980.

Наумов Н.П. 1972-А. Структура и саморегуляция биологических макросистем. Глава 8 в книге "Биологическая кибернетика", изд. "Высшая школа", М.: 301-361.

Наумов Н.П. 1972-Б. Научные основы прогнозов природных болезней. В книге "Итоги развития учения о природной очаговости болезней человека и дальнейшие задачи", изд."Медицина", М: 212-226.

Поляков И.Я. 1950. Теоретические основы прогноза численности мышевидных грызунов и мероприятий по предотвращению их вредоносности в Европейской части СССР и Закавказье. Докторская диссертация. ВИЗР, Л.

Поляков И.Я. 1954. К теории прогноза численности мелких грызунов. Ж. общ.биол., т.15, в.2: 91-108.

Поляков И.Я. 1964. Прогноз распространения вредителей сельскохозяйственных культур. Изд."Колос". Л: 324.

Поляков И.Я. 1967. Проблемы прогноза и прогресс в защите растений от вредителей. Зоол.ж., т.46, в.1:5-16, в.2:165-180.

Поляков И.Я. 1968-А. Развитие и современное состояние теории динамики популяций животных. Материалы научно-методического совещания по проблеме: "Методы прогноза появления основных вредителей и болезней сельскохозяйственных растений и сигнализация сроков проведения обработок". ВИЗР, Л: 5-23.

Поляков И.Я. 1968-В. Основные предпосылки теории защиты растений от вредителей. Энтомологическое обозрение, т.47, в.2: 165-180.

Поляков И.Я. 1969. Приспособительная изменчивость грызунов. Труды ВИЗР, в.30, ч.1, Л: 5-45.

Поляков И.Я. 1972. Экологические основы защиты растений от вредителей. "Экология", № 4:19-31.

Poljakow Ilia Ia. 1972-B. Mehrjärige Prognose über die Veranderung der Bedeutung der Schadlinge der landwirtschaftlichen Kulturen. Nachrichtenblatt für den Pflanzenschutzdienst in der DDR. Heft 9: 177-182.

Спенсер Герберт, 1899. Основания биологии, т.П. С.-Петербург.

Уатт К. 1971. Экология и управление природными ресурсами. Изд. "Мир". М: 463.

Успенский Ф.М. 1960. Обыкновенный паутинный клещ в орошаемых районах Средней Азии. Изд. Узб.Академии с.х. наук. Ташкент: 248.

Шварц С.С. 1958. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных. Зоол.ж., т.37, в.2: 161-173.

Шварц С.С. 1969. Эволюционная экология животных. Тр. Ин-та экологии растений и животных, в.65. Свердловск: 198.

Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. 1968. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Труды Ин-та экологии растений и животных, в.58. Свердловск: 395.

Christian John I. 1970. Social subordination, population density and mammalian evolution. "Science", 168, № 3927: 84-90.

Wynne-Edwards V.C. 1970. Feedback from food resources to population regulation. Anim. Pop. Relat Food Resour. Oxford-Edinburg: 413-435.

ВОЗДЕЙСТВИЕ ЧЕЛОВЕКА НА ХОД БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

Н.Н.Данилов

(Институт экологии растений и животных,
г.Свердловск)

Вопрос о воздействии человека на природу возник не сегодня, а имеет длительную историю. С последствиями своего вмешательства в ход естественных биогеоценотических процессов человек практически столкнулся вплотную с возникновением скотоводства и особенно земледелия. Уже в то время было положено начало глубоким изменениям в биосфере и в геохимических процессах, протекающих на Земле. Первоначально небольшие изменения постепенно накапливались и с ростом населения и технической вооруженности распространялись на все большие пространства, становились все более глубокими. К XIX веку неблагоприятные последствия воздействия человека на природу стали столь значительны, что появились выступления, в которых звучала тревога. Как свидетельство глубоких нарушений природных процессов можно рассматривать возникновение в конце XVIII века теории убывания плодородия почв, многочисленные сигналы об оскудении охотничьих и рыбных угодий в XIX веке. Техническая революция XIX века дала скачок в развитии производства и, вместе с тем, несравнимо усилила воздействие на биосферу и на ход всех геохимических и других процессов на поверхности нашей планеты. Развитие техники и производства привело не только к интенсификации этого воздействия, а сделало их глобальными по масштабам и вызвало появление новых способов воздействия (радиоактивное загрязнение, появление массы химических веществ, нарушение хода метеорологических и гидрологических процессов и прочее), не игравших ранее роли. В середине XX века становится все более очевидно, что это угрожает не только жизненным ресурсам человека, но и самому его существованию.

Серьезность положения сейчас осознается большинством людей и идеи охраны природы все более входят в общественное со-

знание. Большое значение в этом имело широкое освещение их в массовой прессе. В результате во многих странах были приняты меры, регламентирующие использование естественных ресурсов и воздействие человека на среду (обзор их для европейских государств сделан коллективом авторов в 1972 г.). Несомненно социальный строй и экономическое развитие СССР позволяют наиболее полно и совершенно воплотить в жизнь идеи охраны природы. И это нашло свое выражение в законах об охране природы, принятых в национальных республиках и ряде союзных законодательных актов и постановлений. Во всей полноте эта проблема была обсуждена в сентябре 1972 г. на четвертой сессии Верховного Совета СССР восьмого созыва и по ее итогам Центральным Комитетом КПСС и Советом Министров СССР в начале января 1973 г. было принято развернутое постановление. Все эти меры направлены на то, чтобы сознательно направлять развитие культуры, о чем так ярко писал К.Маркс (К.Маркс и Ф.Энгельс, Избранные письма, Госполитиздат, 1948, стр.202), и закладывают основы регулирования отношений человека с природой.

Нельзя не видеть, что в ряду причин, затрудняющих природоохранительную работу, стоят не только организационные и экономические трудности, косность привычек и мышления, но и недостаточная разработанность теоретических основ функционирования биосферы и образующих ее экосистем. В результате этого сейчас в большинстве случаев невозможно количественно выразить близкие и далекие, как прямые, так и косвенные, последствия разных видов воздействия человека на ход природных процессов. Нередко и качественная оценка их затруднена и вызывает разногласия. Для этого нужна общая теория природопользования, которая должна строиться на глубоком познании функциональных связей в биогеоценозах и между биогеоценозами. Надо сказать, что функциональные связи между биогеоценозами и между биомами пока мало привлекали внимание экологов, хотя из процессов круговорота веществ и энергии ясно видно, какое большое значение они имеют (Дылис, 1971).

Создание общей теории природопользования требует совместной работы большого коллектива исследователей разных специальностей. И здесь следует сказать, что в подготовке к ней боль-

шую роль сыграли проводившиеся в последние годы исследования по МБП. Тут можно, например, сослаться на опыт Института экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР, проводившего комплексное изучение продуктивности биогеоценозов южной тундры Ямала. Во-первых, они способствовали созданию коллективов исследователей, работающих в разных отраслях биологии, и выработке форм их организации для работы над единой проблемой. Во-вторых, они способствовали установлению общности языка, преодолению или ослаблению терминологических разногласий между представителями разных специальностей. В-третьих, они привели к совершенствованию методов биогеоценотических исследований. В-четвертых, работа по МБП усилила комплексный подход к оценке всех явлений, привела к более глубокому пониманию закономерностей функционирования биогеоценозов. И, наконец, она сама включала изучение воздействия некоторых форм хозяйственной деятельности на биологическую продуктивность.

Затруднения в создании теории природопользования связаны и с недостаточной разработанностью некоторых теоретических положений экологии, имеющих первостепенное значение для оценки результатов воздействия человека на природу. Одним из таких является, например, понятие популяции, как формы существования вида, ибо воздействие на живой покров Земли есть в конечном итоге воздействие на популяции. И поэтому это понятие имеет не только теоретический интерес, но и большое практическое значение. Нам представляется, что практическим целям более соответствуют представления о популяции В.Н.Беклемишева (1960) и С.С.Шварца (1960, 1969), которые, кроме единства территории и жизнедеятельности, потенциально неограниченной способности к скрещиванию входящих в нее особей и, как следствие этого, генетического и фенотипического единства, одним из важнейших свойств считают способность воспроизводить себя, то есть потенциально длительное время существовать самостоятельно, поддерживая не только свою численность, но и генетическое и экологическое разнообразие. Иное понятие популяции и, в связи с этим иное определение объема, должно неизбежно привести к ошибкам при планировании хозяйственных и природоохранительных мероприятий. Между тем, например, в области использования охотничье-

промысловой фауны, подчас заметно стремление использовать для определения популяций только степень морфологических различий и особенности питания. А отсюда возникают представления, и нам действительно приходилось слышать такие предложения, что для сохранения и поддержания численности видов достаточно создать благоприятные условия для них на отдельных участках, не тратя сил на прочие территории. Ознакомление с фауной Ильменского заповедника показало, что она мало чем отличается от окружающих территорий Южного Урала и, несмотря на полувековой режим заповедности, в ней происходили, вследствие популяционного единства, те же изменения, что и в окрестностях. Все это свидетельствует о том, что мероприятия, направленные на сохранение популяций видов, должны иметь общий характер, а не ограничиваться протекцией на небольших территориях.

Еще более важное значение для определения последствий воздействия человека имеет всестороннее и глубокое изучение функционального значения и функциональных связей отдельных групп организмов и видов. Проведенные на Южном Ямале сотрудницей нашего института Н.В.Николаевой исследования показали, что в мелководной части тундровых водоемов биомасса личинок комаров составляет от 23 до 60 кг на 1 га и, питаясь на последних стадиях развития отмершей растительностью, поедая в сутки ее несколько больше собственного веса, они играют весьма заметную роль в редукции органического вещества.

По месту, занимаемому организмами в цепи превращения вещества и энергии, выделяют три основных звена: продуцентов, консументов и редуцентов. Функциональное значение первого и последнего из них в общем ясно. Продуценты из простых неорганических веществ создают массу органического вещества и одновременно являются самыми влиятельными из живых организмов средообразователями, воздействуя на ход климатических процессов, водный режим, процесс почвообразования и газовый состав атмосферы. Редуценты через последовательную цепь превращений разлагают органические вещества отмерших организмов до простых химических соединений, которые снова могут быть использованы растениями, то есть завершают их кругооборот. В отличие от них, значение консументов не столь очевидно и может казаться, если

не брать в расчет их роль в опылении и расселении растений, что весь цикл превращения вещества мог бы быть завершен и без них. Однако многочисленные исследования, обобщение которых сделано, например, П.М.Рафесом, Л.Г.Динесманом, Т.С.Перель (1964), Ю.А.Исаковым, Д.В.Панфиловым (1970) и Л.Г.Динесманом, В.Е.Соколовым, И.А.Шиловым (1971), показывают какую большую и многообразную роль они играют в функционировании биогеоценозов и биосферы вообще.

Основной "космической" ролью животных Ю.А.Исаков и Д.В. Панфилов считают перевод растительной органики в дисперсное состояние и рассеивание ее достаточно равномерно от живых и погибших растений к местам роста и развития следующих поколений растительных организмов. Нам представляется, что функция переноса и перераспределения вещества является не только одной из важнейших функций консументов, но имеет более широкое и общее значение. Так они благодаря этому могут задерживать вынос минеральных веществ из экосистемы, как это наблюдается в тропиках у термитов (Дювиньо, Танг, 1968) и в лесной полосе Палеарктики у кротов (Абатуров, Карпачевский, 1965), которые выносят на поверхность из более глубоких горизонтов большое количество почвы более богатой минеральными солями, например карбонатами, и задерживают их выщелачивание. Исследования, проводившиеся нами с сотрудниками на Южном Ямале, показали, что часть органики отмерших и сносимых с водой в водоемы растений возвращается на сушу с вылетевшими водными насекомыми, не говоря уже о том, что личинки водных насекомых составляют до 40% корма тундровых насекомоядных птиц.

Кроме перемещения вещества в биогеоценозах, животные осуществляют его перенос из биогеоценоза в биогеоценоз и между разными биомами. В свое время еще В.И.Вернадский писал о переносе огромных масс живого вещества во время перелетов птиц. Большое значение этим связям придавали В.Н.Беклемишев (1951), К.В.Арнольди и Л.В.Арнольди (1963). Нами (Шварц, Данилов, 1972) было показано, что существование тундровых биогеоценозов обеспечивается единством процессов превращения вещества в водных и наземных экосистемах, которое осуществляется животным населением. О результатах такого переноса можно судить по накоплению органики на птичьих базарах перуанского побережья.

Второй важнейшей функцией консументов несомненно является ускорение круговорота веществ. О роли их в разложении органического вещества много написано и эта сторона деятельности животных достаточно известна, хотя количественных определений процесса очень мало и они касаются только отдельных звеньев цепи превращений. Но животные, потребляя часть продукции нижестоящих трофических уровней, интенсифицируют их продуктивность и тем вовлекают дополнительное количество вещества в круговорот. Это было высказано Линдеманом (Lindemann, 1942), который показал, что потребление 10% кормового объекта не имеет вредных последствий и не уменьшает его продукцию. Исследованиями В.С.Смирнова и С.В.Токмаковой (Smirnov, Tokmakova, 1972) было выяснено, что воздействие грызунов при их невысокой численности стимулирует развитие растительности, увеличивает ее продуктивность. И только при значительной численности полевок начинается снижение и подавление развития травостоя.

Третьей важнейшей функцией консументов мы считаем ускорение оборота вещества без дополнительного вовлечения в эту цепь нового вещества и новой энергии. Это происходит за счет создания как бы второго малого круга превращения вещества, при котором органика, не достигнув минерализации, через цепь хищников разного ранга вновь включается в цикл химических и энергетических превращений биогеоценоза. В тундрах, например, хорошо заметно, что этот тип превращения вещества способствует значительному обогащению животного населения и служит основой нарушения в соотношении групп разного трофического уровня (пирамиды чисел Элтона) - значительного количества хищников, составляющих, например, среди членистоногих около 50% по биомассе.

Все формы воздействия человека на биогеоценозы в большей или меньшей степени сказываются на структуре животного населения и, следовательно, на характере включения вещества в биогеоценотические процессы. И при оценке результатов воздействия они должны учитываться. К сожалению, в настоящее время почти нет количественных данных, характеризующих этот процесс, но он приближенно может быть определен косвенно, исходя из численности и биомассы членов отдельных звеньев трофических цепей и особенностей использования ими территории.

Почти все системы анализа взаимодействия человека с природой строятся по типам производственной и хозяйственной деятельности человека. В практических целях это вполне оправдано, так как этим путем легче определить величину нарушений и наметить пути их устранения. Для определения же экологических последствий этих нарушений и воздействия их на весь ход биоценотических процессов необходима экологическая классификация воздействий, которая учитывала бы различия в их действии на разные элементы биогеоценозов. Она необходима и для деятельности, направленной на разумное управление биогеоценозами, то есть является звеном в создании научной системы природопользования. Собственно эта же мысль была высказана Одумом (Odum, 1972), предложившим рассматривать человека и его деятельность как составную часть экосистемы. Нам кажется, что соединять общую теорию биогеоценозов и изучение последствий воздействия человека на биосферу вряд ли целесообразно, поскольку они имеют разные цели и задачи.

Можно наметить два основных пути воздействия на биогеоценозы: 1) на физико-географическую среду (экотоп) и 2) непосредственно на биоценоз.

Воздействие на экотоп может быть побочным результатом производственной деятельности, не направленной на использование ресурсов биосферы, выражающимся в загрязнении среды отходами производства, и результатом преднамеренного ее изменения вследствие, например, мелиорации или изменения водяного стока рек. По характеру воздействия их на живые организмы можно выделить, во-первых, изменения химизма и радиоактивного фона среды. Со свойствами среды, в которую поступают загрязняющие вещества, связаны особенности их переноса и концентрации. Химическому и радиоактивному загрязнению посвящено большое число работ. Были исследованы и некоторые неожиданные результаты изменения химизма среды, например эвтрофикации водоемов, вызванной поступлением большого количества биогенных веществ (нитратов), что привело к резкому нарушению биогеоценозов и падению их значения для рыбного хозяйства. В последнее время источником ее стали и новые пестициды, в которых после протестов фосфорные компоненты были заменены на азотные (Wickstrom,

1971). Источником загрязнения среды являются и средства, применяемые для непосредственного воздействия на живые организмы для их стимулирования (удобрения) или подавления (пестициды) в результате несовершенства методов их применения.

Второй путь воздействия человека на экотоп - это разнообразные изменения его физико-географических особенностей и протекания физико-географических процессов. Сюда входят мероприятия по мелиорации, изменению водяного стока, отчуждение земель для строительства и транспортных магистралей, некоторые виды загрязнения (твердыми пылевыми частицами, тепловое, нефтью и ее продуктами) и другие. Экологи довольно много занимались изучением изменений в растительном и животном мире в результате создания новых водохранилищ, ирригацией засушливых районов, загрязнения нефтью, вследствие чего уже сейчас могут быть сделаны некоторые общие выводы, которые могут быть положены в основу не только качественной, но и количественной оценки этих воздействий.

Говоря о воздействии человека на атмосферу, гидросферу и почвенный покров, следует признать, что сейчас им уделяется много внимания, принимаются практические меры для устранения вредных последствий, но пока еще не создано общей модели происходящих процессов.

Изменения в среде действуют на живые организмы в соответствии с общим принципом влияния экологических факторов,то есть, если они не подавляют жизнь в любых концентрациях, то в определенных концентрациях, в зоне оптимума, оказывают наиболее благоприятное влияние на жизнедеятельность, а при уменьшении и увеличении, в зоне пессимума, - тормозят. В силу неодинаковой чувствительности разных организмов одни и те же воздействия оказывают разное влияние на популяции, что приводит к изменению состава биогеоценозов, перестройке существовавших взаимосвязей, а, отсюда, изменяются и направления потока веществ и энергии.

Все это в полной мере относится к изменению химических свойств среды и методам химического воздействия на популяции. Moore (1967) был сделан обзор многочисленной литературы о действии пестицидов. Он констатирует, что всегда применение

пестицидов значительно снижает численность популяции или группировки того вида, против которого они применялись. Но это действие имеет только временный эффект и не предотвращает последующих вспышек численности. Даже более того, появление стойких форм вызывает увеличение размаха колебаний, что связано с неоднозначным действием на разные виды. Так в Сардинии применение ДДТ для борьбы с малярией подавило один вид комаров Anopheles и вызвало резкое увеличение четырех других, бывших ранее немногочисленными. Далее, действие пестицидов сказывается в далеких звеньях биоценотических связей. Более губительно их действие для крупных форм, затем для форм, стоящих выше в цепи трофических отношений, то есть для хищников. Сильно сказываются они на животных с высокой организацией нервной системы, хотя часто действие выражается не в быстрой гибели, а в подавлении сперматогенеза, нарушениях минерального обмена, поведения. Все это приводит к резкой перестройке биоценозов. Прежде всего, сокращается видовое разнообразие и упрощаются биоценотические отношения. Затем происходит укорочение пищевых цепей за счет более значительного сокращения хищников, что нарушает способность биогеоценозов к саморегуляции, в силу чего становится возможным увеличение размаха колебаний численности вредителей, с которыми собственно велась борьба. Но общая численность организмов в биогеоценозе после действия пестицидами не уменьшается, а часто и увеличивается за счет развития более мелких и более стойких видов. Биомасса всех животных обычно несколько уменьшается, но изменения не очень существенны.

Изменения физических и физико-географических условий более разносторонни, они часто неодинаково сказываются в разных ландшафтно-климатических зонах, как, например, обусловленные мелиорацией. Результаты их тоже варьируют от подавления жизнедеятельности одних организмов до благоприятствования другим, от подавления активности биогеоценозов до стимулирования их развития и увеличения разнообразия и продуктивности. Но, как и в случае изменения химизма среды, они вызывают перестройку биоценозов. Так же сильнее их действие сказывается на более высоких трофических уровнях и на более крупных и долгоживущих ор-

ганизмах. Наконец размеры изменений многократно возрастают, когда они распространяются на значительные площади.

Действия, направленные непосредственно на биоценозы (живые организмы биогеоценозов), можно разделить на три группы: 1) получение продукции естественных биогеоценозов, 2) подавление популяций отдельных видов или групп и 3) изменение структуры и функции биогеоценозов и создание агроценозов.

Получение продукции связано с использованием популяций, входящих в состав биогеоценозов. Задача при этом состоит в получении максимальной продукции (урожая) и сохранении восстановительного потенциала популяций. Вопрос о значении правильного определения объема популяций при этом уже затрагивался. Это важно потому, что у многих видов, особенно консументов, популяции входят в состав многих биогеоценозов и восстановительные способности зависят от состояний на всей занимаемой территории.

Изъятие продукции биогеоценозов почти всегда носит избирательный характер, что ведет к нарушению экологической структуры, а, следовательно, и генетической структуры популяций. В последние годы появились исследования (Creba, 1971; Смыслаев, 1972), показывающие, что динамика численности связана с изменениями генетической структуры, в частности, это показано на нескольких полевках и белке. Экологически наиболее благоприятен "кулисный" способ использования популяций. Собственно этот способ давно признан наиболее целесообразным в лесном хозяйстве, хотя современное промышленное лесопользование и отошло от него в результате организационных недостатков. С.П.Наумовым и Н.Н.Руковским (1972) было показано, что он позволяет и в охотничьем хозяйстве длительное время поддерживать высокую производительность угодий. Этот способ меньше нарушает генетическую структуру, изменяя пространственную структуру, стимулирует размножаемость и, наконец, при нем меньше сказывается побочное угнетающее действие, вызванное самим процессом получения продукции (фактор беспокойства).

Биогеоценотическое воздействие получения продукции зависит, в первую очередь, от места, которое популяция занимает в потоке вещества и энергии. Изъятие доминирующих видов- эдифи-

каторов сильно изменяет структуру и функцию биогеоценоза и дает начало процессу сукцессии. Изъятие консументов приводит к изменениям, связанным с их ролью в биогеоценозе: перераспределением вещества, ролью в редукции органики и в определении скорости потока вещества, опылением и расселением растений, и значением в регуляции численности других популяций, в регуляции биоценотических отношений. Наконец, использование продукции биогеоценозов всегда сопряжено с удалением из него вещества и эти потери тем значимее, чем ниже в трофической цепи стоит опромышляемая продукция, то есть потери вещества наибольшие при использовании продуцентов.

Подавление или уничтожение отдельных популяций вызывается их вредоносной деятельностью, или хранением и передачей заболеваний. Этот вопрос уже был рассмотрен, когда речь шла о действии пестицидов. Из сказанного следовало, что сдерживать численность таких видов на низком уровне удается только при затратах значительных средств и энергии. Вероятно это связано с тем, что применяемые химические вещества действуют не избирательно. Более перспективен, особенно в агроценозах и упрощенных биогеоценозах, путь изменения экологической структуры популяций вредителей или использования специализированных паразитов и хищников. Этим путем и достигнуты пока первые значимые результаты (сборник "Биологическая борьба с вредными насекомыми и сорняками", 1968).

Развитие сельского хозяйства с самого начала было связано с разрушением естественных биогеоценозов и созданием территорий, занятых монокультурами культурных растений, которые из-за резкого отличия биогеоценотических процессов выделяют в агроценозы. При рациональном управлении ими они дают или большую по сравнению с естественными биогеоценозами продуктивность, например в лесостепи в 1,5-3 раза (Утехин, Фишман, 1968), или сопоставимую с таковой наиболее продуктивных биогеоценозов (Вудвелл, 1972).

Агроценозы отличаются, прежде всего, нарушенной биоценотической структурой, поскольку в них стремятся иметь продуцентов одного вида. Остальные звенья трофических цепей сильно обеднены и упрощены. Вследствие этого редукция органического

вещества ослаблена и скорость круговорота веществ ниже, чем в естественных биогеоценозах (Кылли, 1971). Вторым следствием этого является ослабление почвообразовательных процессов и функции удержания веществ и энергии в системе. Это, наряду с удалением в виде урожая большого количества вещества, приводит без компенсаторного внесения удобрений и особых приемов агротехники к быстрому обеднению почв. Упрощение и обеднение структуры является предпосылкой для массового развития вредителей и сорняков. Человеку приходится брать на себя регуляторные функции и вести с ними борьбу. Правда зачатки механизмов саморегуляции в агроценозах проявляются (Зувков, 1970),но они являются не результатом взаимодействия между членами одного агроценоза, а взаимодействия с другими агроценозами и естественными биогеоценозами, то есть при вселении в них членов последних.

Нарушение почвообразовательных процессов в результате обработки земли и в результате нарушения биоценотической структуры ведет к широкому развитию эрозии почв и еще более усиливает вынос вещества из агроценозов. Видимо системой землепользования, уменьшающей эрозию и, одновременно, усиливающей регуляторные механизмы, является кулисное размещение разных агроценозов (Браун, 1972).

Как бы ни было, агроценозы сильно воздействуют на ход геохимических процессов в биосфере уже сейчас, занимая около 10% площади суши. Если они будут занимать большую часть территории, это может вызвать серьезные нарушения в регуляторных функциях биосферы и вынос вещества достигнет таких размеров, что, вероятно, экономически окажется более выгодным выращивать некоторые культуры на искусственных средах.

Рассмотрев влияние отдельных видов деятельности человека на ход биогеоценотических процессов,можно отметить некоторые общие и наиболее существенные изменения в них. Прежде всего, почти при всех воздействиях и во всех ландшафтно-климатических зонах, что показано многими исследованиями, происходит уменьшение видового разнообразия биогеоценозов. Только в тех случаях, когда увеличивается разнообразие условий, например при ирригации, вырубках кулисами или небольшими делянками,

наблюдается увеличение разнообразия. Обеднение животного и растительного мира идет неравномерно. В первую очередь начинают уменьшаться в числе и исчезать, если не приняты меры к их сохранению, более крупные и долгоживущие виды. Их заменяют мелкие, с коротким жизненным циклом и быстрой сменой поколений, формы. Затем отмечено, что происходит сокращение численности видов, занимающих более высокий трофический уровень, главным образом хищников. Также заметно значительное уменьшение роли узко специализированных хищников, но зато возрастает роль узко специализированных фитофагов.

Нарушение структуры биогеоценозов, упрощение и обеднение их, усиливает обмен организмами между ними. Изменение ландшафтных особенностей, вызванное деятельностью человека, облегчает расселение более пластичных видов, что приводит к сглаживанию различий и увеличению однородности как фаун и флор, так и биогеоценозов.

Все это уменьшает способность биогеоценозов поддерживать гомеостаз системы, причем особенно сокращается роль биоценотических механизмов регуляции и возрастает значение популяционных, зависимых от плотности и колебаний физико-географических условий, что увеличивает неустойчивость системы, создает предпосылки для вспышек численности вредителей.

Влияние человека в большинстве случаев приводит к некоторому, а при сильном нарушении биогеоценозов - к значительному, сокращению общей его биомассы.

Воздействие деятельности человека увеличивает вынос вещества из биогеоценозов. В частности, в этом заметную роль играет увеличение стока воды, который при сведении естественной растительности возрастает на 65% (Clark, 1971). Одновременно сокращается способность удерживать накопленную органику и общее ее количество. Все это ведет к усилению эрозионных процессов. Геохимическое значение этих процессов состоит в том, что, наряду с возрастанием подвижности веществ, не происходит включения их в долговременные циклы круговорота, а они выносятся в море и накапливаются там в малоподвижной форме.

Скорость круговорота веществ в измененных биогеоценозах, если происходит замена долгоживущих доминирующих форм на ко-

роткоживущие, например при вырубании лесов (Ремезов, Быкова, Смирнова, 1959; Юркевич, Ярошевич, Голод, 1972), увеличивается.

Наконец, значительные вмешательства человека, как вырубание лесов, нарушает средообразующую роль биогеоценозов, их воздействие на физико-географические условия, изменяя водяной сток, водный режим рек, действие ветра, ход климатических процессов.

При выработке основы взаимоотношения человека с природой, наряду с устранением повреждающих воздействий, возникает необходимость в пересмотре системы использования природных ресурсов и создании таких ее способов, при которых возможно меньше нарушался бы ход биогеоценотических процессов или нарушения компенсировались. Например, были бы приняты меры препятствующие обеднению и упрощению биогеоценозов, возникновению однообразной среды на большой территории, бесполезному выносу веществ, деструкции почвы.

В последнее время стало совершенно очевидно, что для человека очень важно сохранить геохимическую роль биогеоценозов и их значение в поддержании гомеостаза биосферы. Имеющиеся материалы позволяют считать, что в этих процессах выдающуюся роль играют стабильные высокопродуктивные биогеоценозы. Равновесное их состояние достигается в результате сингенеза. В ходе его по Odum (1969) складывается своеобразный симбиоз организмов, при котором на единицу потока энергии создается максимум биомассы и, вместе с тем, достигается наибольший контроль над физическими условиями среды. Conrad (1972) считает признаком стабильности экосистемы также увеличение времени удержания энергии.

Для практических целей важно определить, каким путем достигается относительное равновесие биогеоценотических процессов. В.Н.Сукачев (1964) считал, что "единство биогеоценотического процесса достигается: 1) взаимодействием компонентов биогеоценоза между собой, все время в той или иной мере их изменяющих и изменяющих самый биогеоценотический процесс; 2) заносом ветром, водой и другими организмами зачатков растений и животных и вообще вселением из окружения новых организмов, которые, изменяя состав биогеоценоза, в той или иной мере изме-

няют и биогеоценотический процесс; 3) внесением с пылью или притекающими водами минеральных, а частью и органических веществ; 4) выносом из данного биогеоценоза минеральных, а частично также и органических веществ водой и другими агентами". Таким образом, не вскрывая самих механизмов, он указывал, что определенный тип функционирования биогеоценоза определяется как отношениями свойственных ему видовых группировок, так и воздействиями извне.

Общепризнано, что гомеостаз связан с видовым разнообразием биогеоценозов. К этому еще иногда добавляют, что стойкость его увеличивается при доминировании крупных и долгоживущих организмов (Regier, Cowell, 1972). В настоящее время становится все более очевидным, что одних только детерминированных по принципу обратной связи "хищник-жертва" отношений между компонентами биогеоценоза недостаточно, поскольку отношения между ними сложнее и процесс превращения вещества и энергии не представляет единую последовательную цепь. Гибкость этой организации снижается тем, что для реагирования на произошедшие изменения требуется время, так как одним из важнейших ее механизмов является изменение смертности и размножаемости. Гибкость системы повышается, если они дополняются возможностью функциональной замены одних членов биогеоценозов другими, что определяется популяционными процессами, которые идут на более пространных территориях, чем биогеоценоз. Об этом писали Whittaker, Woodwell (1970), которые считали, что стабильность экосистем обеспечивается способностью видов замещать друг друга по функции и регуляцией популяций в связи с их плотностью и регулированием среды самой экосистемой. Этот же принцип брал в основу Н.П.Наумов (1971), подчеркивая, что удивительная стойкость достигается высокой гибкостью процессов на статистико-вероятностной основе. К этому же привели наши наблюдения, проводившиеся длительное время в разных районах Урала (Данилов, 1970). Из этого следует важный вывод о значении окружающих территорий для поддержания гомеостатических функций биогеоценозов.

Наконец, важно иметь представление о затратах вещества и энергии, требуемых для восстановления нарушений биогеоценозов

и приобретения ими стабильности. Было показано (Golley, 1972), что вырубленные леса в Панаме восстанавливаются за 8-12 лет, а равновесное состояние достигается только через 100-200 лет, а в Камбодже длительность этого процесса составляет около 600 лет. При этом на восстановление структуры и уравновешивание функций тратится в 200 раз больше энергии, чем для поддержания стабильности.

Заканчивая краткое рассмотрение экологических аспектов воздействия человека на биогеоценозы, как элементарные единицы биосферы, нам хотелось подчеркнуть необходимость создания схемы воздействия, построенной на экологической основе. Мы понимаем, что предложенная выше схема далека от совершенства и может вызвать возражения. Но, несомненно, она, во-первых, должна отражать основные, ведущие процессы, во-вторых, должна указывать основные звенья, которые должны оцениваться при планировании различных хозяйственных мероприятий, и направлений исследований для определения их воздействия на природу, и, в-третьих, она не должна быть очень дробной, что затруднило бы ее использование. Общая теория биогеоценозов в совокупности со схемой воздействия человека на них и должна составить теорию природопользования.

ЛИТЕРАТУРА

Абатуров Б.Д., Карпачевский Л.О. 1965. О влиянии крота на почвы в лесу. "Почвоведение", № 6.

Арнольди К.В., Арнольди Л.В. 1963. О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме. Зоол.ж., 42, в.2.

Беклемишев В.Н. 1951. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей. Бюлл.МОИП, отд.биол., 56, в.5.

Беклемишев В.Н. 1960. Пространственная и функциональная структура популяций. Бюлл.МОИП, отд.биол., 65, № 2.

Биологическая борьба с вредными насекомыми и сорняками. 1968. Изд. "Колос", М.

Вудвелл Дж. 1972. Круговорот энергии в биосфере. Биосфера, Изд. "Мир", М.

Данилов Н.Н. 1970. Территориальные связи птиц и регуляция энергетических отношений в биогеоценозах. Матер. 7 Прибалт.орнитол.конф., 1, Рига.

Динесман Л.Г., Соколов В.Е., Шилов И.А. 1971. Значение позвоночных животных. Биосфера и ее ресурсы, Изд. "Наука", М.

Дылис Н.В. 1971. Межбиогеоценозные связи, их механизмы и изучение. Очередные задачи биогеоценологии и итоги работ биогеоценол.стационаров, ч.1, Изд.АН СССР, Л.

Дювиньо П., Танг М. 1968. Биосфера и место в ней человека. Экологические системы и биосфера. Изд. "Прогресс", М.

Зувков А.Ф. 1970. Некоторые принципы количественной характеристики агробиоценоза. Энтомол.обозр., 49, № 4.

Исаков Ю.А., Панфилов Д.В. 1970. Основные аспекты средообразующей деятельности животных. Средообразующая деятельность животных, Изд. МГУ, М.

Кылли Р. 1971. Сравнение биологической продуктивности ельников и некоторых сельскохозяйственных культур. Биологическая продуктивность ельников, Тарту.

Наумов Н.П. 1971. Уровни организации живой материи и популяционная биология. Ж. общ.биол., 32, № 6.

Наумов С.П., Руковский Н.Н. 1972. Влияние характера опромышления лесной куницы на пространственную дифференцировку ее населения. Матер. к научн.конф., посвященной 50-летию Ин-та, II Вопросы экологии, Киров.

Рафес П.М., Динесман Л.Г., Перель Т.С. 1964. Животный мир как компонент лесного биогеоценоза. Основы лесной биогеоценологии, Изд. "Наука", М.

Ремезов Н.П., Быкова Л.Н., Смирнова К.М. 1959. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах европейской части СССР. Изд. МГУ, М.

Смышляев М.И. 1972. Динамика структуры и движение численности в популяциях белки Прибайкалья. Матер. к научн.конф., посвященной 50-летию ин-та, II Вопросы экологии, Киров.

Современное состояние природной среды (биосферы) на территории Европы и пути ее сохранения и улучшения. 1972. Вильнюс.

Сукачев В.Н. 1964. Динамика лесных биогеоценозов. Основы лесной биогеоценологии. Изд. "Наука", М.

Утехин В.Д., Фишман М.И. 1968. Сравнение продуктивности естественной и культурной растительности ландшафтных комплексов лесостепи. Изв. АН СССР, сер.географ., № 4.

Шварц С.С. 1960. Принципы и методы современной экологии животных. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, в.21.

Шварц С.С. 1969. Эволюционная экология животных. Тр. Ин-та экологии раст. и животн. УФАН СССР, в.65.

Шварц С.С., Данилов Н.Н. 1972. Биоценозы лесотундры и южной тундры, ж. общ.биол., № 6.

Юркевич И.Д., Ярошевич Э.П., Голод Д.С. 1972. О биологическом круговороте зольных элементов и азота на сосновых вырубках, "Лесоведение", № 5.

Clark S.S. 1971. Biogeochemical cycles and man, Austral. natur. hist., 17, № 1.

Conead M. 1972. Stability of foodwebs and its relation to species diversity, J. theor. biol., 34, № 2.

Crebs C.J. 1971. Genetic and behavioral studies on fluctuating vole populations, Dynamics popul. proc. advanc. study inst. dynamics numbers popul., Oostrbeek, 1970, Wageningen.

Golley F.B. 1972. Energy flux in ecosystems, Ecosyst. struc. and funct. proc. 31 st annu. biol. colloq., 1970, Corvallis.

Lindemann R.L. 1942. The trophic-dinamic aspect of ecology, Ecology, 23.

Moore N.W. 1967. Synopsis of the pesticide problem, Advanc. in ecol. research. L. and N.Y., v.4.

Odum E. 1969. The strategy of ecosystem development, Science, 164, N. 3877.

Odum E. 1972. Ecosystem theory in relation to man, Ecosyst- struct. and funct. proc. 31 st annu. biol. colloq., 1970, Corvallis.

Regier H.A., Cowell E.B. 1972. Application of ecosystem theory, succession, diversity, stability, stress and conservation, Biol.conserv., 4, № 2.

Smirnov V.S., Tokmakova S.G. 1972. Influence of consumers on natural phytocenosis production variation, Tundra boome, Proc. IV internat. meeting on the biol. product. of tundra, Stockholm.

Whittacer R.H., Woodwell G.M. 1972. Evolution of natural communites, Ecosyst. struct. and fuct. proc. 31 st annu. biol. colloq., 1970, Corvallis.

Wickstrom C.E. 1971. The credibility gap and the ecology reaction, Limnol. and oceanogr., 16, № 6.

БИОСФЕРА И ЧЕЛОВЕК

В.А.Попов

(Биологический институт Казанского филиала
АН СССР)

Впервые термин биосфера был предложен австрийским геологом З.Зюсе (1875), но расшифровка этого понятия и создания учения о биосфере было осуществлено нашим соотечественником, крупнейшим геохимиком мира, академиком Владимиром Ивановичем Вернадским (1863-1945), который определил биосферу как тонкую оболочку, тонкую пленку нашей планеты, где сосредоточена жизнь.

Формирование биосферы началось около 300 миллионов лет тому назад на границе архейской эры земли с момента зарождения жизни в ее водах. На формирование отдаленных предков человека, от синезеленых водорослей и бактерий, от первично жгутиковых животных и инфузорий до человекообразных обезьян потребовалось около 275 миллионов лет эволюционных преобразований.

По мере усложнения жизни, организмы все более и более активно вмешивались в среду своего обитания и активно меняли поверхность планеты,ее воды и атмосферу - "Жизнь стала геологическим фактором" (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков,1969).

Менялись флоры и фауны, совершенствовались и формировались наиболее приспособленные к условиям среды растения и животные, происходило изменение и самой среды, отрабатывалась гармоническая целостность природных комплексов, где все компоненты находились во взаимной связи и взаимной обусловленности.

В конце миоцена, в начале плиоцена появились ветви, определившие дальнейший ход эволюции через обезьяноподобных животных к человекообразным обезьянам, к животным осваивающим хождение на задних конечностях и простейшие орудия труда - камень и палку. На это потребовалось еще около 25 миллионов лет.

Первые находки ископаемого человека, который может быть отнесен к роду Homo датируются серединой плейстоцена - это яванские, пекинские и гейдельбергские люди, жившие около 1,0 миллиона лет тому назад, но отличавшиеся еще слабо развитой психической деятельностью. Средний объем мозга наших предков этого периода не превышал 1150 $см^3$, тогда как у современного человека он близок к 1500 $см^3$.

Становление же человека как вида Homo sapiens, человека разумного, потребовало немногим более 120 тысяч лет, а широкое распространение человека на земле произошло за последние 10-12 тысяч лет, когда он и начал оказывать все большее и большее влияние на природные комплексы. Очень хорошо сказал К.Маркс "Человек живет природой и чтобы не умереть, он должен находиться с ней в процессе постоянного общения. Человек - часть природы".

Несмотря на то, что мы вступили в космическую эру и познали многие тайны мироздания, научились управлять атомной энергией, благополучие человечества зависит от состояния биосферы, от ее продуктивности. Человек и природа-это великое диалектическое единство и это единство заключается в том, что "при всей самостоятельности законов общественного развития, природа остается непременным, необходимым условием жизни общества, единственным поставщиком всего первичного сырья и энергии" (Ефремов, 1969).

Становление человека - это квинтэссенция эволюционного процесса, это вершина зоологического дерева жизни, это лучшее из творений природы и хочется думать, что это лучшее творение не уподобится некоему животному, прекрасно изображенному непревзойденным баснописцем И.А.Крыловым и не будет подрывать гармонической целостности природы в ее отработанной взаимной связи и взаимной обусловленности всех ее основных компонентов.

Человек должен уважать законы жизни биосферы, умело пользоваться ими и помнить "что человеческие проекты, не считающиеся с великими законами природы, приносят только несчастья". Эти слова К.Маркса, дважды подчеркнутые В.И.Лениным, должны быть основополагающими при всех серьезных вторжениях человека в биосферу. Создавая новые, наиболее продуктивные биогеоценозы,

человек должен помнить, что в "природе ничто не совершается обособленно, каждое явление действует на другое и обратно, и в забвении факта этого всестороннего движения и взаимодействия и кроется в большинстве случаев то, что мешает нашим естествоиспытателям видеть ясно даже самые простые вещи" (Ф.Энгельс).

Если до образования общественного строя воздействие человека на природные комплексы носило локальный характер и серьезно не нарушало природного равновесия, то сейчас, когда население мира достигло 3,7 миллиарда человек и есть страны, где на 1 км^2 живет более 100 человек и его биомасса уже превышает 222 миллиона тонн, а созданная им биомасса с/х животных уже достигает 725 миллионов тонн. Сейчас человек уже вышел из экологической системы, где на первых этапах своего существования он занимал роль хищника, способствуя эволюции жертв, а стал своеобразной надстройкой, нередко нарушающей естественные биогеоценозы и перестраивая их по своему уразумению. Известно,что структура биомассы в природных сообществах состоит на 98-99% из первичной продукции, растительных организмов и 1-2% вторичной продукции, животных организмов. Отклонение от этого обычно вызывает ответную реакцию и болезненно переноситься природным комплексом. Сейчас, когда в руки человека вложена мощная техника, когда поля нашей планеты перепахивают более 20 миллионов тракторов, когда сведено около 40% лесов мира и площади, занятые городами в некоторых странах уже превышают 5% ее территории, когда в США 1/50 часть ее сухопутной территории покрыта асфальтом и бетоном, вмешательство человека в природные комплексы приобретает колоссальные размеры и делает проблему нормализации взаимоотношений между биосферой и человеком, проблемой номер один, проблемой, от разрешения которой в значительной степени зависит судьба человечества.

Прекрасно сказал В.И.Вернадский "Человек в настоящее время становится все более и более могучей геологической силой, оказывающей на современную биосферу все возрастающее воздействие". В геологической истории биосферы перед человеком открывается огромное будущее, если он поймет это и не будет употреблять свой разум и свой труд на самоистребление". Примерно

тоже совсем недавно сказал Жолио-Кюри "Нельзя допустить, чтобы люди направляли на свое собственное уничтожение те силы природы, которые они сумели открыть и покорить". Невольно вспоминаются слова Сократа "В мире много сил великих, но сильнее человека нет в природе ничего".

Совершенно очевидно, что сила человека, умноженная на достижения научно-технической революции, достигла громадной величины и оказывает на биосферу все возрастающее воздействие и это воздействие не должно отрицательно сказываться на состоянии биосферы, ибо сама научно-техническая революция содержит громадные возможности для охраны и улучшения природной среды. Очень хорошо сказал Л.И.Брежнев "Принимая меры по ускорению научно-технического прогресса, необходимо сделать все, чтобы он сочетался с хозяйским отношением к природным ресурсам, не служил источником опасного загрязнения воздуха и воды, истощения земли." Необходимо чтобы силы, созданные в результате научно-технического прогресса, реализовались людьми понимающими законы жизни биосферы, законы круговорота веществ в природе, людьми думающими, Homo sapiens в полном смысле этого слова, а не ремесленником - Homo faber, причем это может быть и директор крупного предприятия, успешно выполняющий свои планы, но загрязняющий атмосферу отбросами производства, отравляющий воду близ протекающей реки. Эта мысль высказанная Жаком Дорстом (1965) говорит о необходимости широкого природоохранительного образования при котором технический прогресс будет способствовать обогащению природы, а не разрушать ее.

С созданием первого социалистического государства на нашей планете и ликвидацией частной собственности на землю, начался ленинский период бережного и разумного отношения к природе.

В беседе с тов.Подъяпольским по вопросу об организации Астраханского заповедника Владимир Ильич сказал "Охрана природы - это дело государственной важности и большой срочности". В тяжелые годы становления нашего государства и в годы Второй мировой войны и восстановительного периода мы принуждены были не всегда достаточно рационально использовать природные ресурсы, но это было временным явлением. Сейчас в нашей стране ох-

рана биосферы и рациональное использование ее ресурсов стала всенародным, общегосударственным делом. В постановлении последней сессии Верховного Совета СССР записано "Считать одной из важнейших государственных задач неустанную заботу об охране природы". 29 декабря 1972 г. за № 898 опубликовано совместное развернутое постановление Центрального Комитета КПСС и Совета Министров СССР об усилении охраны природы и улучшении использования природных ресурсов.

"Забота о земле, о лесе, о реках и чистом воздухе, о растительном и животном мире - все это наше кровное, коммунистическое дело". Эти слова Л.И.Брежнева прекрасно синтезируют политику нашей партии по вопросам охраны природы.

Каковы же наиболее острые, в настоящее время проблемы антропогенного воздействия на биосферу, проблемы беспокоящие мировую общественность и, вполне естественно ученых нашей страны. Особенно четко вырисовываются следующие глобальные проблемы:

1. Необходимость стабилизации температуры атмосферы и ее состава.

2. Борьба с прогрессирующим засорением биосферы.

3. Прекращение пустынообразования и ксерофитизации планеты.

4. Проблема чистой воды.

5. Сохранение генофонда планеты.

6. Проблема урбанизации

7. Проблема оптимального ландшафта будущего с гармонически отработанными экологическими системами, позволяющими повышать производительность биогеоценозов, основных единиц природных комплексов.

Разберем, в пределах выделенного нам времени, перечисленные выше проблемы хотя бы в самом общем плане.

1. Проблема стабилизации температуры атмосферы и ее состава. Если 20 лет тому назад считалось, что человек не изменяет температуры атмосферы (Дзердзеевский, 1968), то по последним данным, температура атмосферы повысилась на $0{,}2^{0}$ (Будыко, 1971). Зона вечной мерзлоты местами отступила на десятки километров и активизировалось таяние материковых льдов. Причиной этого академик А.П.Виноградов считает повысившуюся запы-

ленность атмосферы в результате участившихся пыльных бурь, поднимающих в воздух мельчайшие частицы почвы и образующийся в связи с этим так называемый "парниковый эффект", чему в немалой степени содействует и повышение углекислоты в атмосфере в результате промышленных выбросов, которые, по данным Г.Плакса (1956), добавили в атмосферу 360 миллиардов тонн углекислоты. Только за последние десять лет содержание углекислого газа в воздухе повысилось на 0,2%.

М.И.Будыко (1971) считает, что немалую роль в повышении температуры атмосферы играет сжигание органического горючего. Сейчас по примерным подсчетам ежегодно сжигается 2 миллиарда 700 миллионов тонн угля, 1 миллиард 600 миллионов тонн нефти и трудно подсчитываемое количество природного газа. Имеется многочисленное количество публикаций, показывающих повышение температуры атмосферы в районе крупных городов и промышленных агломераций, что говорит о несомненной роли в повышении температуры атмосферы сжигания органического горючего. Если дальнейшее повышение температуры атмосферы пойдет возрастающими темпами, то начнется интенсивное таяние полярных льдов и повышение уровня мирового океана и затопление наиболее плодородных, незначительно поднимающихся над уровнем моря, побережий океанов и морей. К этому следует добавить, что по подсчету академика Ф.Ф.Давитая (1971) количество кислорода в атмосфере уменьшается ежегодно на 10 миллиардов тонн. Сейчас США уже сжигает в топках, в автомобилях, использует для дыхания человека и сельскохозяйственных животных больше кислорода, чем производит его вся надземная растительность этой страны.

Пока запасы кислорода в атмосфере исчисляются астрономической цифрой в 1.500.000.000 миллионов тонн, но этот "живительный газ" каждые 2-3 тысячи лет по данным А.П.Виноградова полностью обновляется. Сможет ли это осуществится в дальнейшем при условии прогрессирующего сокращения лесных площадей и роста опустыненных земель, пока говорить весьма трудно.

Вполне естественно, что проблема стабилизации температуры атмосферы и ее состава является одной из важнейших во взаимоотношениях между биосферой и человеком.

2. Проблема борьбы с загрязнением атмосферы.

Этот вопрос приобретает весьма большую остроту. Ибо загрязнение биосферы идет все возрастающими темпами. Рассмотрим пять основных каналов загрязнения: загрязнение отходами промышленности, бытовыми отходами, отходами транспорта, химические загрязнения биосферы и повышение радиационного фона. Вероятно, я приведу ряд примеров, которые стали широко известны, но мне приходится это делать для того, чтобы общая картина воздействия человека на биосферу вырисовывалась достаточно полно.

а) Следует напомнить, что ТЭЦ, работающая на каменном угле, без газоочистных сооружений, вырабатывает в воздух 22-27% от количества сожженного угля, летучей золы и сернистого ангидрида. И.П.Лаптев (1970) пишет, что "...мировая промышленность выбрасывает в атмосферу 10-20 миллиардов тонн различных загрязнений, среди которых имеются сильно ядовитые и радиоактивные вещества". Из периодической печати всем достаточно широко известны результаты залповых сбросов промышленности на Белой, Каме и Волге, значительные засорения подземных вод в результате закачки воды в нефтяные пласты. Промышленность без хорошо налаженной службы очистки способна разрушить природный биогеоценоз за очень короткое время.

б) Бытовые отходы весьма существенны. Сенатор-демократ А.Г.Нельсон (1969) подсчитал, что каждый американец поставляет ежедневно мусорным свалкам по 2,5 кг бытовых и промышленных отбросов, что составляет ежегодно более 182 миллиардов кг. Муниципалитет Нью-Йорка в течение двух десятков лет ежегодно сбрасывал во впадину Атлантического океана около шести миллионов тонн городских отходов. Все было благополучно, пока не началось гниение, и сейчас здесь образовалось новое "мертвое" море площадью около 60 кв.км, где все убито метанистыми выделениями. Сена настолько сильно загрязнена моющими средствами, что ниже Парижа плывут целые айсберги пены и воды реки даже непригодны для полива огородов.

в) Загрязнение биосферы за счет транспорта.

Сейчас по ряду источников и, в частности, по докладу Тура Хейрдала в Стокгольме в 1972 году на конференции по охране био-

сферы явствует, что ежегодно в мировой океан сбрасывается минимум 1,5 миллиона тонн нефти. Даже в совершенно непосещаемых судами участках океана Тур Хейрдал находил нефтяную пленку на воде. Ухудшается фотосинтез, гибнет ряд океанических беспозвоночных животных, ухудшается качество рыбного мяса. По нашей планете сейчас "ходит" около 220 миллионов автомобилей. За год каждая машина выбрасывает около 1 кг присадки, среди которых весьма неприятные для человека. Загрязнение атмосферы крупных городов США и Канады сейчас становится нередко лимитирующим фактором дальнейшего роста города.

г) В мире по данным Ф.Берана (1963) ежегодно производилось 1,25 миллионов тонн средств защиты растений от вредных насекомых и болезней. В среднем на га пахотных земель это давало около 300 граммов. К 1972 году производство пестицидов возросло и сейчас на га приходится более 500 граммов, а в Западной Европе и, в частности, Франции, около 3 кг на га. В США по данным Г.Нельсона (1969) ежегодно вырабатывается 300 миллионов кг пестицидов, что дает на каждого американца по 1,5 кг. Сейчас известно уже значительно больше 100 видов животных, на которых прежние дозы ядохимиката не оказывают никакого отрицательного влияния. Идет отбор популяций стойких к ряду ядохимикатов. Эта "пестицидная эволюция" может иметь далеко идущие последствия. Среди применяемых сейчас, почти 1000 различных пестицидов, имеется большая группа гонадотропных, например, дильдрин. Применение его вызывает стерилизацию у ряда теплокровных животных, и вполне естественно, что попадая в организм человека, в виде "остаточных пестицидов", и кумулируясь здесь, отрицательно сказываются на жизненность сперматозоидов. Перед экологами стоит громадная и почетная задача в разработке биологических мер борьбы с нежелательными компонентами биогеоценозов, с тем, чтобы мы постепенно могли уменьшать химическое загрязнение природы.

3. Если подходить в глобальном масштабе и сделать небольшие допущения, то мы можем сказать, что площади пустынь мира возросли за последнюю тысячу лет примерно на 15%. По исследованиям французских ученых Сахара "движется" на экваториальную Африку, ежегодно засыпая от одного до трех метров плодородных

земель на протяжении около 3 тысяч километров. Растут пустыни Австралии и Южной Америки. Кроме того, и что особенно важно, идет активное продвижение степных элементов к полюсам. Происходит общая ксерофитизация планеты. Экологам, работающим как с растительными, так и с животными объектами, хорошо известно, что ковыли, типчаки, мятлики, некоторые полыни продвинули свой ареал на север, многие степные виды животных за последнее столетие сделали в этом направлении большой скачок. Заяц-русак занял практически все открытые биотопы Кировской области, хотя во время З.Эверсмана он не доходил до Казани. Суслики, степная пеструшка, зеленая жаба и многие виды насекомых встречаются и местами образуют большие плотности на 100-300 км севернее своих границ, определенных несколько десятилетий тому назад. Засыпание почв песками в результате эрозионной деятельности, при неразумной распашке земель стало обычным явлением, что неизбежно влечет за собой изменение флоры, а затем и животного мира.

4. Проблема чистой воды сейчас является одной из ведущих проблем для ряда стран мира. И несмотря на то, что наша планета самая водная из всех известных планет, чистой воды, пригодной для человека, становится все меньше и меньше. Последнее связано с громадным потреблением воды нашей промышленностью и ее загрязнением, о чем мы говорили выше. Усиленное использование подземных вод по берегам морей и океанов определило проникновение солевых океанических вод и сделало непригодными целый ряд скважин. Неумеренное использование подземных вод в районе Токио послужило основной предпосылкой для оседания почвы, которое достигает местами до нескольких сантиметров в год. Поливное земледелие требует все возрастающего количества воды, как и растущие города, устройство водохранилищ, особенно в равнинных участках стран, не оправдывает затрат и изымает из интенсивного сельскохозяйственного использования громадные площади пахотных земель. Сейчас каждый житель Украины потерял около 5-ти соток в результате строительства водохранилищ (Вендеров, 1970). Наряду с этим водохранилища дают пока еще очень скромный улов рыбы. Так, на Куйбышевском водохранилище с одного га берут 6-8 кг товарной рыбы, тогда как с

одного га благоустроенных прудов снимают до 5 тысяч килограммов. Видимо, перед экологами, работающими с водными животными, стоят серьезные задачи в области повышения рыбопродуктивности водохранилищ и улучшения условий жизни для водоплавающих птиц.

5. Сохранение генофонда планеты.

Все многообразие растительного и животного мира нашей планеты создано в результате многомиллионного эволюционного процесса и является золотым фондом биосферы, подлежащим охране, разумной эксплуатации, а для видов важных в хозяйстве человека, - повышенному воспроизводству. В естественных природных комплексах нет "вредных", "индифферентных" и "полезных" видов животных, все они выполняют функции определенные эволюционным процессом, обеспечивая гармоничное существование тех или других биогеоценозов. Человек создал условия, сделавшие ряд видов животных нежелательными компонентами антропогенных ценозов и ввел указанные выше понятия о вредности и полезности животных. Но все это сугубо относительно и может решаться только в конкретных экологических условиях, а поскольку мы еще очень мало знаем о потенциальных возможностях растительного и животного мира, то совершенно очевидно, что мы не можем допускать безвозвратной потери ни одного вида растений, ни одного вида животных. Не должно повторяться то неразумное, что было допущено человечеством, когда с 1600 года по настоящее время было уничтожено 36 видов млекопитающих и 94 вида птиц (Банников, 1972). Сейчас в Красную книгу, в число видов, подлежащих особой охране и находящихся на грани исчезновения, занесено более 650 видов только наземных позвоночных животных. Наиболее действенной формой охраны генофонда планеты являются заповедники, которым должно быть уделено гораздо большее внимание, чем они получают сейчас. Совершенно очевидно, что заповедники должны находиться в ведении одного учреждения, типа Государственного комитета по охране природы при Совете Министров СССР, или при Академии наук СССР. Совершенно ненормально, когда сейчас заповедники находятся в ведении более чем 20-ти различных учреждений и нет единого достаточно четкого положения о заповедниках, утвержденного законодательным порядком, а не ведомственным распоряжением.

6. Проблема урбанизации.

В.И.Ленин пишет: "Города представляют из себя центры экономической, политической и духовной жизни народа и являются главными двигателями прогресса" (т.23, стр.341). Если в 1800 году в городах жило 5% населения мира, в 1940 году - 25%, то сейчас в городах живет более 40% населения мира, и есть страны, где 82% населения живет в городах (Англия). У нас в стране по переписи 1926 года в городах жило 18% населения страны, а в 1970 году уже 56% (Пивоваров, 1972). Концентрация населения на небольших территориях, где человек проводит более 80% своей жизни, вызывает необходимость создания в городах замкнутых экологических систем, где бы количество зеленой растительности обеспечивало при всех неблагоприятных погодных условиях, вплоть до смоговых явлений, население достаточным количеством воздуха, богатого кислородом. В цитируемом нами выше постановлении ЦК КПСС и Совета Министров СССР специальный пункт посвящен устройству и расширению зеленых зон, зон отдыха вокруг городов. В значительной степени следствием урбанизации является более интенсивное проявление в городах ранее "спящих" болезней, аллергий, заболеваний дыхательных путей и увеличение количества рождающихся детей с теми или другими патологическими отклонениями.

Все это говорит о необходимости резкого улучшения санитарного состояния городов и прилегающих зеленых зон, серьезного их изучения и составления генеральных планов благоустройства, что без эколога сделать практически весьма трудно. В зеленых насаждениях пригородов должны быть созданы оптимальные биогеоценозы, где рекреационная, эстетическая и хозяйственная стороны сочетались и создавались все необходимые условия для отдыха человека.

7. Проблема оптимального ландшафта.

Вполне естественно, что точка зрения восстановления природных комплексов прошлого не выдерживает никакой критики. Мы должны по мере возможности сохранить эти ландшафты в условиях заповедника, а на открытой территории создавать ландшафты бу-

дущего, ландшафты, построенные по законам жизни биосферы, но дающие продуктивность значительно большую, чем они дают сейчас. Это говорит о том, что должны быть развернуты широкие исследования по созданию новой и очень важной науки, - учения об оптимальном ландшафте, науки о гармоническом сочетании технического прогресса с возможностями природных комплексов, науки, где технический прогресс не разрушал, а помогал бы создавать новые оптимальные ландшафты. Думается, что АН СССР займет ведущее положение в этом отношении. Необходимо, чтобы в системе АН СССР был создан Институт охраны и реконструкции ландшафта, Институт экологического плана, разрабатывающий теоретические основы охраны окружающей природной среды, охраны природных комплексов и основы для создания ландшафтов ближайшего будущего.

Я не мог остановиться на целом ряде крупнейших вопросов взаимоотношений человека с биосферой, вопросов влияния распашки почти 10% территории планеты, роли лесов в жизни биосферы, об охране недр, о большом значении природно-охранительного образования, но проблема "Человек и биосфера" настолько велика, настолько всеобъемлюща и от того, как она будет разрешена, зависит судьба человечества, что изложить, даже в телеграфном изложении, основные вопросы в одном докладе практически невозможно. Для этого требуется большая, специальная экологическая конференция.

С О Д Е Р Ж А Н И Е

Предисловие 1

Н.П.Наумов. Теоретические основы и принципы экологии 3

С.С.Шварц. Теоретические основы и принципы экологии 21

М.С.Гиляров Некоторые основные положения экологии (применительно к наземным позвоночным) 32

С.С.Шварц. Эволюционная экология 52

Д.А.Криволуцкий. Некоторые проблемы общей и эволюционной экологии. 63

Н.П.Наумов. Популяционная экология. Проблемы и задачи. 76

Г.А.Викторов. Динамика численности животных и управление ею. 88

И.Я.Поляков. Динамика численности животных и управление ею. 121

Н.Н.Данилов. Воздействие человека на ход биогеоценологических процессов. 145

В.А.Попов. Биосфера и человек. 164

Отпечатано в ЛИК МГУ

Л-56368 Тир. 500 экз.

зак. 765.