
В.С. БЕЗЕЛЬ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ
ТОКСИКОЛОГИЯ:
ПОПУЛЯЦИОННЫЙ
И БИОЦЕНОТИЧЕСКИЙ
АСПЕКТЫ

В.С. БЕЗЕЛЬ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ТОКСИКОЛОГИЯ: ПОПУЛЯЦИОННЫЙ И БИОЦЕНОТИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ



В.С. БЕЗЕЛЬ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ТОКСИКОЛОГИЯ:
ПОПУЛЯЦИОННЫЙ
И БИОЦЕНОТИЧЕСКИЙ
АСПЕКТЫ

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт экологии растений и животных

В. С. Безель

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ
ТОКСИКОЛОГИЯ:
ПОПУЛЯЦИОННЫЙ
И БИОЦЕНОТИЧЕСКИЙ
АСПЕКТЫ

ЕКАТЕРИНБУРГ

ГОСИКИИ

2006

УДК 574:615.9

Экологическая токсикология: популяционный и биоценотический аспекты / В. С. Безель . Под ред. Е. Л. Воробейчика — Екатеринбург: Изд-во «Гощицкий», 2006. — 280 с.

ISBN 5-98829-007-8

Экологическая токсикология определяется в качестве одного из направлений биологической науки, предметом которого выступают биологические системы надорганизменного уровня (популяции, биоценозы), подверженные влиянию химического загрязнения. На модельных видах травянистой растительности, птиц и мелких млекопитающих показана роль внутрипопуляционных структур, абиотических факторов и пространственной неоднородности среды в адаптации природных сообществ к эволюционно новым условиям химического стресса. Экологическая токсикология — вклад в общую теорию функционирования биологических систем надорганизменного уровня.

Для биологов всех специальностей, в первую очередь для экологов, зоологов, ботаников. Для студентов, научных работников и преподавателей биологических специальностей, всех кого интересуют проблемы состояния окружающей среды.

Ответственный редактор
д.б.н. Е . Л . В о р о б е й ч и к

Рецензенты:
д.б.н. проф. А . Г . В а с и л ь е в
д.б.н. проф. Г . И . Т а р ш и с
д.б.н. проф. Г . И . М а х о н и н а

*Работа выполнена при финансовой поддержке
ФЦНП 2006-РИ-112.0/001/337*

ISBN 5-98829-007-8

© В.С.Безель, 2006
© Оформление. Издательство
«Гощицкий», 2006

ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА

Представляемая монография В.С.Безеля – это продолжение предыдущей работы «Популяционная экотоксикология» (М., 1994), как и та, в свою очередь, была расширением уже ставшей классической сводки «Популяционная экотоксикология млекопитающих» (М., 1987). Все работы В.С. Безеля посвящены экологической токсикологии – бурно развивавшемуся с начала 1970-х годов XX в. и продолжающему развиваться сейчас направлению. Давно уже прошло время, когда экотоксикология воспринималась как некая экзотика и считалась новой научной дисциплиной. Сейчас, пожалуй, о ней неуместно даже писать как об «относительно новом» направлении. Экотоксикология сегодня – это могучее древо, ветви которого переплелись с не менее развитыми соседями – экологической физиологией, биоиндикацией, биогеохимией, геоэкологией, экологическим нормированием, оценкой экологического риска. Цель экотоксикологии заключается в том, чтобы понять, как реагируют живые системы на избыточное по сравнению с обычным уровнем поступление химических веществ в окружающую среду. В сферу интересов экотоксикологов попадают практически все уровни организации живой материи – от молекулярно-генетического до биосферного, соответственно и выделяют экотоксикологию организмов, популяций, сообществ и экосистем. Если еще к этому добавить разнообразие типов токсикантов (экотоксикология тяжелых металлов, стойких органических поллютантов, аэрозолей и прочее) и реципиентов воздействия (экотоксикология лишайников, птиц, дождевых червей и прочее), то в результате получим представление о том, насколько сильно разрослась крона этой науки, корни которой уходят вглубь веков к Митридату, Калигуле, Александру Борджиа, Екатерине Медичи и прочим токсикологам-любителям древности.

Далеко не все части современной экологической токсикологии представлены в данной книге. Основное внимание уделено двум уровням организации живого – популяциям и сообществам (соответственно акцент сделан на натурных наблюдениях, а не на лабораторных экспериментах) и трем объектам – сосудистым растениям, птицам и мелким млекопитающим, а среди токсикантов – тяжелым металлам. Одна из связующих идей книги – важность прямого сопоставления реакции одних и тех же объектов на разных уровнях организации, потому что тогда изменения на более низких уровнях можно рассматривать в качестве механизмов реакции более высоких. Этот подход восходит к работам Н.В. Тимофеева – Ресовского, который любил говаривать «пройдемся по уровням». Такая «прогулка по уровням» достаточно сложна в практической реализации, но очень плодотворна по своим результатам.

Виктор Сергеевич Безель стоял у истоков становления экологической токсикологии в нашей стране. Поэтому позволю себе несколько штрихов к его научной биографии. В Институт экологии растений и животных Уральского филиала (сейчас – отделения) РАН и одновременно в биологию он при-

шел в 1967 г. уже сформировавшимся исследователем, закончив аспирантуру физико-технического факультета Уральского политехнического института (средоточие интеллектуальной элиты послевоенного Свердловска) и будучи специалистом в области радиодозиметрии (и, между прочим, кандидатом физико-математических наук). Занявшись исходно радиобиологией, он в дальнейшем перешел к моделированию кинетики в организме животного стабильных изотопов, от которых было рукой подать до тяжелых металлов (прежде всего его любимых ртути и свинца) и классической токсикологии. Строгий математический стиль мышления, когда проблема четко расчленяется на элементарные составляющие для последующего синтеза, позволял Виктору Сергеевичу схватывать суть вопроса, видеть пробелы, точки роста и пути дальнейшего поиска. Поэтому неудивительно, что он обратил внимание не только начинавшую формироваться экологическую токсикологию и занял в ней свою, в то время совершенно «свободную нишу», связанную с изучением роли гетерогенности природных популяций в их ответе на токсическое воздействие. Выбор этой проблематики явно был неслучаен: Институт экологии растений и животных при академике С.С. Шварце – это настоящая «Мекка популяционных биологов» того времени. Синтез популяционной экологии и токсикологии привел к популяционной экотоксикологии и формально вылился в докторскую диссертацию (уже по биологии). В 1989 г. В.С. Безель организовал в Институте лабораторию популяционной экотоксикологии, в которой проводились и сейчас проводятся исследования по многим аспектам действия токсикантов на популяции и сообщества лишайников, растений, беспозвоночных, птиц и млекопитающих. Многие материалы, которые легли в основу этой книги, были получены Виктором Сергеевичем в рамках работ этой лаборатории совместно со своими учениками – кандидатами биологических наук Е.А. Бельским, С.В. Мухачевой, Т.В. Жуйковой, О.А. Северухиной, Е.С.Мордвиной.

Представляемая книга – это не всеобъемлющая сводка и не последовательное изложение системы современных воззрений на предмет, вынесенный в ее заголовок. Это, скорее, собрание хорошо подобранных примеров и уместных вопросов с неизбежной для такого жанра авторской точкой зрения. Но сейчас, когда о действии токсикантов на биоту накоплено столь много фактов, что явно ощущается недостаток теоретических обобщений, такая книга очень уместна. Она – один из необходимых шагов к построению в будущем теории экотоксикологии.

Думаю, многие прочтут эту книгу с интересом. Надеюсь, кого-нибудь из читателей она подтолкнет к попыткам найти ответы на поставленные в ней вопросы. Зная Виктора Сергеевича, уверен, что он уже работает над следующей книгой, с нетерпением ожидая экземпляр, пахнущий свежей типографской краской, куда он сможет начать вносить исправления и дополнения. Пока он будет готовить следующую книгу, у нас есть время внимательно и с пользой изучить эту.

д.б.н. Е. Л. Воробейчик

Прошло более 10 лет с момента выхода в свет нашей последней монографии (В.С. Безель, В.Н. Большаков, Е.Л. Воробейчик. Популяционная экотоксикология. М.:Наука, 1994). За это время характер научных публикаций по экологической токсикологии несколько изменился. Сокращается количество информации по конкретным экотоксикологическим событиям, вызванным химическим загрязнением природной среды, что никак не связано с улучшением общей экологической ситуации в нашей стране и мире., С одной стороны, это обусловлено частичной сменой в последние годы научных приоритетов в биологической науке. С другой, стало очевидным, что сегодня недостаточно обращать внимание только на меру загрязнения природной среды, даже если при этом сослаться на ПДК или ПДУ. Настало время синтеза накопленных знаний и прежде всего необходим доказательный анализ ответной реакции природных систем на влияние токсической нагрузки. Однако адекватные представления о происходящих процессах могут быть получены только при учете влияния таких, не обусловленных токсическим влиянием, факторов среды как погодные условия, влагообеспеченность, инсоляция территории и прочих. Анализ выраженности токсического эффекта в зависимости от этих причин требует совершенно иных подходов к оценке конкретной экотоксикологической ситуации. В основе такого подхода лежит представление о неспецифичности реакции природных систем на воздействие эволюционно новых факторов, связанных с загрязнением среды.

В этой связи оправдано возросшее количество публикаций по экспериментальной экотоксикологии. Успешный опыт медицинской токсикологии и широкое использование лабораторных аналогов человека нужен сегодня для решения фундаментальных проблем природных экосистем, подверженных химическому загрязнению.

Сократилось и количество публикаций по математическому моделированию экотоксикологических ситуаций. К сожалению, попытки решить эти проблемы методами математического моделирования, основываясь только на сумме современных сведений о функционировании природных систем, оказались несостоятельными. В том числе это относится к нашей публикации (Безель В.С. «Популяционная экотоксикология млекопитающих». М.:Наука, 1987). Сегодня очевидна необходимость постановки не только лабораторных

опытов в климатических камерах и вивариях, но и природных экотоксикологических экспериментов с дозированием токсической нагрузки и ее продолжительности на ограниченные, специально выделенные участки биоценозов. Важно, чтобы проводимые эксперименты были ориентированы на последующее применение метода математического моделирования.

Мы далеки от мысли, что настоящая публикация может заполнить отмеченные «пустоты» современных проблем экологической токсикологии. Рассмотрение полного цикла экотоксикологических проявлений — от молекулярно-генетического уровня до популяционного и биоценотического — задача, которую сегодня вряд ли можно решить усилиями одного или даже коллектива авторов. Приводимые в монографии разделы по экотоксикологическим эффектам уровней, предшествующих популяционному, следует рассматривать лишь в качестве скромной иллюстрации, далеко не исчерпывающей современные знания по этим проблемам.

Мы попытались обратить основное внимание лишь на проблемы популяционной и биоценотической экотоксикологии, ориентируясь в основном на материалы, полученные за период с 1989 по 2005 г. коллективом лаборатории популяционной экотоксикологии Института экологии растений и животных УрО РАН при изучении природных экосистем Среднего Урала, подверженных преимущественному загрязнению тяжелыми металлами.

Издание настоящей монографии стало возможным благодаря активному участию в сборе полевого материала, его анализе и обобщении аспирантов и сотрудников лаборатории к.б.н. Е.А. Бельского, к.б.н. Т.В. Жуйковой, к.б.н. С.В. Мухачевой, к.б.н. О.А. Северюхиной, асп.Е.С. Мордвиной, а также д.б.н. Позолотиной В.Н. и к.б.н Антоновой Е.В. Их участие в работе нашло отражение в совместных публикациях, имеющих самостоятельный интерес и помещенных в списке цитируемой литературы. Автор искренне признателен всем за творческое, заинтересованное и критическое участие, которое способствовало завершению настоящей публикации. Автор благодарен Е.Л. Воробейчику, научному редактору настоящей монографии, полезные и заинтересованные комментарии которого во многом способствовали завершению настоящей работы.

Большинство результатов получено при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 94-04-12866, 99-05-64587, 01-04-96402 (РФФИ-Урал)).

Издание настоящей монографии стало возможным при финансовой поддержке Программы развития ведущих научных школ РФ (проект ФЦНП 2006-РИ-112.0/001/337).

Мы надеемся, что знакомство с нашей монографией окажется интересным и полезным для экологов различной специализации и будем благодарны всем, кто сочтет возможным высказать свое мнение о представленной работе.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ТОКСИКОЛОГИЯ В СИСТЕМЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

«Химическую войну невозможно выиграть, вся жизнь попадает под ее жестокий перекрестный огонь»

Р. Карсон, «Безмолвная весна»,
Бостон, 1962г.

«Небрежное отношение к биосфере ведет к нарушению ее правильной работы и означает, что люди не смогут вообще существовать на Земле»

Н.В.Тимофеев-Ресовский, 1968г.

1.1. Предмет экологической токсикологии

Экстенсивный характер развития производительных сил общества имеет следствием растущую деградацию природной среды. Острота современной ситуации находит отражение в повышенном внимании к проблемам экологии. При несомненной оправданности этого интереса мы отмечаем часто неоправданное тиражирование термина «экология», при котором данная наука рассматривается в качестве некоторой панацеи от всех бед современного общества. Подобное «размазывание» границ научного направления, несомненно, не способствует решению конкретных проблем сохранения природной среды. Для этого необходимо строго определить предмет экологии и ее специфические методы. В равной мере это относится и к относительно новому направлению экологической науки — *экологической токсикологии*.

Термин *экотоксикология* появился незадолго до Стокгольмской конференции 1972 г., когда стало очевидно негативное влияние человеческой деятельности на природные системы и человека. Были отмечены многочисленные факты поражения лесных экосистем под влиянием выбросов металлургических предприятий (в Великобритании — район Манчестера, в Германии — Рур и др.). Стали известны случаи загрязнения водных объектов и вызванные этим заболевания населения (пос. Минамата в Японии и др.). К этому времени накоплен большой опыт по диагностике и лечению отравлений человека металлами и рядом органических соединений, включая боевые отравляющие вещества, активно разрабатывались такие важные для экологической токсикологии направления, как химический и радиационный мутагенез, эндеми-

ческие заболевания человека и сельскохозяйственных животных, радиобиология.

Все это способствовало быстрому формированию нового направления биологической науки, которое первоначально рассматривалось как расширение классической токсикологии, изучающей токсические эффекты на иных, чем человек, организмах. Предполагалось исследовать токсические эффекты химических и физических агентов на живые организмы, их популяции и сообщества внутри экосистем, включая исследования путей переноса агентов и их взаимоотношения с окружающей средой.

Экологическая токсикология как термин, определяющий самостоятельное научное направление был введен в 1969 г., когда при Международном научном комитете по проблемам окружающей среды (СКОПЕ) организовали специальную Рабочую комиссию по экологической токсикологии. Позднее, в 1978 г., на конференции СКОПЕ было принято следующее определение экотоксикологии: *«... междисциплинарное научное направление, связанное с изучением токсических эффектов действия химических веществ на живые организмы, преимущественно на популяции организмов и биоценозы, входящие в состав экосистем. Она изучает источники поступления вредных веществ в окружающую среду, их распространение в окружающей среде, действие на живые организмы. Человек, несомненно, является наивысшей ступенью в ряду биологических мишеней».*

В приводимом определении следует особо подчеркнуть надорганизменный характер изучаемых экотоксикологических эффектов — популяционных и биоценологических. Упоминание же человека в качестве «биологической мишени» с нашей точки зрения требует комментариев.

Известно, что человек находится в центре изучения всех направлений медицинской науки, включая токсикологию и гигиену. Именно в задачу последних входит оценка опасности факторов окружающей среды (производственной, коммунальной), включая ее антропогенное загрязнение. Предлагаемая в рамках этих направлений система гигиенической регламентации токсических факторов исходит из последовательной антропоцентрической идеологии и на практике в любом случае (даже при эпидемиологическом подходе) ограничивается изучением эффектов прямого токсического влияния того или иного фактора (иногда их комплекса) на человека. Однако сегодня при определении экологической токсикологии мы исходим из ясного понимания того, что и Человек как биологический вид, и Человечество как социальное явление в конечном счете страдают не только от непосредственного неблагоприятного воздействия антропогенных факторов, но и от вызываемых рано или поздно этими же факторами существенных, а то и необратимых нарушений состояния отдельных биогеоценозов и биосферы в целом (Кацнельсон, Безель, 1994). В свое время Н.В.Тимофеев-Ресовский (1968) писал: «Наша основная задача — сохранить то состояние биосферы, которое существует на данный момент, потому что биосфера настолько сложная система, что нарушение границ ее устойчивости может привести к принципиально новому состоянию. Это состояние не обязательно будет худшим, но оно будет другим и пока не предсказуемым, а человек должен жить в предвидимом будущем».

Известно, например, что последствия ядерного конфликта были бы трагичны для природной среды и человека во всем мире, но не все знают, что энергия всех ядерных зарядов меньше, чем энергия, вырабатываемая всеми энергетическими установками в мире ежегодно. Таким образом, человечество живет в энергетическом эквиваленте фактически в состоянии продолжающейся ядерной войны. При этом человек при взаимодействии с природой пребывает в плену иллюзий.

Считается, что возможно создание такой социальной системы, когда будет обеспечен высокий уровень благосостояния всего населения земного шара без ограничения численности живущих на Земле людей. Природная среда при этом будет сохранена.

Сегодня необоснованность подобных иллюзий ясна. Прежде всего подняли тревогу журналисты и общественность, обеспокоенные состоянием природной среды.

По праву одной из первых публикаций по экологической токсикологии, может рассматриваться книга шведской журналистки Р.Карсон «Безмолвная весна». В ней речь шла о гибели птиц в результате широкого применения пестицидов. Она писала: «Химическую войну невозможно выиграть, вся жизнь попадает под ее жесткий перекрестный огонь». Появились и другие публикации: Ф.Дугласа «Оскальпированная земля», Д.Уинер «Трехсотлетняя война: хроника экологического бедствия», Дж. Форрестера и Д. Медоуза с прогнозами судьбы человечества в ближайшем будущем. Т.Колборн, Д. Думански и Дж.П. Майерс в книге «Наше украденное будущее» (1996) писали: «Многочисленные химические вещества, созданные руками человека и выброшенные им в окружающую среду, потенциально способны разрушить всю эндокринную систему животных, включая человека».

Среди комплекса биологических, медицинских и технических дисциплин, призванных решать проблему токсического загрязнения природной среды, ведущее место принадлежит экологии (Безель, 2006 а).

Первоначально сфера химического загрязнения включала ограниченные пространства бытовой и производственной деятельности человека. При этом под *токсичностью* понимается *внутренне присущая химическому веществу способность оказывать вредное действие, которое проявляется только при взаимодействии вещества с живыми организмами* (Общая токсикология, 2002). Проблемы негативного воздействия на млекопитающих токсических факторов среды, включая химическое загрязнение, решались дисциплинами медико-биологического направления: общая и частная токсикологии, промышленная и коммунальная гигиены, гигиена питания и т.д. При этом под *токсикологией* (toxicopon — яд) мы понимаем *раздел медицинской науки, изучающей свойства ядовитых веществ, механизмы их действия на живые организмы, сущность вызываемого ими патологического процесса, методы его лечения и предупреждения*. Речь идет об обеспечении безопасных условий для человека при прямом токсическом влиянии химических и физических факторов среды. Подобные исследования включали изучение токсических проявлений на молекулярно-генетическом, клеточно-тканевом и организменном уровнях. Направленность на человека полностью оправда-

Значения ПДК некоторых веществ

| Год введения ПДК | ПДК для воздуха производственных помещений, мг/м ³ | | Предельно-допустимая мощность дозы ионизирующей радиации | |
|------------------|---|--------|--|------------|
| | Бензол | Анилин | Год введения | бэр/неделя |
| 1930 | 200 | 100 | 1924 | 1,5 |
| 1954 | 50 | 5,0 | 1934 | 1,0 |
| 1964 | 20 | 3,0 | 1950 | 0,3 |
| 1972 | 5 | 0,1 | 1956 | 0,1 |

на в силу его особого социального статуса, т.к. именно человек впервые столкнулся с повышенными уровнями токсических веществ в окружающей бытовой и производственной среде. Лабораторные животные рассматривались как модели человеческого организма. Как ни парадоксально, сегодня человек с точки зрения токсикологии наиболее изученный биологический объект. В определенном смысле его можно рассматривать в качестве модели любого иного живого организма.

Цель токсикологических исследований — установление безопасных уровней воздействия токсических факторов на человека. Более 100 лет назад Хиртом были введены первые ПДК для хлористого водорода в воздухе для промышленных условий. В 1922 г. Наркомат труда СССР утвердил первые ПДК для трех химических веществ, в 1941 г. их было уже 80, а в настоящее время таких утвержденных регламентов насчитывается более 1000.

Сегодня под предельно-допустимыми концентрациями вещества (ПДК) понимается такая его концентрация в атмосфере, воде, почве, продуктах питания, воздействие которой не может вызвать заболеваний или отклонений в состоянии здоровья, обнаруживаемых современными методами исследования в процессе работы или в отдаленном времени у настоящего и последующих поколений.

Вводимые регламенты не являются раз и навсегда установленными. По мере расширения наших познаний о патологических процессах, по мере улучшения методов диагностики и по мере увеличения контингента лиц, подвергаемых действию токсических веществ, ПДК периодически пересматриваются (табл. 1.1).

Очевидная ориентация гигиенистов на защиту человека через использование системы ПДК предполагает в том числе и возможность миграции токсических веществ по пищевым цепочкам. Например, регламентация содержания химических веществ в почвах допускает возможность их поступления в продукты питания. При этом не предполагается защита составляющих почвы (почвенная фауна, микроорганизмы), определяющих плодородие этого, по В.И.Вернадскому, биокосного компонента. В равной мере не идет речь и о

влиянии загрязненных почв на растения и животных, обитающих на этих участках (Кацнельсон, Безель, 1994).

Сегодня все происходящее в природе (прежде всего в результате антропогенной деятельности) не может быть безразличным для человечества, причем имеется в виду не человек — потребитель природы, а человечество как ее неотрывная часть. Критическим для его судьбы окажется не ограниченность ресурсов биосферы, в том числе ее способность к «переработке» продуктов жизнедеятельности, а такие следствия развития цивилизации, как химическая деградация природной среды, изменение климата и в целом нарастающее экологическое неблагополучие. В свете изложенного выше очевидно, что предпринимаемые попытки свести регламентацию вредного воздействия на природную среду к действующим гигиеническим ПДК не адекватны реальным требованиям экологической регламентации (Кацнельсон, Безель, 1995). Современные медицинская гигиена и токсикология как науки о сохранности здоровья человека и экологическая токсикология в качестве науки функционирования и стабильности природных систем надорганизменного уровня в условиях химического загрязнения среды, видимо, не могут оперировать едиными критериями даже в случае выбора наиболее жестких из них (Кацнельсон, Безель, 1994).

Таким образом, последние десятилетия проблема химического загрязнения природой среды вышла за рамки прямого влияния на состояние здоровья человека. Вызванная загрязнением деградация природной среды требует разработки новых подходов к обеспечению безопасности существования и человека, и природной среды. В этой связи представляется не оправданной формулировка МКРЗ, согласно которой «если защищен человек, то окружающая среда защищена автоматически» (I.C.R.P., 1991.).

Речь идет не просто об изменении масштабности воздействия на природную среду, необходимы принципиально новые подходы к проблеме регламентации токсического воздействия.

Принципиально изменяется и понятие «загрязнение», включающее в себя все токсические поступления в биосферу продуктов человеческой деятельности. *Антропогенное загрязнение может быть определено как вызванная деятельностью человека неблагоприятная модификация естественной природной среды, имеющая своим следствием изменение сложившихся потоков вещества, энергии, радиационного фона и проявляющаяся в изменении состояния биоты.*

В этих условиях именно экология с ее методами изучения и анализа процессов функционирования надорганизменных систем определяет подходы и решения проблем окружающей среды. Сегодня мы являемся свидетелями формирования, становления и развития новой ветви экологической науки — экологической токсикологии.

Самостоятельность любого научного направления определяется наличием следующих необходимых компонентов — предмета, методов и задач.

Определяющим **предметом** экологической токсикологии являются биологические системы надорганизменного уровня, подверженные действию антропогенного загрязнения. Теоретической основой экологической токсиколо-

**Реакция компонентов биоты вблизи наиболее изученных источников
«-» — объект не изучался.**

| Источник, район | Год пуска | Состав выбросов |
|--|-----------|---|
| Ni-Cu- плавильный завод Sudbery (Канада) | 1884 | SO ₂ , Ni, Cu, Fe, Ag, Au, Se |
| Zn-плавильный завод Palmerton США) | 1898 | SO ₂ , Cu, Fe, Cd, Pb, Zn |
| Zn-Cu - перерабатывающий завод Gusum (Швеция). | 1661 | Cu, Cd, Pb, Zn |
| Zn-Pb-Cd- плавильный завод Avonmouth (Англия) | 1928 | SO ₂ , Cu, Cd, Pb, Zn |
| Cu- перерабатывающий завод г. Ливерпуль | 1930 | Cu, Cd |
| Cu-Ni - плавильный завод Harjavalta (Финляндия) | 1944 | SO ₂ , Cu, Ni |
| Cu - плавильный завод Ronnskarsverken (Швеция) | 1936 | SO ₂ , Cu, Pb, Zn, As, Hg |
| Cu-Ni-Co- плавильный комбинат “Североникель” (Кольский полуостров) | 1939 | SO ₂ , Cu, Ni, Co |
| Cu- плавильный комбинат (Средний Урал, г.Ревда) | 1940 | SO ₂ , Cu, Cd, Pb, Zn |
| Cu- плавильный комбинат (Южный Урал, г.Карабаш) | 1910 | SO ₂ , Cu, Cd, Pb, Zn |
| Cu плавильный завод (Средний Урал, г.Красноуральск) | 1932 | SO ₂ , Cu, Cd, Pb, Zn |
| Фосфатные удобрения г.Ена, (Германия) | | F, P, CaO |
| Zn- плавильный завод (Верхняя Силезия, Польша) | | SO ₂ , Cu, Cd, Pb, Zn, CaO |
| Металлургические и химические производства Halle-Leipzig-Bitterfeld (Германия) | 1915 | SO ₂ , CaO, Cl ₂ , HCl, NO _x , H ₂ S. |
| Цементный завод Броцен (Латвия) | | CaO |
| Нефтехимический завод (Белоруссия) | | SO ₂ , H ₂ S, NH ₃ , NO _x |
| Алюминиевый завод (Восточная Сибирь, г.Братск) | 1965 | HF |

Таблица 1. 2

эмиссии химических элементов («+» — объект изучался,
Воробейчик; 2004)

| Компоненты биоты | | | | | | | | | | | | | | |
|------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 |
| + | + | + | + | + | - | - | - | - | + | + | - | - | - | - |
| + | + | + | + | + | + | - | - | - | + | + | - | - | - | - |
| + | - | + | + | + | + | - | - | + | + | + | - | + | - | - |
| - | - | + | - | - | + | + | - | + | - | - | - | - | - | - |
| - | - | + | - | - | + | + | - | + | - | - | - | - | - | - |
| - | + | + | - | + | - | - | + | - | - | - | - | - | - | + |
| + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + | - | + | + | + |
| + | + | + | + | + | + | - | + | + | - | + | + | + | + | + |
| + | + | + | + | + | + | + | - | + | - | + | + | + | + | + |
| + | + | + | - | - | - | - | - | + | + | + | - | - | + | + |
| - | + | + | + | - | - | - | - | + | - | + | - | - | - | - |
| - | - | + | - | - | + | + | - | + | + | - | - | - | + | - |
| + | + | + | - | - | + | + | - | + | - | + | - | - | + | + |
| - | - | + | - | - | + | - | - | + | + | - | - | - | + | + |
| - | + | + | - | - | + | + | - | + | + | - | - | - | - | - |
| + | + | + | + | - | + | - | - | + | + | - | - | - | - | - |
| + | + | + | - | - | - | - | + | + | - | - | - | - | - | + |

Примечание. 1 — почва; 2 — древесной; 3 — травостой; 4 — мхи; 5 — лишайники; 6 — беспозвоночные герпетобионты; 7 — беспозвоночные хортобионты; 8 — беспозвоночные фило- и ксилобионты; 9 — почвенная мезофауна; 10 — почвенная микрофауна; 11 — почвенная микрофлора; 12 — сапротрофные грибы; 13 — симбиотрофные грибы; 14 — птицы; 15 — млекопитающие.

гии служат фундаментальные закономерности функционирования и структуры природных систем популяционного и биоценотического уровней. Важнейшее значение имеет общая концепция устойчивости и стабильности этих природных систем.

Изложенное выше определяет своеобразие **методов и подходов** экологической токсикологии. Физиологические, биохимические, функциональные и другие эффекты, вызванные токсическим фактором, рассматриваются в качестве первичных эффектов, имеющих следствием нарушение популяционных и биоценологических механизмов. Экологическая токсикология использует традиционные методы экологии, но наиболее важны следующие:

— Лабораторные эксперименты с затравкой в вивариях и климатических камерах.

— Эксперименты и наблюдения в природных биогеоценозах, подверженных влиянию антропогенного загрязнения.

— Математическое моделирование и экстраполяция.

Задачей экологической токсикологии является разработка теоретических основ и основополагающих концепций взаимодействия человека с природными экосистемами.

Как и всякое научное направление, экологическая токсикология базируется на достижениях смежных наук, прежде всего на фундаментальных достижениях экологии и медицинской токсикологии. Современная экотоксикология исходит из основных положений популяционной экологии (Г.Ф.Гаузе), генетики популяций (С.С.Четвериков, С.С.Шварц, Н.В.Тимофеев-Ресовский), концепции биогеоценоза (В.Н.Сукачев), медицинской токсикологии и гигиены (Н.В.Лазарев).

Особенностями экологической токсикологии является то, что биологические системы надорганизменного уровня сложны и динамичны. Кроме того, велика роль окружающей среды в реализации экотоксикологических эффектов. Под влиянием токсических факторов признаки поражения могут диагностироваться на всех уровнях организации биологических систем — от молекулярно-генетического до биосферного. Речь идет о частоте хромосомных нарушений, изменении активности ферментов, снижении репродуктивных возможностей и повышенной гибели особей, изменении структуры популяции и видового состава биоценозов, их продуктивности и т.д. Изучение такого широкого спектра явлений — задача комплексная, требующая участия широкого круга специалистов с использованием разнообразных методов исследования.

Отметим, что часто экологическую токсикологию сводят к изучению содержания токсических веществ в объектах природной среды и их потоков. Сегодня подобных данных накоплено достаточно для различных уровней организации систем, однако важна оценка значимости этих показателей для судьбы популяции или биоценоза.

Интересные статистические данные приводит Е.Л.Воробейчик (2004), проанализировавший все доступные публикации по 17 наиболее известным источникам химического загрязнения среды (табл. 1.2) — 60–70% общего количества публикаций по реакции биоты на подобное воздействие. Хотя в це-

лом исследованиями были охвачены все группы биоты, не оказалось ни одного района, где бы были представлены все компоненты наземных биоценозов. Наиболее изученными по этим данным в России оказываются Кольский полуостров и районы Среднего Урала.

Место экологической токсикологии в системе биологических наук определяется тем, что вызванные химическим загрязнением процессы трансформации природных систем представляют собой естественную реакцию, которую можно рассматривать в качестве микроэволюционных преобразований на популяционном и биоценоотическом уровнях (Шварц, 1974). С точки зрения экологии подобные химически деградированные системы выступают в качестве естественного полигона для изучения быстрых микроэволюционных процессов, основанных на видовой норме реакции, диапазоне изменчивости популяционных процессов, а также на адаптивных возможностях изучаемых систем. Как следствие, стабильность подверженных химическому влиянию биологических систем различного уровня поддерживается за счет биологической пластичности и популяционной внутривидовой разнородности природных популяций животных и растительных ценопопуляций (Шварц, 1976).

1.2. Надорганизменный характер зависимости «доза-эффект»

«Что является и что не является ядом? Все вещества являются ядами и не бывает вещества без ядовитости. Только доза определяет ядовитость»

Парацельс (1493-1541)

Обычно выделяют пять основных уровней организации биологических систем. В соответствии с этим можно говорить о следующих уровнях экотоксикологических эффектов:

1. На **молекулярно-генетическом** уровне происходит репродукция в неизменном виде молекулярных структур, ответственных за жизненные процессы, в которых закодирована генетическая информация. Этими структурами обеспечивается передача наследственной информации, поэтому молекулярно-генетический уровень считается элементарной основой эволюции. С точки зрения экологической токсикологии на этом уровне возможно нарушение генетических структур соматических и половых клеток, что проявляется в появлении доминантных и рецессивных мутаций.

2. **Клеточно-тканевый** уровень ответственен за пространственное и функциональное разграничение процессов жизнедеятельности. При воздействии токсических факторов происходит дифференциация токсического эффекта, специфичность которого проявляется по отношению к различным тканям.

3. На **онтогенетическом уровне** осуществляются декодирование и реализация генетической информации, завершающиеся в конце концов становлением фенотипических признаков. На этом уровне реализуются структурные и функциональные особенности организма. Экоотоксикологические эффекты

проявляются в виде различных постнатальных заболеваний, врожденных дефектов развития и даже летального исхода.

4. **На популяционно-видовом уровне** изменения, возникающие на предшествующих уровнях, приводят к выработке новой адаптационной нормы, что в перспективе ведет к эволюционным преобразованиям. При токсическом загрязнении среды обитания может иметь место изменение структурно-функциональной организации популяции и, как следствие этого, популяционной адаптации к токсическим факторам.

5. **На биоценоотическом уровне** осуществляется вещественно-энергетический круговорот, формирующийся в процессе жизнедеятельности живых организмов. При токсическом загрязнении среды токсиканты вовлекаются в круговорот, что может привести к деформации естественных потоков вещества и энергии и, как следствие, к деградации природной среды, часто выходящей за рамки зоны прямого загрязнения.

Экологическую токсикологию можно отнести к токсикологическим дисциплинам, в центре которых находится изучение механизмов токсического действия жизненно необходимых (эндогенных) веществ, но поступающих в организмы в избыточном количестве или полностью чужеродных (ксенобиотики). Однотипность первичных механизмов токсического действия и в ряде случаев близость изучаемых объектов различных направлений медицинской токсикологии и экотоксикологии предопределяют близость методических подходов. Необходимо знать, как влияет увеличение токсической нагрузки на выраженность токсического эффекта. С этой целью оперируют зависимостью «доза-эффект». При этом возможны два подхода для выражения упомянутой зависимости.

Градирующий вид зависимости в количественной форме отражает изменение того или иного показателя состояния системы как функции внешнего воздействия. Однако сами по себе градированные показатели однозначно не определяют статус организма, т.е. не позволяют сделать заключение о наличии или отсутствии поражения. Видимо, необходим некоторый предел действующего токсического фактора, превышение которого однозначно (альтернативно) означало бы наличие поражения.

Переход к альтернативному выражению эффекта поражения предполагает известным некоторый критерий вредности градированного показателя, т.е. по существу подразумевает диагностику состояния «норма - патология». Альтернативная зависимость основывается на концепции пороговости поражающего действия. При этом речь идет о переходе количественных изменений в новое качественное состояние. Каждый такой переход соответствует переходу с одного уровня организации биологических систем на более высокий. Каждый альтернативный эффект (наличие или отсутствие поражения) отражает реакцию биологической системы более высокого уровня на критическое значение градированного эффекта, регистрируемого на предшествующем уровне.

Рассмотрим упрощенную ситуацию. Предположим, что речь идет о концентрации какого-либо токсиканта в крови. Обозначим ее как уровень токсического фактора (Рис. 1.1). При превышении определенной критической кон-

центрации $C_{кр.1}$ будут отмечены признаки поражения системы молекулярного уровня (например, снижение активности некоторого фермента, Рис. 1.1 А). При этом орган или ткань продолжают нормально функционировать до достижения следующего критического значения концентрации $C_{кр.2}$, при превышении которого будут отмечены признаки поражения этого органа (Рис. 1.1 Б). С ростом концентрации в крови может наступить гибель особи, а критическое значение $C_{кр.3}$ будет означать снижение численности популяции этих организмов (популяционный уровень эффектов, Рис. 1.1 В). Аналогичным образом уменьшение числа популяций будет определяться при превышении уровня токсиканта в крови выше $C_{кр.4}$ (Рис. 1.1 Г).

На основании подобного анализа упрощенной схемы можно сделать следующие выводы (Рис. 1.1):

1. Каждому уровню организации систем присущи особые виды взаимодействия между специфическими для данного уровня структурами. С переходом к более высоким уровням механизмы взаимодействия, свойственные низшим, могут сохранять свое функциональное значение, но ведущую роль приобретают новые типы взаимодействия, по отношению к которым первые находятся в подчиненном состоянии.

2. Все альтернативные эффекты по своей природе являются пороговыми. Все градированные зависимости беспороговы.

3. Пороговый характер альтернативных эффектов основывается на беспороговости предшествующих градированных показателей. В равной мере в беспороговости градированных показателей присутствует альтернативность эффектов на предшествующем уровне организации.

4. Критические значения токсического фактора $C_{кр}$, отражающие переход к альтернативным факторам, сдвигаются в сторону больших значений токсического фактора по мере перехода от низших уровней организации к высшим.

5. Диапазон проявления токсичности от первичных признаков до полного поражения объекта сужается по мере перехода к биологическим системам надорганизменного уровня. Значит, даже малые изменения действующего фактора в этом диапазоне могут привести к полному поражению таких систем.

Следует отметить, что приводимые рассуждения и выводы относятся к крайне упрощенной ситуации, когда рассмотрена реакция лишь отдельной системы. В реальности ответ организма многовариантен, и критические значения действующего фактора для различных систем могут значительно различаться. Реакция систем разного уровня в этом случае не будет столь четко выражена.

В равной мере это относится и к биоценотическому уровню, для которого диапазон проявления токсичности будет значительно шире, поскольку элиминация из сообщества одного вида (популяционный уровень эффектов) не ведет к поражению всего биоценоза в силу возможной замены популяциями других, более резистентных видов.

Вводимое значение критического уровня $C_{кр}$, однозначно опережающее наличие поражения или его отсутствие, представляется столь же неопределенным. Чаще всего используют статистический подход, в основе которого лежит 95% (99%) — ный уровень достоверности. Это означает, что при дан-

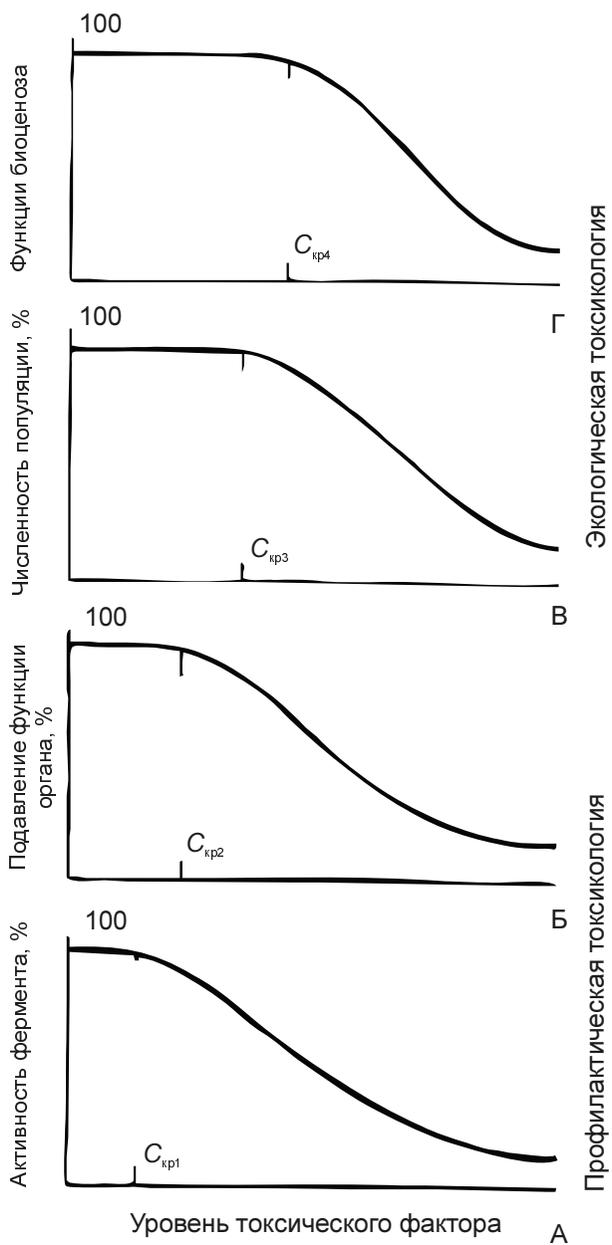


Рис. 1.1 Зависимости «доза-эффект» для нескольких уровней организации биологических систем ($C_{кр1}$, $C_{кр2}$, $C_{кр3}$, $C_{кр4}$ – критические уровни токсиканта)

ном уровне токсического фактора признаки поражения могут наблюдаться соответственно у заранее обоснованного числа случаев (5% или 1%).

Для определения критической нагрузки ряд авторов (Гродзинский, 1988; Пузаченко, 1990, цит. по Воробейчику и др. 1994) предлагают использовать точки перегиба гладкой функции, аппроксимирующей зависимость «доза — эффект». Такой подход применили Е.Л.Воробейчик с соавт. (1994) при определении критической нагрузки на отдельные компоненты наземных биоценозов, подверженных влиянию химического загрязнения (динамику общего запаса древостоя, видового состава травяно-кустарничкового яруса, мощности лесной подстилки и т.д.). Для нахождения точки перегиба авторы использовали вторую производную логистической кривой первого порядка, аппроксимирующей соответствующие зависимости «доза — эффект».

При первом подходе имеет место субъективная, априорно задаваемая оценка значимости критического уровня, требующая обоснования выбранного значения как фактора, изменяющего состояние системы следующего, более высокого уровня. Во втором случае необходимо обоснование точек перегиба как предельных величин, превышение которых ведет к качественному изменению анализируемой системы.

В связи с изложенным надорганизменный характер зависимости «доза - эффект» должен учитывать следующие обстоятельства:

1. Количественная оценка «дозы» предполагает учет меры токсического воздействия, отражающей не просто средние уровни токсических веществ в объектах внешней среды, а специфику надорганизменных систем как гетерогенного объекта, элементы которого испытывают токсическое воздействие различной интенсивности. Например, это может быть общее содержание или поток токсикантов, подразделенный на отдельные компоненты, соответствующие структуре популяции.

2. Соответственно оценка «эффекта» должна включать некоторые интегральные показатели состояния надорганизменных систем, непосредственно контролирующие стабильность их структуры и функционирования. Например, показатели плодовитости или плодоношения, выживаемости, продуктивности, занимаемой площади или численности и т.д.

3. При оценке эффектов надорганизменного уровня необходимо исходить из первичных проявлений токсичности на молекулярном, тканево-клеточном и организменном уровнях.

4. Большая, чем для других систем, роль факторов внешней среды в реализации эффектов популяционного уровня: например, влияние рН среды при воздействии химического загрязнения на сообщества водных гидробионтов.

Таким образом, токсические вещества, загрязняющие природную среду, включаются в биологический круговорот за счет жизнедеятельности популяций животных, микроорганизмов, грибов, растений. При этом популяции, будучи системами взаимосвязанных разнородных группировок особей, модифицируют эти потоки в соответствии с их эколого-функциональной спецификой, определяя тем самым разнородность накапливаемых уровней токсикантов и ответные реакции на воздействие.

Мера токсического воздействия, понимаемая нами в качестве дозы, не может характеризоваться некоторыми средними значениями содержания токсических элементов в биоте. Она должна отражать изменчивость обменных процессов отдельных организмов, приводящих к вариабельности накапливаемых ими уровней токсикантов в однородных субпопуляционных группировках. В биоценозах речь идет о различии в накоплении токсикантов отдельными компонентами ценоза.

Например, в популяционной экотоксикологии в качестве аргумента в зависимости «доза — эффект» следует рассматривать спектр концентраций токсических веществ в популяционной выборке, описываемый обычно лог-нормальным законом распределения (Безель, 1987). Популяционный ответ на подобное воздействие должен определяться совокупностью показателей состояния, диагностируемых на уровне организма. В то же время ожидаемый эффект должен иметь популяционный характер, т.е. исходить из приоритетности таких показателей, изменение которых прямо связано с жизнеспособностью популяции.

Поскольку стабильность природных популяций в значительной степени зависит от плодовитости и поддерживается системой устойчивых информационных и функциональных связей между субпопуляционными группами, то любое снижение репродуктивного потенциала и отклонение в поведении животных, вызываемое действием токсикантов, например, на центральную нервную систему (ЦНС), могут привести к полной или частичной «разбалансировке» популяционной системы. Естественно, что в этом случае токсический эффект, отражающий состояние популяции и ее будущее, определяется количеством (долей) особей, у которых возможно проявление признаков поражения.

В основе современных токсикологических подходов к оценке вредных уровней лежит принцип пороговости действия фактора. В экологической токсикологии реализация этого принципа позволяет перейти от диагностики состояния организма (выраженного в альтернативной форме наличия или отсутствия поражения) к популяционному эффекту через долю особей в популяции, содержание токсических элементов в организмах которых превышает некоторое критическое значение $C_{кр}$.

Подобная оценка токсического эффекта носит популяционный характер, поскольку (при наличии корреляции между содержанием токсических веществ в организме и его состоянием) она связана с отмеченной выше структурированностью природных популяций по уровню токсикантов, содержащихся в отдельных субпопуляционных группировках. Любые изменения уровней загрязненности во внешней среде, так же как изменение половой, возрастной и пространственной структуры популяции, приводят к изменению в ней количества особей с повышенным содержанием токсикантов (доли «пораженных» особей (Безель, 1987).

На рис. 1.2, схематично представлены распределения концентраций токсических элементов в организмах, составляющих популяцию, в условиях возрастающего загрязнения природной среды. Наличие критического уровня $C_{кр}$ позволяет оценить долю «пораженных» зверьков среди половозрелых и непо-

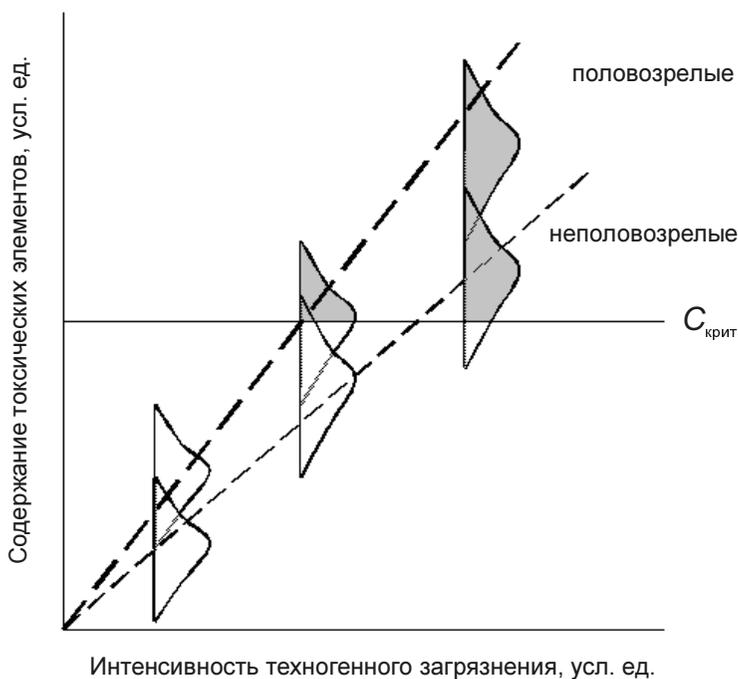


Рис. 1.2. Содержание токсических элементов в природных популяциях животных в зависимости от интенсивности химического загрязнения среды. Заштрихованная площадь соответствует количеству «пораженных» особей

ловозрелых, и тем самым показать неравномерность токсической нагрузки на эти группы животных.

К сожалению, получение прямых данных, позволяющих оценить критические уровни токсикантов в природных экосистемах, затруднено. В современных условиях глобального загрязнения внешней среды диагностировать наличие неспецифических признаков поражения даже для значительных выборок практически невозможно. Видимо, единственным путем решения этой проблемы является постановка соответствующих токсикологических экспериментов в вивариях, климатических камерах, мезокосмах со строгим дозированием уровня и длительности воздействия. Однако при этом возникает другая трудность, связанная с последующей необходимостью экстраполяции полученных в эксперименте данных, прежде всего критических значений, на условия существования природных популяций. Возникают проблемы адекватного учета особенностей обмена токсикантов в природных средах, оценка их количеств, поступающих в растительные и животные организмы, и, наконец, прогнозируемой реакции популяции на изъятие части «пораженных» особей. Все эти проблемы относятся к фундаментальным закономерностям экологической науки.

1.3. Проблема экологической нормы

Понятие нормы является основополагающим в медицинской и экологической токсикологии, требующим конкретного количественного выражения, поскольку определяет чрезвычайно важную грань, отделяющую «нормальное» функционирование системы от «ненормального» (патологического) состояния. Традиционно понятие нормы связано с медицинской токсикологией, т.е. с эффектами онтогенетического уровня. Еще в древние времена патологией (уродством) считался всякий признак, отсутствующий у большинства особей, иначе говоря, норма трактовалась как обычное, массовое проявление признака (Корольков, Петленко, 1977; Безель и др., 1992,1993; Воробейчик и др.,1994).

Сегодня определены границы нормы практически для всех морфологических, функциональных и физиологических параметров человека, основанные на данных многолетних исследований. Подобные «нормы» существуют для большинства лабораторных животных (лабораторные мыши и крысы, кролики и пр.), которые используются в медицине в качестве модели человеческого организма.

Чаще всего в качестве нормы применяется диапазон, равный двум стандартным отклонениям ($M \pm 2S_m$). Поскольку этот диапазон охватывает практически всю выборку (95%), выход за его пределы диагностируется как проявление поражения. В некоторых случаях интервал нормы определяется при помощи критерия Стьюдента $M \pm tm$, где m – ошибка среднего, а конкретное значение параметра t находят с учетом числа наблюдений и принятого уровня доверительной вероятности. Принцип ориентации на обеспечение безопасности людей отражает наше антропоцентрическое мировоззрение и, как правило, оправдан. Однако остается открытым вопрос, всегда ли и в какой мере нормативы, установленные для человека, обеспечивают защиту других объектов живой природы. Ведь изменение качества природной среды за счет обеднения видового состава, снижение устойчивости и даже частичная деградация экосистем тоже имеют следствием ухудшение условий существования человека.

С последовательных антропоцентристских позиций возможны два пути поддержания стабильных условий окружающей среды. Первый из них исходит из того, что человечество должно взять на себя регуляторные функции, касающиеся стабильности геохимических циклов в планетарном масштабе. В этом случае приходится признать допустимым практически полное разрушение естественных сообществ при сохранении искусственно поддерживаемых резерватов. Второй подход опирается на представления о необходимости поддержания регуляторной функции биосферы, т.е. сохранения естественного состояния экологических систем разного ранга. Исходным моментом здесь служит концепция планетарной роли живого вещества, разработанная В.И.Вернадским.

Следует отметить, что теория нормы применительно к биологическим системам надорганизменного уровня разработана в настоящее время недостаточно (Безель и др.,1992,1993; Воробейчик и др.,1994). В широком практическом плане перед человеком всегда стояла проблема: что, где и сколько можно позволить при взаимодействии с природой. Требовалось подбирать для зем-

леделия соответствующие культуры, соблюдать агротехнику, сроки и норму высева, регулировать интенсивность полива, пастбищных нагрузок и т.д. Добавим к этому широкую практику лесоустройства и охотоустройства, использование расчетных лесосек, норм отстрела и вылова и т.д.

По мнению В.Д. Федорова и А.П. Левича (1978), вопросы нормы и ее обоснования должны занимать центральное место в экологических исследованиях. Проблема экологического нормирования может быть сведена к решению двух кардинальных вопросов: что подлежит нормированию и как реализовать процедуру такой регламентации. Важно, чтобы экологическое нормирование было ориентировано не на степень и качество конкретных видов воздействия на природные комплексы, а на реакцию биологических систем.

Опыт диагностики состояния биологических систем любого уровня показывает, что норма не может быть сведена к простой совокупности средне-статистических величин, характеризующих ее основные функциональные параметры. В этой связи вопрос об основных принципах формализации биологической значимости показателей и параметров не определен, и задача диагностики состояния системы как целого объекта представляется достаточно неопределенной. С одной стороны, мы исходим из того, что воздействующие уровни токсических веществ могут быть признаны бездействующими только в том случае, если вызываемые ими изменения не выходят за пределы статистической нормы. С другой, именно статистический подход к определению границ нормы предполагает некоторый произвол при выборе статистических критериев значимости различий (Воробейчик и др., 1994.).

Если для онтогенетического уровня существует абсолютный показатель крайней патологии — это гибель организма, то для систем более высокого ранга такой подход неприемлем.

При экологической регламентации необходимо учитывать следующие обстоятельства (Безель и др., 1992, 1993):

1. Основным объектом нормирования являются природные системы надорганизменного уровня (популяции, сообщества, биогеоценозы). По мнению Л.П. Брагинского (1984): «Если для отдельного индивидуума смерть означает страшнейшее и последнее поражение за существование, то для популяции массовая смертность — всего лишь отсев менее приспособленных и некоторая реорганизация», обеспечивающая ее сохранность. Сегодня подобный подход считается общепринятым. Например, в публикации № 26 (1978) Международного комитета по радиационной защите отмечается: « В качестве международного норматива принят такой уровень радиации, который необходим для защиты человека, достаточен для защиты других живых существ, хотя и *необязательно отдельных особей*».

2. Понятие экологической нормы опирается на представление о генотипической стабильности популяции, условием которой является ее системная организованность, выраженная в подразделении на субпопуляционные единицы. Генетическая стабильность во времени определяет устойчивость таких важных параметров популяции, как репродуктивно-эффективная численность, половая и возрастная структуры.

Существует своеобразный резерв наследственно закрепленной внутривидовой изменчивости, который проявляется, с одной стороны, в широком спектре реакций отдельных субпопуляционных группировок на химическое загрязнение среды, с другой — обусловлен наличием специфических популяционных механизмов компенсации неблагоприятных изменений структуры и функции популяции, вызванных загрязнением. Этот резерв является необходимой компонентой нормы реакции популяции на токсическое воздействие. При этом генетические и определяемые ими биологические параметры популяции принципиально поддаются долгосрочному прогнозированию и, следовательно, нормированию.

3. Экологические нормы должны учитывать потенциально возможное существование различных состояний (стабильных, нестабильных) и различных типов динамики объектов нормирования. Последнее делает проблему определения нормы достаточно неопределенной. Это связано с неизбежной антропоцентрической позицией, требующей максимального удовлетворения потребностей человека. С другой стороны, существуют объективные закономерности функционирования таких систем и необходимость выполнения ими специфических функций в системах более высокого ранга. По мнению Л.П. Брагинского (1981) «смена доминант в экосистемах — не патологический процесс, а определенная форма стабилизации биогеоценоза в новых условиях». Практически всегда такой критический переход ведет не к полному разрушению системы, а к перестройке, и возможность восстановления прежнего состояния не исключается.

4. В процессе эволюционного развития у растительных и животных организмов закреплена способность адекватно реагировать на изменения среды обитания, вызываемые влиянием природно-климатических факторов. В любом случае такая компенсация «традиционного» в рамках природно-климатической нормы влияния направлена на поддержание стабильности биологической системы на молекулярно-генетическом, клеточно-тканевом, онтогенетическом и надорганизменном уровнях. Естественно, что понятие нормы должно включать эти адаптационные возможности системы. Речь должна идти о некотором диапазоне значений параметров, характеризующих функционирование системы при возможных колебаниях природных факторов. В этом случае можно говорить о норме как о некотором функциональном оптимуме, т.е. интервале, в пределах которого вызванное природными факторами изменение функциональных параметров на всех уровнях организации не ведет к нарушению нормального протекания жизненных процессов. Таким образом, наиболее характерным показателем нормы биологической системы является способность последней таким образом изменять свои функциональные параметры, чтобы поддерживать себя в условиях оптимума в изменяющейся среде (Корольков, Петленко 1977, цит. по Воробейчику и др., 1994).

5. Реакция природных систем надорганизменного уровня на химический стресс носит неспецифический характер. На влияние как естественно-климатических факторов, так и факторов антропогенного происхождения система отвечает «традиционным» комплексом реакций, закрепленных в процессе

эволюции. Эта неспецифичность ответа затрудняет идентификацию конкретного фактора, поскольку одна и та же реакция системы может быть обусловлена действием нескольких факторов, в том числе природно-климатических.

6. Необходимы конкретные знания по истории экосистем и их компонентов для определения категории сукцессионной смены, происходящей в данной системе, и прогноза трансформации естественной сукцессии в антропогенную. Динамика природных объектов в эволюционном масштабе принципиально не предсказуема, что заставляет выработать общий подход к учету таких изменений при решении задач экологического нормирования в условиях непредсказуемого естественного развития систем.

7. Важнейшей является проблема выбора масштаба объекта, подлежащего регламентации. Локальное воздействие может быть велико, но пространственные связи в природных комплексах могут в определенной степени компенсировать их на уровне природных комплексов более крупного масштаба. Возможна и обратная ситуация.

8. Многолетний успешный опыт токсикологов и гигиенистов показывает, что одним из путей решения проблемы допустимых токсических нагрузок является широкое применение методов лабораторных аналогов с последующей экстраполяцией полученных данных на природные объекты. В экологической токсикологии в качестве экспериментальной основы такой экстраполяции следует рассматривать результаты, получаемые в лабораторных условиях (аквариумные эксперименты, виварная затравка животных, климатические камеры). Кроме того, в последнее время большое внимание уделяется так называемым природным экспериментам, в которых биоценозы изолируются и подвергаются дозированным токсическим нагрузкам. В этом случае ряд биоценологических характеристик остается идентичным таковым на оставшейся части ценоза, которую можно рассматривать как контроль. В качестве эмпирической основы можно использовать также данные, получаемые при изучении химически деградированных территорий. К сожалению, теории последующей экстраполяции полученных эмпирических данных на конкретные изучаемые условия не существует. Это связано с объективными трудностями и прежде всего с отсутствием завершенных теорий организации и функционирования систем надорганизменного уровня.

Таким образом, в современных условиях интенсивного антропогенного пресса на природные системы их сохранение в неизменном виде необходимо для обеспечения стабильности биосферы. По мнению Б.С.Флейшмана (1981, цит. по Воробейчику и др., 1994) «оптимальность управления биогеоценозами должна пониматься не только с позиций человечества, но и с позиций всей биосферы, включающей человечество».

Подобный подход принят официальными документами. Так, на рабочем Совещании ЕЭК ООН было принято следующее определение критической нагрузки на биогеоценоз: «Это количественная оценка воздействия одного или нескольких загрязняющих веществ, ниже которой не происходит существенного вредного воздействия на специфические, чувствительные элементы окружающей среды в соответствии с современными данными» (цит. по Башкин, 1997). С точки зрения геохимического подхода к проблеме такая

критическая нагрузка — это максимальное поступление загрязняющих веществ (тяжелые металлы, сера, органические вещества и прочее), которое не вызывает необратимых вредных изменений в биогеохимической структуре и функциях экосистем в течение длительного (50-100 лет) периода.

1.4. Сочетанное действие токсических факторов

При оценке состояния природных экосистем, подверженных действию химического загрязнения, всегда стоит проблема многофакторности такого влияния. Лишь в редких случаях может идти речь о преимущественном влиянии одного токсического фактора и пренебрежении прочими, чаще наблюдается сочетанное действие. При этом можно говорить о сочетании факторов, когда случайным является наличие нескольких источников загрязнения среды в пространстве и времени. Неслучайные комбинации могут быть обусловлены спецификой технологических процессов, например в атмосферных выбросах металлургических производств имеются соединения тяжелых металлов, диоксид серы или фтористый водород. Столь же неслучаен состав минеральных удобрений и выхлопных газов автотранспорта.

По рекомендации Рабочей группы экспертов ВОЗ (1980) в медицинской токсикологии принята следующая терминология, которая может быть распространена на экологическую токсикологию:

— *Аддитивное действие* — такой тип комбинированного действия химических веществ, при котором их совместный эффект равен сумме эффектов каждого из веществ при изолированном воздействии.

— *Более, чем аддитивное действие (потенцирование, синергизм)* -совместный эффект веществ, входящих в комбинацию, превышает сумму эффектов каждого вещества при изолированном воздействии.

— *Менее, чем аддитивное действие (антагонизм)* — совместный эффект веществ, входящих в комбинацию, меньше суммы эффектов каждого вещества при изолированном воздействии.

При практическом использовании этих формулировок чаще всего понятие аддитивности действия (эффектов) заменяется аддитивностью действующих доз токсикантов. В этом случае контроль допустимости многокомпонентности загрязнения осуществляется с априорным признанием аддитивности действующих доз отдельных компонентов:

$$S = \sum C_i / C_{\text{ПДК}},$$

где C_i — действующая концентрация i -элемента, $C_{\text{ПДК}}$ — его предельно-допустимое содержание без учета аддитивности, т.е. с соблюдением условия, что для каждого загрязнителя ПДК не достигается. В экотоксикологических исследованиях чаще применяют некоторую модификации этой формулы

$$K = 1/N \sum C_i / C_{\text{фон}}, \text{ или } K = \sum C_i / C_{\text{фон}},$$

где C_i и $C_{фон}$ концентрации химического элемента в почвах, растительных или животных организмах, обитающих на исследуемом и фоновом участках соответственно; N — количество химических веществ, выступающих в качестве загрязнителей среды.

Строго говоря, приведенные выше формулы могут применяться, когда токсиканты действуют на один и тот же компонент ценоза. Остается открытым вопрос, часто ли совпадают точки приложения различных токсикантов и как быть в случае политропных воздействий. Кроме того, нельзя быть уверенным, что поражение различных звеньев ценоза действительно независимо. Например, не скажется ли ингибирование тяжелыми металлами азотфиксирующей способности микрофлоры почвы и связанное с этим снижение продуктивности биогеоценоза на толерантности растений по отношению к одновременному действию такого типичного фитотоксиканта, как фтористый водород.

К сожалению, сегодня однозначных рекомендаций по учету комбинированного действия на природные системы нескольких токсикантов не существует. Мы вынуждены идти на существенное упрощение реальной ситуации и принимать аддитивность действующих уровней. В качестве примера приведем систему геохимических показателей (табл. 1.3), предложенную Р.С.Смирновой и Б.А.Ревичем (1989) для оценки состояния окружающей городской среды.

Следует признать с сожалением, что проблема сочетанного действия нескольких токсических факторов на элементы биоты сегодня далека от решения. В этой связи описанный подход остается единственно возможным.

Таблица 1.3

**Оценка состояния окружающей среды в городах
(по Смирнова и Ревич, 1989).**

| Характер опасности | Интегральный показатель $K^2 = \sum C_i / C_{фон}$ | | Показатели здоровья населения |
|---------------------|--|------------------|--|
| | Почва | Донные отложения | |
| Слабое влияние | Менее 16 | Менее 10 | Не превышают фоновые воздействия |
| Умеренное влияние | 16 - 32 | 10 - 30 | Увеличение общей заболеваемости детского населения |
| Опасный | 32 - 128 | 30 - 100 | Рост общей заболеваемости, рост хронической заболеваемости детей, нарушение функционального состояния сердечно-сосудистой системы. |
| Чрезвычайно опасный | Более 128 | 100 - 300 | Нарушение репродуктивной функции (токсикоз при беременности, преждевременные роды) |
| | | Более 300 | Дефекты новорожденных, тератогенные эффекты |

1.5. Общая характеристика использованного материала

Высказанные выше общие положения об объекте и методах экологической токсикологии проиллюстрируем полевыми и экспериментальными данными. При широком спектре возможных токсических факторов, воздействующих на природные экосистемы, для экосистем Среднего Урала типично загрязнение природной среды тяжелыми металлами. Длительное, в течение десятков лет, воздействие аэрогенных выбросов промышленных предприятий способствовало формированию адаптированных к химическому загрязнению природных биоценозов.

Представленные ниже полевые и экспериментальные материалы получены в течение 1988 – 2005 г.г. сотрудниками лаборатории популяционной эко-токсикологии Института экологии растений и животных УрО РАН

Основные работы проводили на двух территориях Среднего Урала:

I. Стационар «Хомутовка» расположен в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода вблизи г.Ревды Свердловской области в таежной географической зоне (подзона южной тайги), в провинции низкогорной, наиболее сниженной полосы Среднего Урала.

Преобладают бурые горно-лесные, темно-серые, серые, оподзоленные и глееватые почвы. Лесистость района составляет более 60%. Доминируют темно-хвойные леса и производные от них хвойно-лиственные, березовые и осиновые. Коренной тип леса на полигоне стационара – ельник-пихтарник липняковый на серых лесных почвах. В древостоях, кроме ели и пихты, представлены сосна, береза, осина. Растительная ассоциация – неморально-кисличная (Экологическая токсикология, 2001).

В атмосферных выбросах Среднеуральского медеплавильного завода преобладают газообразные двуокись серы и фтористый водород. Твердодвзвешенные частицы аэрозолей содержат тяжелые металлы: медь, цинк, свинец, кадмий и другие, а также мышьяк. Воздействие выбросов медеплавильного завода на окружающую среду определяется не только токсичностью отдельных загрязнителей, но и их сочетанным действием. Кроме того, окислы серы, подкисляя осадки и почву, повышают растворимость солей тяжелых металлов и их подвижность в абиотических средах. Это ведет к повышенному поглощению металлов растениями из почвы и включению их в пищевые цепи биогеоценозов.

Пробные площадки стационара расположены к западу от завода, в направлении противоположном господствующим ветрам, что обеспечивает большую компактность полигона исследований, так как с наветренной стороны зоны поражения имеют меньшую протяженность.

Сбор проб проводили на площадках в трех зонах токсической нагрузки: импактной (до 2,5 км от завода в западном направлении), буферной (до 15 км от завода) и на территории с фоновым уровнем промышленных выпадений (> 20 км), которые были выделены по результатам анализа проб снега, почвы, а также по состоянию фитоценозов (Экологическая токсикология, 2001). В каждой зоне были заложены постоянные площадки с искусственными гнездовьями для птиц и линии ловушек для учета мелких млекопитающих.

II. Территория одного из промышленных районов Свердловской области (г. Нижний Тагил). Почвенно-растительный покров района также относится к таежной зоне (подзона южной тайги.). Распространены почвы подзолистого типа, обедненные органическими и минеральными веществами.

Для оценки степени синантропизации и трансформации растительного покрова здесь было заложено десять пробных участков:

- 1). Покровское – в 25 км от центра города, в восточном направлении,
- 2). Ива – 6,5 км западнее г. Верхней Салды (Свердловская область) и 2,6 км северо-восточнее железнодорожной станции «Ива»,
- 3). Корабельный мыс – в 5 км к юго-западу от центра промышленных предприятий,
- 4). парк им. Бондина – территория г. Нижнего Тагил,
- 5). Рудник им. III Интернационала – в 6 км от основного промышленного предприятия Нижне-Тагильского металлургического комбината (НТМК), в северном направлении, в районе промышленного отвала меднорудных шахт Горно-обогатительного комбината, сформировавшегося в 50-60 – годы XX в.,
- 6). Алапаевская ветка – северное направление от г. Нижний Тагил,
- 7). Строгановский отвал – западное направление от основного источника аэрогенных выбросов НТМК,
- 8). Дзержинский район – участок расположен на территории города, граничит с промышленным предприятием «Коксохиммонтаж», северо-восточное направление,
- 9). Пос. Сухоложский – юго-восточное направление, район частного сектора в стороне от промышленного центра,
- 10). гора Долгая – западное направление, загородная зона промышленного центра.

Геоботаническое описание растительных сообществ и отбор образцов проводили в конце июля, когда заканчивается первичный (в высоту) и вторичный (по диаметру) прирост большинства растений. Геоботанические описания выполняли на пробных площадках размером 10×10 м по стандартным методикам (Василевич, 1969; Гуленкова и др., 1977; Махнев и др., 1990; Миркин и др., 2000). Подбирали типичные для данных районов участки с изначально характерным набором видов, типичным для выбранного типа биогеоценоза. Данный подход позволяет свести к минимуму высокое разнообразие элементарных почвенных ареалов и мозаичность растительного покрова.

Для биогеохимических исследований в пределах пробных площадей были отобраны растительные и почвенные образцы, обработку которых проводили в соответствии с требованиями стандартных методик (Методические рекомендации..., 1981; Алексеев, 1987; Алексеенко, 1990; Ильин, 1991).

Аналитическая часть. Обработку почвенных, растительных, и животных образцов проводили в соответствии с требованиями методик (Гришина, Самойлова, 1971; Методические рекомендации..., 1981; Хавезов, Цалев, 1983; Алексеенко, 1990; Ильин, 1991). Воздушно-сухие образцы почвы просеивали, растительные и животные ткани предварительно просушивали до воздушно – сухого состояния и измельчали. Экстракцию кислоторастворимых форм тяжелых металлов (Zn, Cu, Mn, Fe, Ni, Cd, Cr, Co, Pb) в почве определяли в слабо-

Экологические характеристики местообитаний (Жуйкова и др., 2006)

| Участок | Год | Экологические ступени | | | | |
|---------------------|------|-----------------------|------|-----|------|-----|
| | | FE | NS | PD | VF | A |
| Село Покровское | 2001 | 65 | 11,5 | 4 | 9,5 | 2,1 |
| | 2004 | 64 | 11,0 | 3 | 8,5 | 4,0 |
| Деревня Ива | 2004 | 70 | 12,1 | 4,5 | 10,0 | 2,0 |
| Поселок Сухоложский | 2002 | 64,2 | 12,1 | 3,4 | 9,1 | 4,0 |
| Корабельный мыс | 2001 | 71 | 11,5 | 3,5 | 8,6 | 4,7 |
| | 2004 | 63 | 11 | 3,5 | 9,5 | 3,0 |
| Гора Долгая | 2004 | 62,2 | 10,5 | 3,6 | 9,0 | 3,0 |
| Рудник им. III | 2001 | 64,7 | 11,4 | 4,0 | 9,1 | 3,0 |
| Интернационала | 2004 | 67 | 10,2 | 3,5 | 8,0 | 2,0 |
| Дзержинский р - н | 2002 | 64,2 | 10,2 | — | 8,25 | 5,0 |
| Алапаевская ветка | 2002 | 67,5 | 10,9 | 3,2 | 9,2 | 3,0 |

Примечание. FE — шкала увлажнения; NS — шкала богатства и засоленности; PD — степень пастбищной дигрессии; VF — шкала переменчивости увлажнения; A — альвиальность.

кислых вытяжках (5%-ная HNO_3), в растениях и животных тканях — в концентрированных (70%-ная HNO_3), после предварительного сухого озоления методом атомной абсорбции на спектрофотометре фирмы Analytik Jena AG.

Оценка местообитаний по растительному покрову. Решающее значение в наших работах имеет экологическая идентичность выбранных нами участков, поскольку достоверно выделить роль токсических факторов возможно лишь при условии изначальной неизменности остальных биотических и абиотических параметров среды, исключая уровни химических элементов в почвах. Мы использовали для этого метод экологических шкал, разработанный Л.Г. Раменским (Раменский и др., 1956), и основанный на изучении экологических рядов, под которыми в экологии растений понимают последовательные изменения обилия и состава ценопопуляций вдоль градиентов среды. Метод позволяет относительно объективно по состоянию растительного покрова определить качество местообитаний, выраженное через пять основных экологических факторов.

Результаты анализа геоботанических описаний (табл. 1.4) показали, что почти все участки по характеру увлажнения относятся к влажно-луговым (64–70), за исключением местообитание горы Долгая, которое по шкале увлажнения отнесено к остепненно-луговому (62,2). Участки представлены довольно богатыми (плодородными) почвами (10,2–12,1), так как на них произрастают виды — мезоэвтрофиты. Степень пастбищной дигрессии по экологической шкале находится на ступени от 3,2 до 4,5, т.е. почти все участки относятся к сенокосным и их фитоценозы представлены непастбищными растениями. Участок дер. Ивы испы-

тывает слабое влияние выпаса (4,5). Влажность умеренно переменная (8,25–10), интенсивность отложения наилка небольшая — от 0,1 до 0,5 см в год (ступени от 2 до 4), незначительно выше аллювиальность на участках Корабельный мыс (4,7) и Держинский район (5), соответственно фитоценозы этих участков представлены мезоаллювиитами. Таким образом, приведенные данные позволяют считать выделенные нами участки относительно идентичными по экологическим условиям и отличающимися лишь по уровню металлов в почвах.

Для оценки уровня токсической нагрузки в зависимости от содержания совокупности химических элементов в почвах различных участков использовали упомянутую выше формулу:

$$K = 1/N \sum C_i / C_{\text{фон}}$$

где C_i и $C_{\text{фон}}$ — концентрации химического элемента в почвах на исследуемом и фоновом участках соответственно. Суммирование ведется по всем элементам, формирующим градиент загрязнения; N — количество включенных в анализ химических элементов.

Общую токсическую нагрузку мы определяли с учетом только тех металлов, концентрации которых создают градиент химического загрязнения. В качестве примера на рис. 1.3 приведены уровни токсической нагрузки на участках исследования

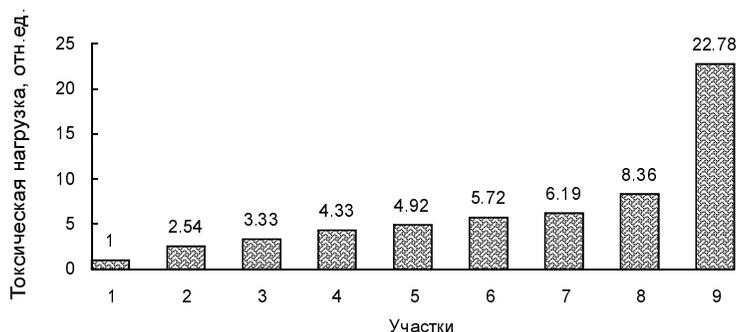


Рис.1.3 Распределение токсической нагрузки на исследованных участках (Безель, Жуйкова, 2006).

1 – с. Покровское, 2001, 2003; 2 – пос. Сухоложский, 2002; 3 – Корабельный мыс, 2001, 2003; 4 – парк Бондина, 2003; 5 – гора Долгая, 2002; 6 – Держинский р-н, 2002; 7 – Рудник, 2001, 2003; 8 – Алапаевская ветка, 2002; 9 – Строгоновский отвал, 2003

Использование достаточно широкого диапазона токсических нагрузок в существенной мере снимает возможные замечания о «мнимых повторностях» (Козлов, 2003).

Далее мы подробнее остановимся на особенностях экотоксикологии в качестве самостоятельного направления экологической науки.

СОДЕРЖАНИЕ ТОКСИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ В КОМПОНЕНТАХ БИОТЫ — ВАЖНЕЙШИЙ ПОКАЗАТЕЛЬ МЕРЫ ТОКСИЧЕСКОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ

2.1 Фоновое содержание химических элементов в объектах природной среды

Химические элементы, распределенные в объектах окружающей среды, — важнейшее проявление природных глобальных и региональных биогеохимических циклов. Известно, что природные системы и живые организмы более чем на 99% образованы из 15 — 20 основных химических элементов. Остальные элементы, определяемые В.И.Вернадским (1954) как рассеянные, несмотря на малые концентрации, обладают высокой геохимической активностью, а масштабы их обмена в природных средах огромны. В соответствии с учением В.И.Вернадского о биосферной функции живого вещества следует говорить о нескольких уровнях биогеохимических циклов.

В их основе лежит пул элементов в литосфере, пространственное и концентрационное своеобразие которого отражают кларки (их средние концентрации). Участие живого вещества в биогеохимических циклах начинается с уровня продуцентов. Растения, подобно геохимическому насосу (выражение В.М.Гольдшмидта, 1938), «перекачивают» макро— и микроэлементы из почвы в биологический круговорот. Отметим, что элементный состав этого уровня не аналогичен составу почвенного кларка. Происходит своеобразный «геохимический отбор» (по В.В.Добровольскому, 1983), определяемый неодинаковой биологической доступностью форм химических соединений в почвах, спецификой зональных типов растительности, избирательностью процессов поглощения химических элементов и их соединений растениями и животными.

Подобный отбор имеет место и при включении в биогеохимические циклы следующего уровня — первичных консументов. Этим определяются особенности спектра химических элементов у животных-фитофагов, не совпадающие с почвенными и растительными кларками. Вместе с тем особенности химического состава растений и животных дают своего рода биогеохимический портрет отдельных природных и техногенных экосистем, отражающий их биогеохимическое своеобразие (Лебедева, 1999). В отличие от основных химических компонентов биоты, концентрации рассеянных элементов динамично изменяются в живых организмах в ответ на изменение внешних условий. Это явление, оперативно отражая своеобразие от-

дельных ландшафтов и уровень антропогенной нагрузки, может быть использовано для мониторинга состояния природных экосистем (Второва, Маркерт, 1995; Лебедева, 1999).

К настоящему времени накоплен значительный фактический материал по содержанию основных, главным образом физиологически значимых, химических элементов в различных видах растительности (см., например, Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Второва, Маркерт, 1995; Белоголова и др., 2000). Меньше сведений о накоплении рассеянных элементов животными консументами (Покаржевский, 1985; Лебедева, 1999; Гонгальский, Криво-луцкий, 2003). При этом список анализируемых элементов далеко не исчерпывает все многообразие их химического состава. Как правило, речь идет о неполном геохимическом портрете данного уровня экосистем. Ниже приведены данные, полученные нами на фоновых участках Среднего Урала.

2.1.1. Фоновые содержания химических элементов в растительности

Район Среднего Урала характеризуется широкой вариабельностью кларковых концентраций химических элементов в почвах. В условиях интенсивного химического загрязнения региона проблема выбора фоновых участков еще более усложняется. Наши данные получены на относительно «чистых» участках, удаленных от источников аэрогенного загрязнения на 20 -30 км (пос. Покровка, Ива). При этом не исключается влияние регионального естественного геохимического фона.

Содержание химических элементов в корневых системах растений. На фоновых участках собраны образцы корней пяти наиболее распространенных видов растительности. В качестве примера в табл.2.1 приведены средние концентрации металлов в корнях растений. Максимальные концентрации железа отмечены в корнях кульбабы осенней, минимальные — у одуванчика лекарственного. Остальные металлы содержатся в меньших количествах.

Содержание металлов в надземной биомассе растений. Как правило, концентрации элементов в надземных органах меньше, чем в корнях. Из рассмотренных 20 видов травянистой растительности максимально количество железа в надземной биомассе у полыни (600 мкг/г), минимально — у очанки, пижмы, клевера красного. Максимальные количества меди (до 10 мкг/г) — у лютика едкого, цинка — у горошка мышиного и поповника (до 80 мкг/г). Наибольшие концентрации свинца (до 20 мкг/г) отмечены у пижмы, высокое содержание марганца — у очанки (до 180 мкг/г).

Более подробно фоновые концентрации металлов в корневых системах и надземной массе обсуждаются при рассмотрении накопления металлов в условиях химического загрязнения почв. Наличие градиента концентраций элементов на различных участках позволяет не просто установить общую закономерность процессов их накопления, но и экстраполировать эти данные на фоновые участки.

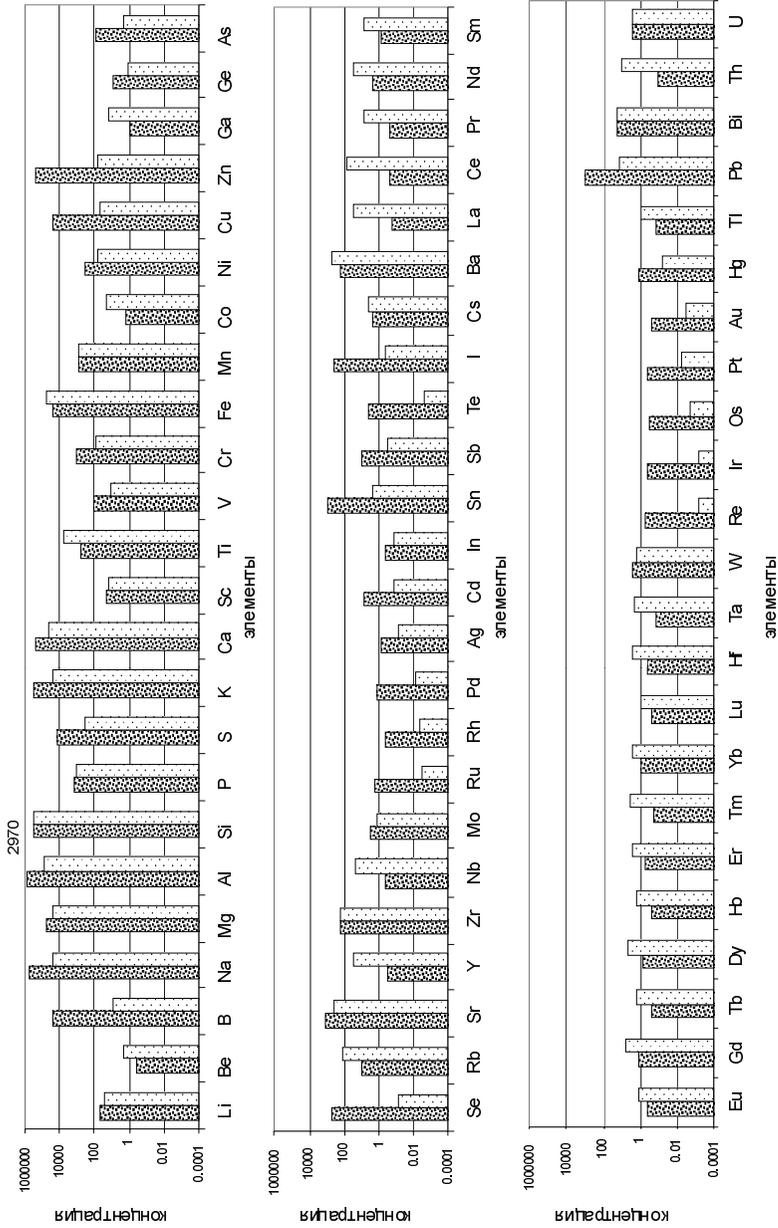
Концентрации химических элементов в корневых системах некоторых видов растений на фоновых участках, мкг/г

| Химический элемент | | | | | | | | |
|--------------------------------|-----------|------|-----------|-----------|-----------|-------------|------------|----------------|
| Zn | Cu | Cd | Pb | Co | Ni | Mn | Cr | Fe |
| Бедренец камнеломка | | | | | | | | |
| 37,35±9,36 | 4,90±0,86 | – | 3,07±1,06 | 1,74±1,27 | 16,21±6,0 | 17,31±0,56 | 6,77±0,004 | 818,85±196,22 |
| Одуванчик лекарственный | | | | | | | | |
| 14,68±1,82 | 5,33±0,74 | – | 1,19±0,18 | – | 4,85±2,55 | 5,07±1,14 | 3,16±0,84 | 175,62±45,08 |
| Кульбаба осенняя | | | | | | | | |
| 39,49±2,93 | 13,17±3,5 | – | 4,29 | 0,35 | 10,80±5,9 | 75,41±36,67 | 10,23±4,9 | 4152,98±2078,4 |
| Манжетка обыкновенная | | | | | | | | |
| 62,08±11,1 | 7,08±0,63 | – | 3,64 | 0,44 | 3,21±0,47 | 40,47±8,77 | 8,08±1,94 | 322,03±26,26 |
| Польнь горькая | | | | | | | | |
| 20,50±3,98 | 10,64±2,8 | 0,26 | 1,81±0,11 | 0,35 | 5,76±1,44 | 21,71±5,18 | 6,24±0,42 | 912,29±186,59 |

2.1.2. Фоновые содержания химических элементов у птиц

В качестве примера рассмотрим максимально полный элементный состав тканей птиц семейства тетеревиных (Безель, Бельский, 2003; Бельский, Безель, 2004; Безель и др., 2005а). В качестве объекта исследования использовали 5 экз. тетеревиных (*Aves: Galliformes, Tetraonidae*), добытых в районах Среднего Урала, удаленных от источников химического загрязнения. Поскольку для этих видов характерны ограниченные территории обитания, они наиболее адекватно отражают биогеохимический обмен элементов, свойственный фоновым территориям региона. В анализе использована костная ткань (цевки) трех глухарей *Tetrao urogallus*, тетерева *Lyrurus tetrrix* и рябчика *Tetrastes bonasia*. Определены концентрации 71 химического элемента (рис. 2.1). Полученные результаты позволяют условно разделить все измеренные элементы на несколько групп (табл.2.2). Максимальные концентрации (свыше 1000 мкг/кг) характерны для 15 элементов, отнесенных к физиологически значимым макро- и микроэлементам, минимальные (менее 1 мкг/кг) — для 26. Это, как правило, рассеянные элементы, физиологическая роль которых в настоящее время не установлена. Вероятно, какие-либо механизмы, регулирующие их поступление в живые организмы, отсутствуют. Скорее всего, именно они являются наиболее лабильной частью спектра химических элементов, в максимальной мере отражающей элементный состав окружающей среды.

Это положение можно проиллюстрировать на примере содержания группы лантаноидов в живых организмах., Например, показано что их концентрации в растениях зависят от их уровней в материнских породах (Второва, Маркерт, 1995; и др.). При этом содержание элементов с четными атомными номерами выше, чем у элементов с нечетными порядковыми номерами. Накопление лантаноидов в костной ткани тетеревиных аналогично «пилообразному» распределению у растений и хорошо коррелирует с кларками этих эле-



■ концентрация в скелете, ррб □ кларк в земной коре, ppm (Иванов, 1994)

Рис. 2.1. Концентрации химических элементов в скелете тетеревиных птиц (мкг/кг) и кларки элементов в земной коре (мкг/кг)

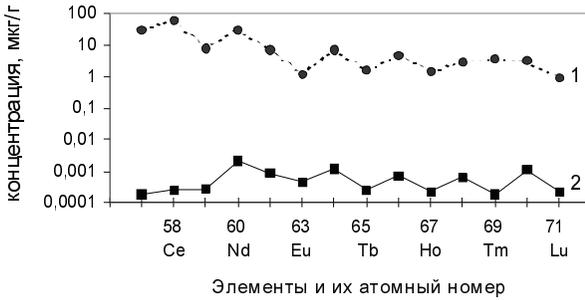


Рис. 2.2. Содержание лантаноидов в костной ткани тетеревиных Среднего Урала.

1 — кларк в литосфере; 2 — концентрация в скелете (Безель, Бельский, 2003)

ментов в литосфере (Рис. 2.2). Определение содержания лантаноидов в живых организмах особенно актуально в последнее время в связи с активным вовлечением их в биогеохимические циклы в результате антропогенной деятельности (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Второва, Маркерт, 1995). Таким образом, своеобразие концентрационных спектров, присущее литосфере, сохраняется, по-видимому, на всем протяжении потоков вещества по трофических цепям природных экосистем.

Следовательно, можно говорить о существовании определенной корреляция между содержанием элементов в почвах и тканях живых организмов, что подтверждает зависимость химического состава костной ткани птиц от содержания элементов в литосфере (Иванов, 1994). При отображении данных в логарифмическом масштабе видна (Рис. 2.3) линейная корреляция макро—

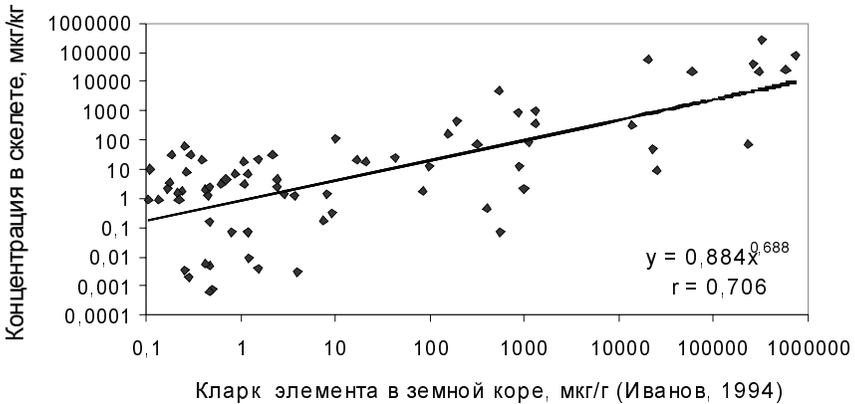


Рис. 2.3 Зависимость концентрации химических элементов в скелете тетеревиных птиц от кларков элементов в земной коре (Иванов, 1994)

**Содержание макро— и микроэлементов в костной ткани тетеревиных
Среднего Урала (Безель, Бельский, 2003), мкг/кг**

| Содержание элементов в костной ткани. | Элементы |
|--|--|
| Более 1000 | Na, Mg, Al, Si, K, Ca, Fe, Cu, Zn, B, S, P, Sr, Cr, Sn |
| От 100 до 1000 | Ti, Mn, Ni, Se, Zr, I, Ba, Pb |
| От 10 до 100 | Li, Sc, V, As, Bi |
| От 1 до 10 | Ga, Ge, Rb, Mo, Ru, Pd, Cd, Sb, Te, Cs, Nd, Gd, Yb, W, Hg, U, Co |
| От 0,1 до 1 | Be, Y, Nb, Ag, In, La, Ce, Pr, Sm, Eu, Tb, Dy, Ho, Er, Tm, Lu, Hf, Ta, Re, Ir, Os, Pt, Au, Tl, Th, Rh |

и микроэлементного состава костных тканей птиц с кларками химических элементов в земной коре. Это явление отражает важные процессы формирования мультиэлементных циклов, включающих несколько трофических уровней природных экосистем.

Географическое своеобразие биогеохимических циклов выявляется при сравнении фоновых уровней химических элементов в живых организмах в различных регионах. Мы сопоставили наши данные по Среднему Уралу с имеющимися в литературе по другим территориям европейской части России и странам Восточной Европы, Северному Кавказу, Монголии (Лебедева, 1999). Оказалось, что содержание большинства металлов (Cr, Fe, Mn, Co, Ni, Pb, Mo) и мышьяка в костной ткани птиц Среднего Урала находится вблизи нижних пределов их концентраций, характерных для глобального фона. Лишь уровни алюминия, меди и цинка выше чем в других фоновых районах Евразии.

Роль пищевых рационов в накоплении химических элементов несколькими видами птиц подтверждают также данные, полученные на незагрязненных территориях Урала. Проведен анализ костных тканей птиц двух семейств: тетеревиных (*Tetraonidae*, *Galliformes*) и совиных (*Strigidae*, *Strigiformes*). В сборах были представлены следующие виды: глухарь *Tetrao urogallus* L., рябчик *Tetrastes bonasia* L., тетерев *Lyrurus tetrix* L. (*Tetraonidae*), а также неясыти: бородатая *Strix nebulosa* Forster и длиннохвостая *Strix uralensis* Pall. (*Strigidae*). Перечисленные виды оседлы, и, следовательно, химический состав их организма отражает уровни элементов в объектах среды конкретной локальной территории. Выбор этих семейств обусловлен тем, что они представляют разные трофические уровни: консументов первого (фитофаги) и второго (хищники) порядков (Безель и др. 2004а,б, 2005а; Безель, Бельский, 2004). Следовало ожидать, что различия химического состава у двух этих групп обусловлены в первую очередь их положением в трофической цепи.

Нами проведен элементный анализ содержания 10 металлов в скелете тетеревиных и сов. Пробы птиц собраны в 13 точках Урала — от Приполярного до Южного (Безель и др., 2005а). Широкий разброс точек сбора проб дал возможность оценить географическую специфику локальных популяций изучаемых видов. Большая часть птиц была отстрелена охотниками в осенний период, часть обнаружена в виде костно-перьевых остатков. В анализе использовали главным образом цевки птиц, реже — кости таза.

Достоверность различий химического состава у разных видов проверяли методом однофакторного дисперсионного анализа. Меру дифференциации видовых выборок определяли при дискриминантном анализе, используя квадратичные дистанции Махаланобиса. При анализе особенностей накопления элементов птицами разных трофических уровней мы рассчитывали средние значения для двух выборок, объединив в одну три вида тетеревиных, а в другую — оба вида сов. Сравнение средних концентраций элементов в скелете у двух групп консументов проводили попарно с использованием *t*-критерия Стьюдента. Степень сходства минерального состава у птиц из разных географических популяций определяли на основании кластерного анализа.

Средние концентрации изучаемых элементов в костной ткани птиц приведены в табл. 2.3. Для выявления видовой специфики химического состава был проведен дисперсионный анализ, который показал статистически недостоверные различия в содержании в костных тканях таких металлов, как Mn ($p=0,76$), Fe ($p=0,35$), Cu ($p=0,10$), Zn ($p=0,50$). В то же время уровни Pb, Ni, Cd, Mo, Hg, Cr по данным дисперсионного анализа достоверно отличаются у птиц различного вида.

Таблица 2.3

**Средние концентрации металлов в костных тканях птиц
(Безель и др. 2005а), мкг/г воздушно-сухой массы**

| Вид | Mn | Fe | Cu | Zn | Pb | Cd | Cr | Ni | Mo | Hg |
|-------------------------------------|--------------|---------------|--------------|----------------|-------------|----------------|-------------|-------------|---------------|----------------|
| Глухарь (n = 16) | 15,2 ±5,2 | 43,7 ±10,9 | 13,1 ±4,3 | 185,5 ±18,6 | 5,6 ±1,8 | 0,26 ±0,10 | 3,7 ±1,1 | 1,4 ±0,6 | 0,05 ±0,05 | 0,02 ±0,01 |
| Рябчик (n = 10) | 10,7 ±1,7 | 19,0 ±2,2 | 5,0 ±1,6 | 206,3 ±24,4 | 0,1 ±0,1 | 0,03 ±0,01 | 1,6 ±0,4 | 2,7 ±1,1 | Н.п.* | Н.п. |
| Тетерев (n = 10) | 13,1 ±2,4 | 49,3 ±15,4 | 6,0 ±1,7 | 177,1 ±15,4 | 3,1± 0,9 | 0,03 ±0,01 | 1,8 ±0,5 | 0,1 ±0,1 | Н.п. | Н.п. |
| Бородатая неясыть (n = 11) | 10,3 ±0,9 | 39,6 ±6,4 | 3,3 ±0,1 | 174,4 ±5,3 | 1,4 ±0,8 | 0,01 ±0,003 | 3,5 ±0,5 | 0,3 ±0,1 | 1,36 ±0,65 | 0,01 ±0,003 |
| Длиннохвостая неясыть (n = 8) | 9,3 ±0,6 | 34,5 ±4,7 | 3,5 ±0,2 | 158,4 ±11,0 | 0,3 ±0,3 | 0,01 ±0,004 | 3,0 ±0,5 | 0,7 ±0,6 | 3,5 ±2,2 | 0,01 ±0,002 |

*Н.п. — ниже предела обнаружения

Дальнейший анализ видовой специфики накопления металлов в костной ткани тетеревиных и сов проводили методом дискриминантного анализа. На первом этапе был использован комплекс данных по концентрации 10 элементов в 55 образцах (пять видов рассмотрены индивидуально). Пространство этих 10 показателей отображается на плоскости двух компонент, на которой исходные концентрации представлены в виде соответствующих точек. Расстояние между ними характеризует близость изучаемого минерального состава костных тканей всех видовых групп птиц. Можно соотнести меру дифференциации пяти видовых выборок, используя квадратичные дистанции Махаланобиса (SMD) и статистический уровень значимости различий (p – уровень). В таблице 2.4, верхняя треугольная матрица содержит значение SMD, нижняя – уровень достоверности. Различия достоверно значимы при $p < 0,05$. Низкие значения SMD имеют выборки, принадлежащие глухарю и тетереву, а также обоим видам неястей. Таким образом, различия между этими видами по микроэлементному составу костных тканей недостоверны.

Полученные результаты позволили объединить неразличающиеся виды и продолжить дискриминантный анализ на трех выборках: глухарь и тетерев, рябчик и оба вида сов. Анализ объединенных выборок показал, что выделенные нами группы видов удовлетворительно дифференцируются по показателю квадратичных дистанций Махаланобиса при уровне значимости $p < 0,05$ (табл. 2.4).

Таблица 2.4

Результаты дискриминантного анализа выборок птиц (Безель и др., 2005а)

а — видовые выборки

| Вид | Глухарь | Рябчик | Тетерев | Бородатая неясыть | Длиннохвостая неясыть |
|-----------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-----------------------|
| Глухарь | - | 8,12 | 3,78 | 10,60 | 8,94 |
| Рябчик | < 0,01 | - | 6,38 | 10,70 | 7,66 |
| Тетерев | 0,103 | < 0,01 | - | 12,36 | 10,34 |
| Бородатая неясыть | < 0,001 | < 0,001 | < 0,001 | - | 0,86 |
| Длиннохвостая неясыть | < 0,01 | < 0,05 | < 0,01 | 0,98 | - |

б — выборки после объединения

| Виды | Глухарь + тетерев | Рябчик | Два вида неястей |
|-------------------|-------------------|-------------------|------------------|
| Глухарь и тетерев | - | 6,39 | 9,33 |
| Рябчик | < 0,01 | - | 8,80 |
| Неясыти | < 0,001 | < 0,001 | - |

Примечание. Жирным шрифтом выделены достоверные различия.

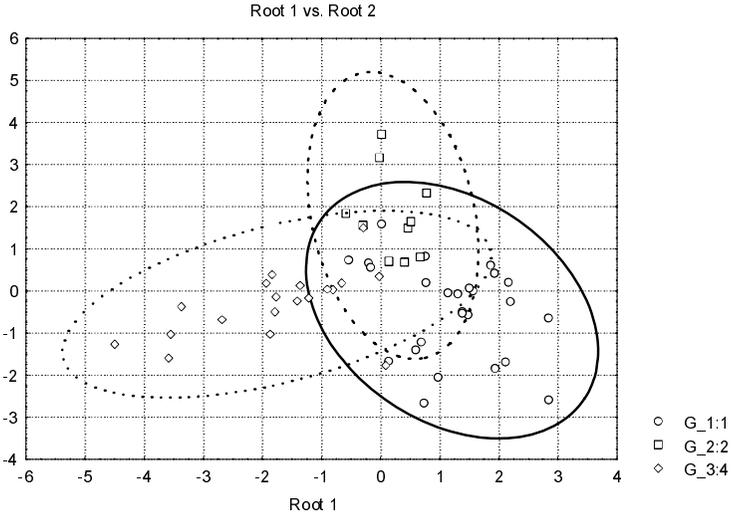


Рис. 2. 4. Расположение объединенных выборок микроэлементного состава костных тканей птиц на плоскости дискриминантных функций (95 % доверительные эллипсоиды).

$G_{1:1}$ – объединенная выборка глухарей и тетеревов; $G_{2:2}$ – выборка рябчиков;
 $G_{3:4}$ – объединенная выборка сов

На рис. 2.4 представлено расположение объединенных выборок микроэлементного состава костных тканей на плоскости дискриминантных функций (95% -ные доверительные эллипсоиды). Качество выполненной дифференциации можно характеризовать эффективностью классификации исходных выборок концентраций металлов, выполненной в рамках дискриминантного анализа и составляющей для совместной выборки глухаря и тетерева 92,3 %, для рябчика – 70 %, для обоих видов сов – 84,2 %. Общая вероятность правильного разделения таких выборок составляет 85,4 %.

Проведенный анализ позволил объединить данные по особенностям накопления элементов птицами разных трофических уровней: с одной стороны – это тетеревиные (консументы 1-го порядка), с другой – совы (консументы 2-го порядка). Парное сравнение средних концентраций элементов в скелете двух трофических групп показало, что уровни Mn, Fe, Cu и Zn статистически не различаются. Накопление двух металлов в костной ткани у птиц-фитофагов было больше, чем у хищных. Так, средняя концентрация Ni составила соответственно $1,44 \pm 0,44$ мкг/г и $0,50 \pm 0,25$ мкг/г воздушно – сухой массы, Cd – $0,13 \pm 0,05$ мкг/г и $0,006 \pm 0,002$ мкг/г. У сов достоверно больше, чем у тетеревиных, накапливались Pb и Mo: среднее содержание Pb

составило у тетеревиных $0,92 \pm 0,49$ мкг/г, у сов — $3,93 \pm 1,07$ мкг/г, а Мо $0,02 \pm 0,02$ и $2,27 \pm 1,00$ мкг/г соответственно. Различия в накоплении Сг находятся на грани достоверности ($P < 0,1$): $2,55 \pm 0,52$ и $3,27 \pm 0,35$ мкг/г у консументов 1-го и 2-го порядков соответственно.

Не отмечено значимых различий между видами по концентрации в костных тканях Mn, Fe, Cu и Zn. Известно, что эти элементы выполняют важнейшие физиологические функции, и следует ожидать, что механизмы минерального гомеостаза контролируют постоянство их содержания в тканях и органах птиц. По этой причине перечисленные микроэлементы не обладают статистически значимой видовой спецификой. Видовые различия в накоплении следует ожидать в отношении остальных элементов, не относящихся к физиологически необходимым и способным к пассивному транспорту через стенку желудочно-кишечного тракта (ЖКТ). Поэтому уровни таких элементов в костных тканях птиц отражают их содержание в пищевых рационах. По данным дисперсионного анализа именно эти элементы Pb, Ni, Cd, Mo, Hg, Сг достоверно отличаются у птиц различного вида.

Отмеченные различия в уровнях прямо связаны со структурой пищевых рационов изученных видов. Известно, что летние и осенние корма тетеревиных сходны (Потапов, 1987). Наибольшие различия отмечаются в зимний период, когда глухарь переходит на питание хвоей сосны, тетерев — концевыми побегами, почками и сережками берез, а рябчик — на аналогичный веточный корм, включающий широкий набор листовых деревьев и кустарников. При всех различиях зимнего рациона тетерева и глухаря у них есть общее — использование в корм тетеревами молодых шишечек и хвои сосны, характерное для северных районов Евразии, в том числе для района наших исследований (Потапов, 1987). Рябчик, в наибольшей степени отличающийся своим рационом от этих двух видов, обладает и наименьшим сходством с ними по химическому составу. Таким образом, наблюдаемые различия в химическом составе разных видов тетеревиных связаны с особенностями их питания. Сходные пищевые рационы сов обуславливают единство химического состава тканей рассмотренных нами двух видов этих птиц (см. табл. 2.4).

В природных условиях описываемое явление усложняется не только под влиянием комплекса экологических факторов, формирующих состав пищевых рационов, но и за счет химической формы элементов, поступающих в желудочно-кишечный тракт. Именно это обстоятельство в конечном счете определяет эффект увеличения либо уменьшения концентрации конкретного химического элемента при переходе к следующему трофическому уровню.

В нашем случае лишь содержание Pb и Mo в костной ткани сов было достоверно выше, чем у тетеревиных. Обнаруженное нами уменьшение уровня Cd у хищных птиц по сравнению с фитофагами согласуется с данными ряда авторов о преимущественном накоплении этого элемента у растительноядных животных (Frank, 1986). Различия между трофическими уровнями в концентрировании разных элементов также неодинаковы. При переходе на следующий трофический уровень содержание Ni и Pb изменяется в 3-4 раза, а Cd и Mo — в 20 раз и более. Средние концентрации других элементов варь-

ировали в значительно меньшей степени. Таким образом, поведение конкретных элементов в биогенном круговороте строго специфично.

Данные по химическому составу костной ткани птиц могут быть использованы для изучения закономерностей биогеохимических циклов, а также в качестве основы при проведении региональных исследований по биомониторингу окружающей среды. В ряде случаев вместо костной ткани рассматривают концентрации химических элементов в оперении птиц (Добровольская, 2002). На одной и той же территории в оперении галки автор отмечал самое низкое содержание ванадия, для серой вороны — высокое содержание свинца, у грача — максимален уровень титана. У представителя другого рода (сорока) отмечено повышенное содержание серебра и хрома. Геде (Goede, 1985) констатировал различные уровни ртути, селена, мышьяка, цинка у трех видов куликов. В.Манковский и Д. Арбетова (1985; цит. по Добровольской, 2002) определили различия в содержании кадмия, хрома, марганца, железа, свинца у озерной чайки и речной крачки. Интересен, но не бесспорен вывод, что особенности пищевого рациона, влияя на химизм оперения, не перекрывают показатели, характерные для систематических групп птиц (Добровольская, 2002).

2.1.3. Фоновые содержания химических элементов в организмах млекопитающих - фитофагов и плотоядных

Рассмотрено содержание 18 химических элементов в печени рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus* Sh. 1780) и средних бурозубок (*Sorex caecutiens* Lax. 1788), совместно обитающих на химических загрязненных и фоновых территориях (Безель и др., 2005б; Безель и др., 2006).

Своеобразный «геохимический отбор» микроэлементов мелкими млекопитающими различных трофических уровней может быть оценен при сравнении их концентраций в рационах и тканях. Многокомпонентный состав и объем пищевых рационов животных трудно поддается учету, поэтому в качестве спектра элементов, поступающих в организмы, мы рассматривали их концентрации в содержимом ЖКТ зверьков.

Диапазон концентраций химических элементов в рационах млекопитающих на фоновых участках приведен в табл. 2.5. Концентрации большинства элементов у обоих видов находятся в пределах 10-1000 мкг/г, причем в рационах рыжих полевок они были ниже, чем в бурозубок.

Для сравнения концентрации всех элементов в фоновом рационе полевок приняты равными единице. В подобных относительных единицах пища, потребляемая бурозубками на фоновой территории, обогащена рядом токсических элементов (Cd, Pb, As, Co, V, Cr), а также повышено содержание железа. Лишь концентрации Ni, K, Rb в кормовых объектах бурозубок были ниже уровней рациона полевок (рис. 2.5,А; Безель и др. 2007).

Уровни элементов в тканях определяются не только элементным составом пищевых рационов, но и такими физиологическими процессами, как вса-

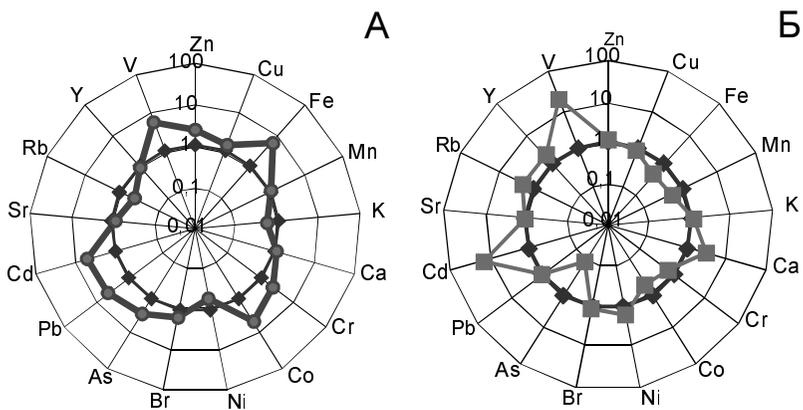


Рис. 2.5. Химический состав пищевых рационов рыжих полевков и средних бурозубок (А) и состава печени этих видов (Б) на фоновой территории (данные нормированы на содержание элементов в рационе и печени полевков)

сывание в ЖКТ, процессы депонирования и выведения из организма. При этом особая роль принадлежит стенке ЖКТ, контролирующей всасывание физиологически необходимых химических элементов и ограничивающей поступление чужеродных веществ.

В качестве депонирующей ткани мы взяли печень животных, активно участвующую в минеральном обмене. Поскольку рассматриваемые нами виды животных принадлежат к различным трофическим группам одного класса млекопитающих, то не следует ожидать большого отличия в механизмах всасывания и депонирования микроэлементов. Обнаруженные различия в уровнях элементов в тканях скорее всего обусловлены микроэлементным составом рационов (рис. 2.5,Б).

**Средние концентрации элементов в рационе и печени особей рыжей
загрязненные территории
мкг/г**

| Элемент | Концентрация элемента в | | | |
|---------|---------------------------|---------------------------|--------------------------|-------------------------|
| | Рыжая полевка | | | |
| | Рацион | | Печень | |
| | Фон (1)* | Импакт (2) | Фон (3) | Импакт (4) |
| K | 26836.92 (12741–31197) | 17584.79 (10413–25427) | 12268.24 (9920–15670) | 9993.72 (8565–10844) |
| Ca | 5945.41 (4090–7749) | 2286.28 (1057–3658) | 703.47 (205–2711) | 233.15 (168–341) |
| Ti | 29.82 (21–39) | 103.85 (18–250) | 4.64 (2.7–11.7) | 5.61 (3.8–8.2) |
| V | 0.38 (0.27–0.43) | 0.78 (0.05–1.83) | 0.02 (0.01–0.05) | Нет данных |
| Cr | 174.86 (72–393) | 1110.57 (36–3061) | 7.25 (5.5–9.9) | 10.80 (4.3–17.2) |
| Mn | 263.09 (198–359) | 334.37 (99–615) | 16.23 (13–20) | 14.95 (9–24) |
| Fe | 473.93 (329–644) | 2171.42 (785–3947) | 497.46 (234–742) | 1296.49 (707–2041) |
| Co | 0.16 (0.14–0.21) | 0.68 (0.27–1.24) | 0.19 (0.11–0.22) | 0.43 (0.29–0.65) |
| Ni | 20.98 (17.6–29.0) | 25.75 (7.6–39.3) | 0.64 (0.48–0.91) | 0.63 (0.44–0.82) |
| Cu | 19.76 (17–21) | 116.82 (63–214) | 12.70 (11–16) | 13.51 (11–17) |
| Zn | 110.82 (100–132) | 315.78 (132–424) | 102.93 (96–110) | 99.81 (85–117) |
| As | 0.44 (0.02–1.22) | 2.85 (2.71–3.11) | 0.22 (0.17–0.29) | 2.26 (0.81–5.02) |
| Br | 10.54 (8–13) | 85.15 (19–307) | 8.85 (6–13) | 38.97 (10–63) |
| Rb | 37.01 (15–52) | 15.39 (9–22) | 30.12 (21–37) | 14.68 (10–20) |
| Sr | 27.43 (20.24–45.25) | 13.58 (1.36–23.33) | 0.36 (0.19–0.71) | 0.33 (0.22–0.52) |

Табл. 2.5

**полевки и средней бурозубки, населяющих фоновые и химически
(Средний Урал, 2004 г.; Безель и др. 2007),
сухого веса**

| исследованном субстрате, | | | | Достоверность различий ** |
|--------------------------|-------------------------|--------------------------|--------------------------|---------------------------|
| Средняя бурозубка | | | | |
| Рацион | | Печень | | |
| Фон (5) | Импакт (6) | Фон (7) | Импакт (8) | |
| 14301.39 (8075–24786) | 7752.99 (5347–12499) | 10254.04 (9269–12362) | 11265.67 (10105–1222) | |
| 7314.80 (2215–20436) | 2906.15 (1254–4796) | 231.77 (179–279) | 269.60 (218–329) | a |
| 375.50 (40–576) | 47.97 (20–80) | 5.05 (3.6–9.0) | 9.94 (7.8–12.9) | d |
| 2.21 (0.43–6.17) | 0.28 (0.23–0.39) | 0.001 (0.00–0.002) | 0.02 (0.01–0.02) | |
| 382.96 (27–939) | 506.61 (73–1137) | 10.98 (7.2–16.0) | 27.85 (10.0–54.4) | |
| 311.99 (101–592) | 130.96 (110–160) | 32.63 (28–38) | 31.44 (20–37) | g, h |
| 2933.40 (666–6720) | 1232.70 (883–1641) | 1052.92 (564–2099) | 1379.16 (796–1918) | a, b, e |
| 0.72 (0.22–1.42) | 0.38 (0.32–0.47) | 0.36 (0.23–0.63) | 0.42 (0.30–0.53) | a, b, e |
| 11.79 (4.10–19.00) | 6.12 (4.8–8.1) | 0.37 (0.02–0.58) | 0.49 (0.25–0.71) | f |
| 29.41 (17–58) | 83.67 (65–98) | 14.70 (14–16) | 18.08 (15–21) | a, c |
| 268.38 (177–426) | 347.74 (287–464) | 81.83 (74–88) | 85.46 (82–89) | a, b, f, g |
| 1.22 (0.31–2.35) | 0.75 (0.26–1.25) | 1.98 (0.90–3.22) | 0.75 (0.28–1.22) | b, h |
| 17.12 (12–23) | 15.51 (11–21) | 7.66 (6–9) | 10.44 (9–12) | b, h |
| 16.42 (8–29) | 4.19 (3–6) | 14.93 (12–19) | 5.84 (4–8) | b, c, d, f, g, h |
| 24.26 (7.37–62.69) | 33.16 (7.02–82.74) | 0.33 (0.11–0.52) | 2.43 (0.06–9.39) | |

| Элемент | Концентрация элемента в | | | |
|---------|-------------------------|----------------------|---------------------|---------------------|
| | Рыжая полевка | | | |
| | Рацион | | Печень | |
| | Фон (1)* | Импакт (2) | Фон (3) | Импакт (4) |
| Y | 2.04 (1.01–2.79) | 2.24 (1.35–3.64) | 1.69 (1.11–2.09) | 0.88 (0.58–1.22) |
| Pb | 23.73 (14–38) | 306.50 (155–481) | 0.86 (0.38–1.17) | 3.61 (0.88–5.67) |
| Cd | 1.69 (0–14.43) | 6.30 (0.59–16.82) | 1.36 (0–8.97) | 11.20 (0–16.10) |

2.2. Содержание химических элементов при антропогенном загрязнении природной среды

При анализе накопления отдельными компонентами биоты химических элементов, поступающих в окружающую среду в качестве токсикантов, последние рассматриваются нами в качестве действующей дозы.

Многочисленными исследованиями показано, что повышенное содержание токсических веществ во внешней среде, и прежде всего в почвах, неизменно ведет к росту концентрации этих веществ в живых организмах.

Казалось бы, достаточно знать содержание токсических веществ в объектах внешней среды (например, в почвах), чтобы прогнозировать их накопление в растительности, исходя из содержания в растительности — у животных-фитофагов и т.д., определяя тем самым токсическую нагрузку на отдельные компоненты биоценозов. Однако в реальных условиях влияет на эти процессы множество трудно учитываемых механизмов. Все многообразие этих проявлений можно условно разделить на следующие действующие факторы:

- 1) физико-химические процессы фиксации и трансформации токсикантов в объектах внешней среды;
- 2) пространственная мозаичность среды обитания живых организмов;
- 3) особенности экологии растительных и животных организмов.

Роль абиотических факторов в формировании токсической нагрузки. Использование в экотоксикологических исследованиях в качестве аргумента дозовой зависимости расстояние от источников токсических выбросов не оправдано, поскольку не учитываются сложнейшие атмосферные, геофизи-

(Окончание таблицы)

| исследованном субстрате, | | | | Достовер- ность различий ** |
|--------------------------|----------------------|---------------------|-----------------------|-----------------------------------|
| Средняя бурозубка | | | | |
| Рацион | | Печень | | |
| Фон (5) | Импакт (6) | Фон (7) | Импакт (8) | |
| 1.85 (0.85–3.84) | 1.26 (0.58–2.52) | 0.86 (0.63–0.88) | 0.44 (0.33–0.53) | b, c, d, f, g, h |
| 100.23 (23–192) | 169.00 (116–217) | 0.80 (0.24–1.39) | 13.13 (3.45–25.46) | a, b, c, d, f |
| 7.46 (1.54–19.78) | 7.34 (0.89–16.08) | 17.8 | 54.1 | a, e |

* Номер группы для межгрупповых оценок достоверности различий по t-критерию Стьюдента.

** буквами обозначены существенные различия ($p < 0.05$) между исследованными группами: a – 1-2; b – 3-4; c – 5-6; d – 7-8; e – 1-5; f – 2-6; g – 3-7; h – 4-8.

ческие и экологические процессы, влияющие на пространственное распределение токсикантов и их накопление в живых организмах. Даже общее содержание токсических веществ в почвах не всегда адекватно отражает меру токсического воздействия на компоненты природных популяций и биоценозы. Лишь подвижные формы химических элементов могут переходить в растительность и далее по трофическим цепочкам. По этой причине рекомендуемые в настоящее время ориентировочно допустимые концентрации некоторых тяжелых металлов и мышьяка отличаются в 3–5 раз в почвах различного типа (Ориентировочные допустимые концентрации..., 1995).

В связи с тем, что растворимые формы токсических элементов физиологически более активны, особое значение приобретают некоторые абиотические факторы, включающие процессы осаждения, гидролиза и комплексообразования, что в конечном счете определяет токсичность элементов для биоты. В качестве примера можно привести влияние кислых осадков, обусловленных главным образом атмосферными выбросами сернистого газа и окислов азота, в результате чего возрастает кислотность дождевой воды. Дренажное водоснабжение такой воды через почвенные горизонты приводит к снижению pH в почвенных водах и водоемах. В качестве конечного звена трансформации таких выбросов выступают водные экосистемы, аккумулирующие «кислотные» выбросы значительных территорий. В результате подкисления водоемов наблюдаются токсические проявления, связанные не только с прямым действием на гидробионтов низких pH, но и с опосредованным влиянием других факторов, прежде всего высвобождением ионной, наиболее токсичной формы большинства металлов.

Вместе с тем биокосный компонент природных экосистем может выступать в качестве депонирующего фактора, ограничивающего подвижность хи-

мических элементов и тем самым снижающего их токсичность для биоты. К таким процессам можно отнести адсорбцию токсических элементов на взвешенных частицах или гидроокислах железа, марганца и ряда других элементов. При почвенном загрязнении в процессах фиксации активно участвуют гуминовые и фульвокислоты. Наличие в среде группы анионов, слаборастворимых неорганических соединений (сульфаты, фосфаты, карбонаты и др.) также ведет к активной сорбции этих веществ. При низких рН имеет место переход труднорастворимых соединений, главным образом большинства металлов, в ионную, наиболее подвижную форму.

Влияние этих и ряда других процессов на токсичность химических элементов широко обсуждается в литературе, однако до настоящего времени отсутствует четкая и однозначная картина механизмов трансформации токсиكانтов в биокосных системах. Такую неоднозначность реакции биоты, например, на изменение рН водоема можно иллюстрировать некоторыми данными.

Американские авторы показали (Feedman et.al, 1980), что возрастание рН с 6 до 8 снижает токсичность свинца для амфипод.

Для радужной форели максимальная токсичность пятиокиси ванадия отмечена при рН 7.7. При больших и меньших значениях этого показателя отмечено ее снижение (Stendahl, Sprague, 1982). На том же объекте установлено, что при различной жесткости воды в диапазоне рН от 5 до 9 влияние токсичности меди наиболее существенно при высокой жесткости и значениях рН от 6 до 7. При рН 5 и рН 8 токсичность снижалась и вновь возрастала при рН 9. Кроме того, увеличение жесткости сопровождается снижением токсичности металла. Характерным примером опосредованного влияния кислотности могут быть данные шведских авторов (Moriarty, 1983), которые на примере шведских озер показали, что концентрация свободной, наиболее токсичной формы алюминия в воде может возрастать в 5-6 раз при изменении рН озерной воды от 6.0 до 4.5 и ниже.

Многие подчеркивают роль гумуса, в том числе гумуса донных отложений, влияние которого на устойчивость биоты объясняется его высокой комплексообразующей способностью к связыванию металлов.

Отметим, что, кроме чисто химических взаимодействий, в изменении метаболических свойств и токсичности ряда элементов может участвовать биота. Так, большое значение имеет комплекс бактерий в почвах или донных отложениях водоемов, который в анаэробных или аэробных условиях может способствовать изменению химической формы ряда токсических элементов и изменению связанной с этим токсичности. Например, в анаэробных условиях происходит восстановление мышьяка As^{5+} до As^{3+} (Freeman et.al., 1986). Важнейшим процессом биотрансформации является метилирование металлов (Леменевский, 1997). Как правило, метилируются такие элементы, как хром, мышьяк, свинец.

Особенно опасно метилирование ртути с образованием наиболее подвижных и поэтому максимально токсичных ртутных соединений алкил- и фенилпроизводных (Лапердина, 1997). Известно, что переход ртути в органическую форму зависит от величины рН водной среды. В этих условиях накоп-

ление метаболически активной метил- и диметилртути в придонной фауне и планктоне, а затем и у животных следующих трофических уровней также зависит от рН. Например, сравнение четырех озер показало закономерное возрастание содержания ртути в организмах рака, хищных рыб (щука, окунь), хищных млекопитающих (выдра) по мере возрастания рН в воде озер (Wren et.all 1980, 1986). Аналогичную зависимость накопления ртути в тканях нерпы Ладожского озера приводит Н.М.Медведев (1998).

Пространственная гетерогенность среды. Важнейший момент, определяющий уровни накопления токсических веществ элементами биоты, — это пространственная неоднородность территории. В реальных условиях эколого-климатические факторы проявляют свою прерывистость в пространственно-временных масштабах и формируют некоторую экологическую мозаику среды обитания природных популяций, определяя тем самым их структуру (Воробейчик, 1991, 2002; Безель и др., 1994а; Воробейчик, Позолотина, 2003) На эту естественную мозаичность природной среды накладывается неоднородность полей загрязнения, вызванная неравномерностью воздушных потоков, особенностями рельефа местности, другими географическими и геохимическими параметрами территории. К этому добавляется пространственная неоднородность биотических механизмов, способствующих пространственной миграции и фиксации поступающих в среду токсикантов.

Таким образом, различие в содержании токсических веществ в биологических объектах, а значит, и те потоки загрязнителей, которые включаются в общий круговорот вещества в биоценозе через отдельные пространственные группировки организмов, являются отражением совместного влияния природных и техногенных факторов.

Подобную гетерогенность пространства особенно четко можно проследить по загрязнению почвы, где распределение токсикантов носит наиболее сложный характер, поскольку определяется не только вариабельностью их поступления, но и перераспределением в радиальных и латеральных потоках, сорбцией на почвенных минералах, поглощением почвообразующими организмами и т. д. Структура загрязнения почвы — это основная часть «матрицы», определяющей структуру токсической нагрузки на все остальные компоненты биоценоза (Безель и др., 1994).

Изучение варьирования в почвах концентраций тяжелых металлов было начато Н.Г.Зыриным (1968). Он показал, что коэффициент вариации валового содержания тяжелых металлов в отсутствие локального загрязнения достигает 10–20%, а для подвижных форм — 25–30%. Причем неоднородность распределения концентраций одинакова при различных масштабах отбора проб. Эти выводы подтверждают и данные других авторов (См., например, Мотузова, 1992; Воробейчик, 1991, 2002).

Многие авторы (например, Воробейчик, 1991, 1995, 2002; Безель и др. 1994а). отмечают, что загрязнение почв наземных экосистем тяжелыми металлами и сернистым газом имеет следствием подавление процессов деструкции органического вещества почв. Если измерять убыль со временем в почвах воздушно-сухой массы чистой целлюлозы, то пространственное распределение данного показателя отражает общую изменчивость естественных дест-

рукционных процессов и варьирование полей химического загрязнения. Подробные исследования этих характеристик в градиенте загрязнения почв тяжелыми металлами (зона Среднеуральского медеплавильного комбината) показали, что коэффициенты вариации скорости деструкционных процессов при различных масштабах отбора проб изменялись от 16.9 ± 2.2 % на фоновой территории до 136.9 ± 17.7 % для зон сильного загрязнения (Воробейчик, 1991, 2002).

Аналогично фитотоксичность подстилки в первую очередь определяется пространственно неоднородным распределением обменных форм металлов, что ведет к возникновению выраженной нелинейности в дозовой зависимости: при относительно небольшом перепаде уровня токсической нагрузки наблюдается максимальный разброс реакции применяемого авторами биотеста в виде корневого показателя генетически однородных проростков одуванчика (Воробейчик, Позолотина, 2003).

По мнению А.Д. Покаржевского с соавт. (2000) мозаичность распределения макро— и мезофауны в почвах отражает не только неоднородность концентраций токсических веществ, но и пространственное распределение экосистем низшего иерархического уровня. Левин с соавт. (1989) также отмечают увеличение вариации численности почвенных микроорганизмов в условиях химического загрязнения почв до 200%. Естественно, что подобная пространственная вариабельность почвенных параметров может существенно влиять на интерпретацию результатов экотоксикологического исследования (Bengtsson, 1997; Pokarzhevskii, 1996).

При оценке меры токсического влияния мы должны исходить из положения С.С.Шварца (1967), согласно которому популяция организмов представляет собой совокупность микропопуляций, связанных между собой общностью происхождения из единых популяционных стадий резервации. Поэтому интересующему нас популяционному уровню организации должен соответствовать некоторый пространственный уровень токсической нагрузки, отражающий, с одной стороны, пространственную гетерогенность загрязнения территории, с другой — возможность пространственного перемещения биологических объектов. Мы имеем в виду механизмы поддержания стабильности биоценозов за счет постоянного их пополнения растениями и животными с более чистых или полностью незагрязненных участков.

С этой точки зрения упомянутая выше мера токсического воздействия, определяемая по статистическому распределению токсикантов в живых организмах, составляющих изучаемую выборку, может зависеть не только от прямого загрязнения участков и гетерогенности этих уровней, но и от наличия рядом более чистых зон, откуда возможны миграционные потоки (Безель, 1987).

Следует подчеркнуть еще раз тот важный факт, что уровни токсической нагрузки зависят не только от уровня токсического загрязнения (это очевидно!), но в значительной мере контролируются рядом факторов внешней среды, а также важнейшими внутрипопуляционными процессами.

2.2.1. Содержание химических элементов в почвах

Основой биогеохимических циклов в природных экосистемах является содержание химических элементов в почве — их основном и долговременном депо. Выше была отмечена особая роль этого специфического биокосного компонента в наземных экосистемах. Поскольку, с точки зрения транслокации химических элементов по трофическим уровням наземных экосистем, наиболее активны в почвах растворимые формы химических элементов, то интенсивность процессов осаждения, гидролиза и комплексообразования в конечном счете определяет токсичность депонируемых химических элементов. С другой стороны, в силу этих же факторов почва выступает как природный буфер, контролирующий включение химических элементов в биогенные циклы.

Любое исследование экотоксикологической ситуации, как правило, начинается с определения содержания химических веществ в почвах. Из большого количества данных о содержании химических элементов в естественных и химически загрязненных почвах мы выделили (Табл. 2.6), с нашей точки зрения, наиболее типичные, иллюстрирующие возможные пределы концентраций химических элементов в почвах, а также наиболее чувствительные виды растительности и типичный характер их реакции на повышенные концентрации элементов (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Добровольский, 1983; Биоиндикация..., 1988 и др.).

Ниже приведен краткий комментарий к данным таблицы.

Медь.

В почвах этот элемент образует большое количество минералов, из которых наиболее распространены хорошо растворимые сульфиды меди. В кислых почвах различные неорганические соединения образуют подвижную форму Cu^{2+} .

Максимальное количество меди прочно связано с гуминовыми и фульвокислотами. Отмечена ее склонность к депонированию в поверхностных слоях почв. Даже при агротехнических мероприятиях концентрации достигают 1500 мг/кг, чем объясняется высокая доступность меди для растений. Детоксикация осуществляется внесением в почву извести, торфа, фосфатов.

В растениях имеет место пассивная адсорбция, при которой корневая система способна прочно удерживать металл. В вегетативные органы медь поступает в комплексном виде с протеинами. Входит также в состав энзимов, участвует в фотосинтезе, дыхании, фиксации азота, контролирует баланс воды в растении, определяет их устойчивость к заболеваниям.

Цинк.

В почвах элемент встречается в виде сульфида цинка (ZnS). В кислых почвах при растворении минерала образуется ион цинка, обладающий наибольшей подвижностью, возможны и другие формы (окислы и гидроокиси металла). Глинистые частицы и органические вещества почв способны удерживать металл. Наблюдается фиксация с гуминовыми и фульвокислотами. Расчеты периода полувыведения цинка из почв показали, что с уровня 2200 мг/кг его содержание в почвах уменьшится вдвое за 70 - 80 лет. Детоксикация заключается во внесении в почву извести и органических удобрений.

В растениях цинк связан с растворимыми низкомолекулярными протеинами, хорошо проникает в ткани, поэтому самые высокие уровни металла в надземной массе растений. Важная функция цинка заключается в активации дегидрогеназы, протеиназы, фосфогидазы. Активно участвует в метаболизме углеводов. Цинк не относят к активным фитотоксикантам.

Кадмий.

В почвах концентрируется в глинистых породах и сланцах. Его геохимия тесно связана с цинком. Подвижность кадмия высока в кислых почвах, где он образует ионную форму ($CdCl^+$, $Cd(OH)^+$, $CdHCO_3$). Металл наиболее подвижен при pH 4.5-5.5, перестает быть подвижным при pH 7.5. Для него характерна быстрая фиксация почвенными структурами (за 10 мин. фиксируется до 95% внесенного металла). Детоксикация заключается во внесении в почву извести.

В растениях кадмий не является физиологически значимым элементом, однако активно поглощается корневой системой и листьями, причем в корнях его меньше, чем в вегетативной массе. Отмечена корреляция его содержания в листьях с концентрацией в почвах. Выражены видовые различия в накоплении кадмия: низкие - у клевера, риса, высокие – у шпината, рапса. Кадмий представляет особую опасность для человека, в том числе как мутагенный агент.

С точки зрения оценки допустимого содержания элемента в растениях необходимо исходить из суточного поступления с рационом для конкретной группы населения.

Ртуть.

В почвах содержание этого элемента не превышает 0.2-0.4 мг/кг, однако она способна образовывать прочные связи с серой в виде киновари (HgS). Спецификой метаболизма элемента является способность образовывать органические соединения (метил и диметилртуть), обладающие высокой подвижностью. Ионная форма – малоподвижна. Влияние pH на ионную форму слабо выражено, однако существенно его влияние на образование органической ртути в анаэробных условиях. Неорганическая ртуть хорошо фиксируется гумусом и частично-глинистыми горизонтами. Детоксикация заключается во внесении в почву извести, а также серосодержащих соединений.

В растениях ртуть активно фиксируется корнями, меньше ее в вегетативных органах. Отмечается возможность прямого поступления ртути из воздуха. Благодаря сродству к тиоловым группам, поражение проявляется через подавление ряда ферментов.

Алюминий.

В почвах алюминий является главным компонентом земной коры в виде единственного устойчивого иона (Al^{3+}) и гидроокисных соединений. В кислых почвах (pH менее 5.5) подвижность элемента резко возрастает, и он активно конкурирует с другими катионами. Подвижный алюминий хорошо поглощается растениями.

В растениях алюминий – обычный компонент, однако его физиологическая роль до конца не ясна. На кислых почвах отмечают снижение продуктивности растений. Признаком токсичности выступает также дефицит фосфора.

Установлено, что механизм толерантности растений к алюминию контролируется генетически, поэтому селекция растений, адаптированных к алюминию, может решить проблему его токсичности в кислых почвах.

Свинец

В почвах в естественных условиях свинец содержится в виде PbS . Локализация элемента в поверхностном слое земли связана с его фиксацией гуминовыми и фульвокислотами. В аэрогенных выбросах металлургических заводов металл поступает в почву в виде неорганических соединений (PbS , PbO , $PbSO_4$), в выхлопных газах транспорта содержится в виде галогенных солей ($PbBr_2$, $PbBrCl$, $Pb(OH)Br$). По оценкам ряда авторов выщелачивание свинца из почв и снижение его концентрации идет медленно. Снижение на 10% требует почти 200 лет, поэтому считается, что накопление элемента почвами необратимо. Свинец сильно снижает биологическую активность почв за счет подавления микробиоты, вследствие чего возрастает количество неразложившейся органики, а также происходит накопление нитратов.

В растениях роль свинца не установлена. В корневой системе имеет место пассивное накопление металла, не более 3% этого количества переходит в вегетативные органы растений. Имеются данные о токсичности органических соединений свинца (нарушение фотосинтеза, увеличение числа митозов). Активным накопителем элемента являются мхи и лишайники.

Мышьяк

В почвах присутствует практически повсеместно главным образом в виде арсенатов (As^0 , As^{3+}), в восстановительных условиях (AsO_2^- , AsO_4^{3-} , $HAsO_4^{2-}$). Сорбция элемента характерна для глинистых слоев и гумуса, наиболее активно сорбируют мышьяк гидротированные окислы железа и алюминия, особенно железа. По этой причине в почвах элемент прочно связан.

В почвах отмечено метилирование элемента бактериальной флорой. Особо важна биотрансформация мышьяка содержащих пестицидов, т.к. неорганическая его форма предельно токсична. Детоксикация заключается во внесении в почву сульфата железа, карбоната кальция, фосфатных удобрений.

В растениях роль мышьяка не установлена, хотя он присутствует практически во всех видах. Обладая высокой подвижностью, накапливается особенно в зрелых листьях и корнеплодах. Активным концентратором элемента являются грибы.

Хром

В почвах кислых и осадочных пород содержание элемента ниже, чем в горных породах основного типа. Хром отличается широким разнообразием химических форм и соединений с валентностью от 2+ до 6+, с образованием хромовых соединений (Cr^{3+}) и хроматов (Cr^{6+}). Трехвалентный хром в кислых почвах весьма инертен и при pH 5.5 выпадает в осадок. Шестивалентный хром крайне не стабилен, легко мобилизуется как в кислых, так и в щелочных почвах, восстанавливаясь до трехвалентного состояния (переход от растворимого состояния к нерастворимому). Высокой токсичностью обладает шестивалентный хром, однако в почвах он не устойчив.

Детоксикация заключается во внесении в почву фосфора и органических веществ.

В растениях однозначно роль хрома не выяснена. Несмотря на значительные концентрации элемента в почвах, его доступность растениям ограничена. Максимально он накапливается в корнях. Для человека и животных установлена роль хрома в метаболизме глюкозы и холестерина.

Фтор.

В почвах входит в состав некоторых минералов, например флюорита (СаF). Миграционные свойства весьма разнообразны. Содержание подвижных форм зависит от присутствия глинистых минералов, pH, концентрации Са и Р в почвах. Наибольшая сорбция отмечается при pH 6 - 7. В природных почвах фтор малоподвижен и не накапливается в верхних горизонтах почв, особенно кислых. Поступающий техногенный фтор (HF) в почвах легко растворяется, поэтому и доступен растениям. Кроме того, применение фторсодержащих удобрений может вызвать повышенное содержание элемента в растительности. Последнее время речь идет о возможности образования токсичных фторорганических соединений в результате микробиологической деятельности.

В растениях поглощение фтора и его доступность обычно не зависят от его общего содержания в почвах. Растворимые формы поглощаются корнями пассивно. Фтор в почвах менее доступен, чем его поступление с воздухом. Проникая через устьица, он оказывает поражающее действие на структуры листа, поэтому относится к наиболее активным фитотоксикантам. Следствием воздействия HF может быть снижение уровня поглощения кислорода растениями, снижение ассимиляции и уровня хлорофилла. Наблюдается также подавление синтеза крахмала, повреждение клеточных мембран. Отмечено увеличение токсичности при совместном действии сернистого газа и фтористого водорода (особенно на хвойные виды). Физиологическая роль фтора не установлена. Принимаются меры по регламентации количества фтора в кормах, поскольку установлена его токсичность по отношению к животным.

Марганец. В почвах это один из наиболее распространенных элементов. Входит в состав минералов в виде ионов Mn^{2+} , Mn^{3+} , Mn^{6+} , однако наиболее распространен двухвалентный ион. Его растворимость в почвах зависит от pH: при повышении кислотности доля растворимых форм растет. Наиболее токсичен в кислых почвах (pH 5.5)

В растениях имеет место быстрый пассивный перенос через корневую систему в вегетативные органы. Отмечают прямую корреляцию содержания марганца в растительности и его уровня в почвах, зависящую от pH.

Элемент имеет значение для функционирования ряда ферментов (аргиназа, фосфотрансфераза, ряд оксидаз).

Кобальт.

В почвах в осадочных породах элемент связан с глинистыми горизонтами, в геохимических циклах тесно - с обменом железа и марганца. В почвах встречается в двух формах (Co^{2+} , Co^{3+}), иногда в виде гидроокиси $Co(OH)_3$.

В растениях его поглощение зависит от содержания мобильных форм в почвах. Элемент необходим для функционирования синезеленых во-

дорослей и микроорганизмов. Для высших растений роль элемента не определена, хотя ряд авторов отмечают его роль в фиксации азота у бобовых.

Никель. В почвах с увеличением их кислотности подвижность никеля снижается. Геохимия элемента тесно связана с железом и марганцем. Также прочно связан с органическими лигандами.

В растениях его роль точно не установлена. Растворимые формы активно сорбируются корнями, и их уровень прямо коррелирует с содержанием в почвах. При возрастании рН почв с 4.5 до 6.5 содержание никеля в овсе возрастает в 8 раз.

Никель – серьезный токсикант по отношению к животным и человеку.

Приведенные выше данные свидетельствуют о значительной роли почвенных условий как в процессах прочной фиксации токсикантов почвенными структурами, так и их трансформации в подвижную, наиболее токсичную форму.

Естественно, что тип почв должен учитываться при введении допустимых уровней загрязнения (табл.2.7). Отметим еще раз, что речь идет о ПДК ряда химических элементов, обеспечивающих допустимый уровень их поступления к человеку с сельскохозяйственной продукцией, выращиваемой на загрязненных почвах. Эти нормативы не предполагают защиту почв в качестве биокосного компонента природных экосистем.

Табл. 2.6

**Содержание химических элементов в почвах и реакция некоторых видов растений
на повышенные уровни почвенного загрязнения**

| Группа химических элементов | Почва, мкг/г | | Признаки поражения | Чувствительные виды | Растения | |
|--------------------------------------|---------------------------|--|--|------------------------------------|----------|---|
| | Среднее содержание (фон)* | Содержание при химическом загрязнении | | | дефицит | Содержание, мкг/г сухой массы норма избыток |
| I, Cu (Li, Rb, Cs, Ag, Au) | 6-60 (12,5) | 30-300 (городские сады) 450-2000 (цветн. металлургия) 1400-3700 (обработка металлов) | Темно-зеленая окраска листа, толстые короткие корни, угнетенные побеги | Злаки, бобовые, шпинат, цитрусовые | 3-5 | 5-30 30-100 |
| II, Zn (Be, Sr, Ba) | 17,0-125 (83,5) | 200-1400 (орошение земель стоками) 100-1200 (с/х уголья, сады) | Хлороз и некроз кончиков листа, междужилковый хлороз, задержка роста, повреждение корней | Злаки, шпинат | 10-20 | 2,5-150 100-400 |
| Cd | 0,07-1,1 (0,5) | 0,4-13,0 (городские почвы) 0,6-14,0 (горнорудный р-он), 2,0-144 (добыча руды), 7,0-35,0 (орошение земли стоками, удобрения) | Бурые края листьев, хлороз, красноватые жилки и черенки, скручивание листьев, бурые недоразвитые корни | Бобовые, шпинат, овес, морковь | - | 0,05-0,2 5,0-30 |
| Hg | 0,2-0,4 | 0,03-0,25 (городские почвы) 0,1-5,7 (хлор-щелочное пр-во) 0,2-4,2 (рудный р-он) 0,3-1,5 (орошение стоками) 9,0-11,5 (пр-во фунгицидов) | Хлороз листьев, бурые пятна, торможение развития корней | Сахарная свекла, розы | - | - 1,0-3,0 |

(Продолжение таблицы 2.6)

| Группа химических элементов | Почва, мкг/г | | Признаки поражения | Чувствительные виды | Растения | | |
|---|---------------------------|---|---|---|----------|---------|---------------------------------------|
| | Среднее содержание (фон)* | Содержание при химическом загрязнении | | | дефицит | норма | Содержание, мкг/г сухой массы избыток |
| III. Al (B, Ga, In, Tl, Sc, Ir, La) | 4500-100000 | - | Задержка роста, темнозеленые листья, пурпурные стебли, уродливые корни | Злаки | - | - | - |
| IV. Pb (Se, Ge, Sn, Ti, Zr, Gf) | 6-40 | 6-11 000 (городские почвы) 50-21500 (горнорудный фон), 60-250 (орошение стоками) 70-3000 (металлург. пр-во), 100-7000 (обочины дорог) | Темно-зеленые листья, скручивание листа, бурые короткие корни | Зерновые, кукуруза | - | 5-10 | 30-300 |
| V. As (Sb, W, V, Nb, Ta) | 0.5-2.5 | 10-100 (применение пестицидов) 10-400 (химическое производство) 30-2500 (металлообработка) 90-900 (добыча, металлургия) | Красно-бурые некротические точки, угнетение побегов, снижение урожайности | Кукуруза, шпинат, рис, грибы. | - | 1,0-1,7 | 5,0-20,0 |
| VI. Cr (Se, Te, Po, Mo) | 5-120 | 200-400 (промышленные стоки, орошаемые стоками земли) | Хлороз молодых листьев, бурая окраска, задержка роста корней | Овес, полевица, щучка и др. травянистые растения. | - | 0,1-0,5 | 5,0-30,0 |
| VII. F (Br, I, Ra) | 10-1300 | 300-2000 (производство удобрений) 300-3000 (металлообработка) до 2000 (выплавка алюминия) | Некроз края листа, хлоротичные и красно-бурые точки. | Виноград, фруктовые деревья, кукуруза ячмень | - | 3,0-30 | 50-500 |

(Окончание таблицы 2.6)

| Группа химических элементов | Почва, мкг/г | | Признаки поражения | Чувствительные виды | Растения | |
|-----------------------------|---------------------------|--|---|------------------------------------|----------|---|
| | Среднее содержание (фон)* | Содержание при химическом загрязнении | | | дефицит | Содержание, мкг/г сухой массы норма избыток |
| Mn | 10-9000 | 3-12 (орошение сточными водами) 6-14 (шоссе, около аэропорта) 10-150 (металлургическое производство) 13-85 (рудное месторождение) | Хлороз, некротические поражения старых листьев, буро-красные или черные пятна, чахлые корни | Злаки, бобовые, картофель, капуста | 15-25 | 20-300 300-500 |
| VIII, Co (Fe, Pt) | 0,1-20,0 | | Междужилковый хлороз молодых листьев, уродливые корни | Злаки | - | 0,02-1,0 15,0-50,0 |
| Ni | 5,0-90,0 | 7-1200 (рудники), 20-100 (орошение сточными водами) 20-26000 (металлообработка) | Междужилковый хлороз молодых листьев, серо-зеленый цвет листа, бурые чахлые корни | Злаки | - | 0,1-5,0 10,0-100,0 |

Примечание. * в скобках – средние значения.

Табл. 2.7

**Пределы допустимые концентрации тяжелых металлов и мышьяка в почвах, принятые в РФ
(Ориентировочно допустимые концентрации...1995), мкг/г**

| Элемент | Группа почв* | ПДК с учетом фона | Класс опасности | Особенности действия на организм |
|---------|--------------------------------------|-------------------|-----------------|---|
| Никель | А. Песчаные и супесчаные. | 20 | 2 | Для теплокровных и человека малотоксичен. Ингибитор оксидаз. Мутаген. |
| | Б. Кислые (суглинистые и глинистые). | 40 | | |
| | В. Нейтральные. | 80 | | |
| Медь | А. Песчаные и супесчаные | 33 | 2 | Повышает клеточную проницаемость. Ингибирует глутатионредуктазу. Блокирует тиюловые группы. |
| | Б. Кислые (суглинистые и глинистые). | 66 | | |
| | В. Нейтральные. | 132 | | |
| Цинк | А. Песчаные и супесчаные | 55 | 1 | Отклонение в развитии. Ингибирует активность ферментов. |
| | Б. Кислые (суглинистые и глинистые). | 110 | | |
| | В. Нейтральные. | 220 | | |
| Мышьяк | А. Песчаные и супесчаные | 2 | 1 | Ингибирует активность ферментов. Канцероген. |
| | Б. Кислые (суглинистые и глинистые). | 5 | | |
| | В. Нейтральные. | 10 | | |
| Кадмий | А. Песчаные и супесчаные | 0,5 | 1 | Блокирует сульфидрильные группы ферментов. Нарушает обмен железа и кальция. Мутаген. |
| | Б. Кислые (суглинистые и глинистые). | 1,0 | | |
| | В. Нейтральные. | 2,0 | | |
| Свинец | А. Песчаные и супесчаные | 32 | 1 | Блокирует тиюловые группы ферментов. Поражение нервной системы. |
| | Б. Кислые (суглинистые и глинистые). | 65 | | |
| | В. Нейтральные. | 130 | | |

2.2.2. Накопление химических элементов растительными организмами

Содержание металлов в корневых системах растений. Накопление химических элементов растительностью начинается на этапе их корневого всасывания. Участие растительности в этих процессах в значительной мере определяется наличием корневого барьера, как правило, препятствующего поступлению избыточных количеств химических элементов в надземные органы. Проведенный анализ концентраций металлов в подземных органах видов, произрастающих практически на всех рассмотренных выше участках (Жуйкова и др.2006), позволил оценить роль этого барьера в накоплении химических элементов растениями. В какой-то мере этот процесс можно также оценить, сравнивая уровни элементов в почве и содержание соответствующих металлов в тканях корневой системы (рис. 2. 6).

Видно, что кратность накопления металлов корнями растений во всех вариантах меньше, чем увеличение концентрации кислоторастворимой фракции в почвах. Все точки, соответствующие кратности увеличения концентраций металлов в корнях, расположены ниже штриховой прямой, отражающей прямую пропорциональность увеличения их содержания в почвах.

Кратность увеличения концентрации можно выразить в виде коэффициента накопления:

$$КН = C_{\text{корн}}/C_{\text{почва}} .$$

Как правило, в диапазоне низких концентраций металлов в почвах по мере их возрастания коэффициенты накопления уменьшаются, т.е. все меньшая доля токсиканта переходит из почвы в корневые системы. Этот факт, подобно отмеченному выше, свидетельствует о наличии корневого барьера, ограничивающего поступление металлов в растение (Безель и др.,1998а). При достаточно высоких концентрациях металлов барьерная функция может нарушаться, КН стабилизируется, при этом повышение концентраций металлов в почвах ведет к пропорциональному накоплению их корнями растений. По нашим оценкам, пороговые концентрации металлов в почвах, при которых корневой барьер у одуванчика лекарственного, например, нарушался составляет для свинца — 70, для кадмия — 0.3, для меди — 40, для цинка — 100 мкг/г.

Уровни химических элементов в надземной части растений. Следующим барьером, контролирующим депонирование растениями химических элементов, является процесс их поступления из корней в надземные органы. Роль этого барьера можно оценить, сравнивая концентрации металлов в подземных и надземных органах растений.

В условиях широкого видового состава растительности на исследованных нами площадках трудно проследить закономерности накопления металлов в градиенте химического загрязнения почв (Жуйкова и др.,2006). В качестве отражения общей закономерности накопления металлов растениями можно рассматривать средние по всем видам их концентрации в наземной биомассе (табл. 2.8 и на рис. 2.7).

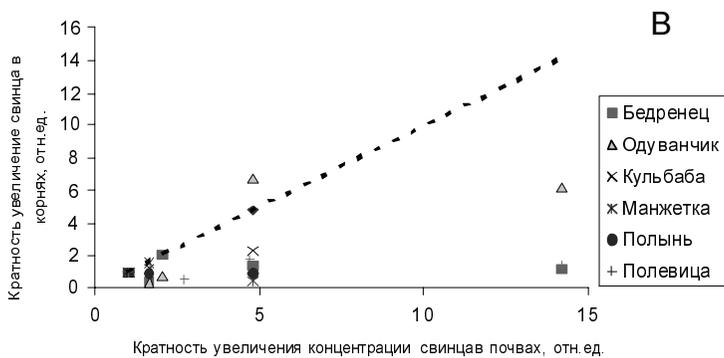
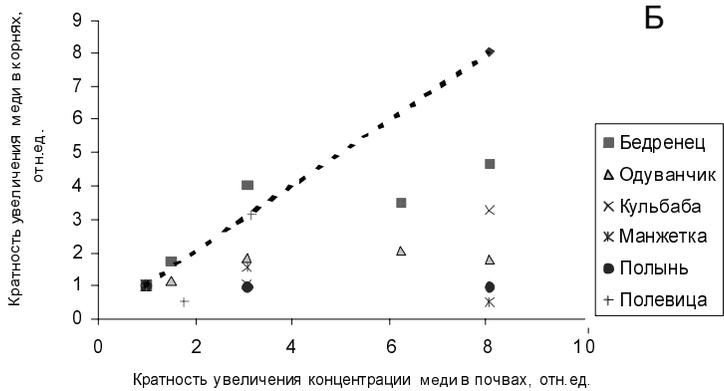
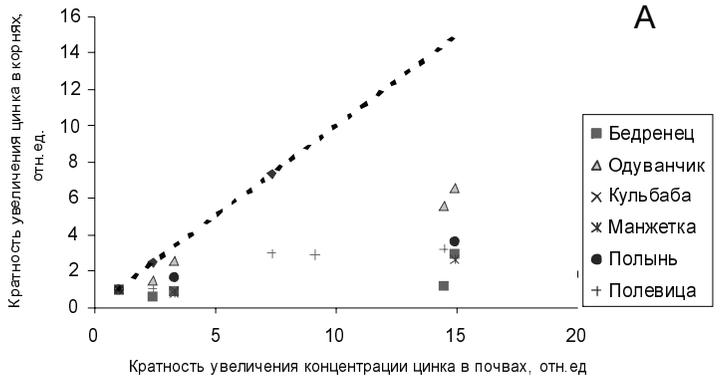


Рис. 2.6. Кратность накопления металлов корневыми системами растений цинка (А), меди (Б) и свинца (В) в градиенте химического загрязнения (Безель, Жуйкова, 2007 в печ.)

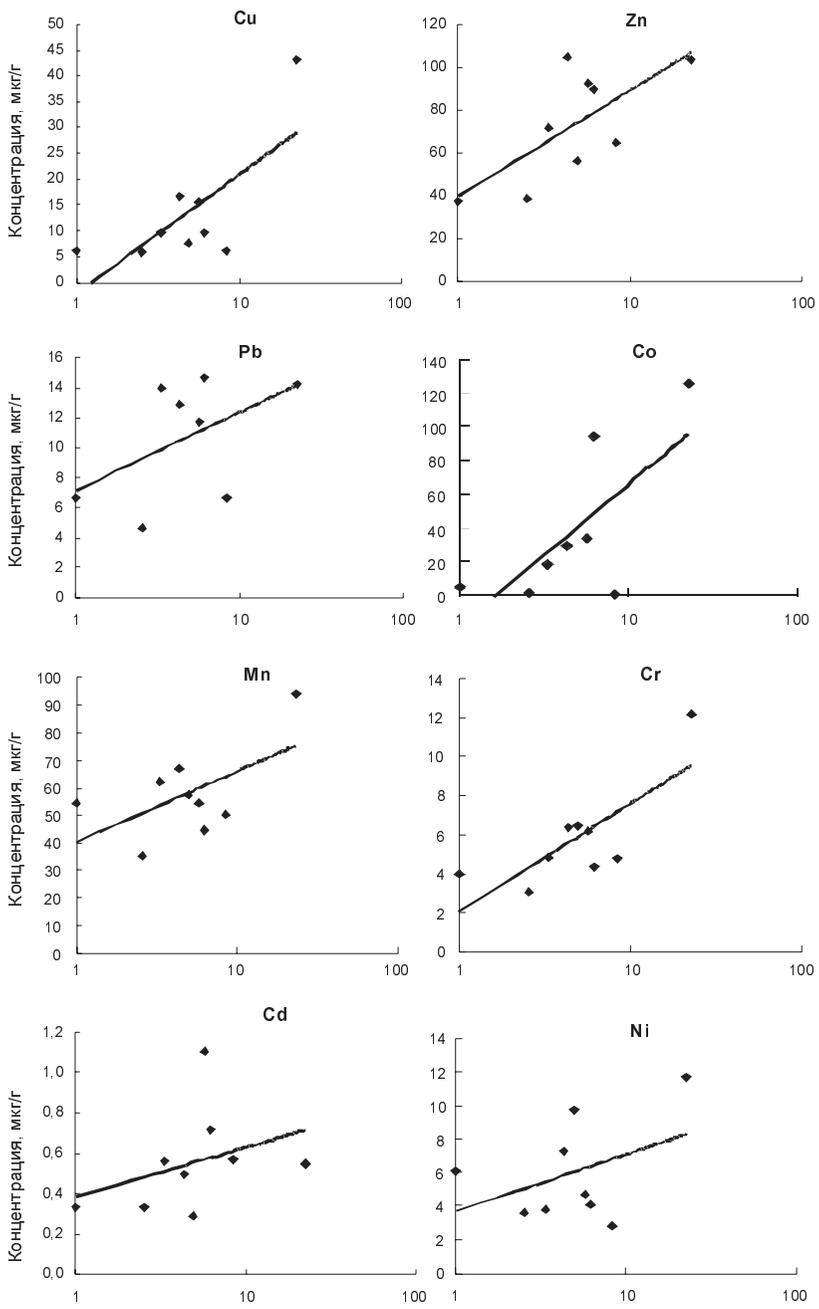
**Средние по всем видам растений
в надземных**

| Участок | Токсическая нагрузка, отн.ед. | Содержание металлов | | |
|-------------------------------|-------------------------------|---------------------|-------------|-----------|
| | | Zn | Cu | Cd |
| с. Покровское | 1 | 37,13±19,36 | 6,18±2,33 | 0,33±0,30 |
| пос. Сухоложский | 2,54 | 38,51±15,73 | 5,94±2,51 | 0,33±0,30 |
| Корабельный мыс | 3,33 | 71,77±40,19 | 9,72±7,49 | 0,56±0,61 |
| Парк им. Бондина | 4,33 | 104,59±56,6 | 16,75±10,45 | 0,50±0,45 |
| гора Долгая | 4,92 | 55,84±7,44 | 7,57±2,47 | 0,29±0,22 |
| Дзержинский район | 5,72 | 92,08±92,50 | 15,47±18,87 | 1,10±1,43 |
| Рудник им. III Интернационала | 6,19 | 89,71±72,50 | 9,68±6,39 | 0,71±0,67 |
| Алапаевская ветка | 8,36 | 64,59±30,65 | 6,17±2,83 | 0,57±0,28 |
| Строгановский отвал | 22,78 | 103,34±81,82 | 42,89±52,50 | 2,01±2,35 |

Табл. 2. 8.

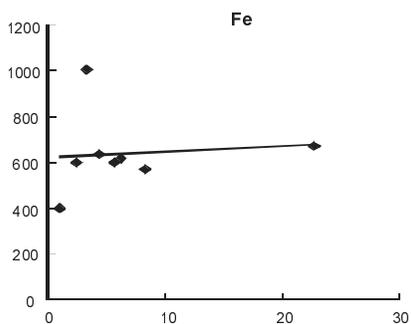
**концентрации химических элементов
органах, мкг/г**

| (среднее. ±ст. откл.), мкг/г | | | | | |
|------------------------------|---------------|-------------|-------------|-------------|----------------|
| Pb | Co | Ni | Mn | Cr | Fe |
| 6,67±5,10 | 4,86±7,60 | 6,05±4,54 | 54,31±37,39 | 3,98±2,51 | 401,84±343,27 |
| 4,59±2,78 | 1,36±0,78 | 3,58±2,84 | 35,34±17,03 | 3,03±1,52 | 599,00±171,54 |
| 13,97±8,55 | 18,43±20,68 | 3,83±1,66 | 62,27±33,50 | 4,81±2,18 | 1007,47±406,10 |
| 12,86±10,49 | 29,24±36,83 | 7,28±8,60 | 66,72±51,85 | 6,36±4,12 | 634,02±288,46 |
| 1,72±1,24 | 0,54±0,58 | 9,72±6,70 | 57,50±32,20 | 6,44±2,51 | 158,89±83,06 |
| 11,75±12,56 | 34,09±31,28 | 4,66±4,63 | 54,20±21,05 | 6,18±6,82 | 599,52±188,60 |
| 14,66±10,06 | 94,51±139,36 | 4,14±3,32 | 44,95±33,14 | 4,32±2,29 | 616,25±398,95 |
| 6,63±2,71 | 1,12±0,86 | 2,80±1,33 | 50,02±42,73 | 4,79±2,36 | 567,74±148,15 |
| 14,21±14,58 | 125,37±219,17 | 11,83±20,21 | 93,92±71,90 | 12,17±12,31 | 675,12±522,68 |



(Рис. 2.7)

Уровень токсической нагрузки, отн.ед.



Уровень токсической нагрузки, отн.ед.

Рис. 2.7. Средние концентрации металлов в надземной биомассе растений

Закономерно, что по мере возрастания токсической нагрузки увеличивается количество всех рассмотренных нами металлов, за исключением железа, уровень которого практически остается неизменным. Отметим, что возрастание содержания элементов в растительности при средних оценках менее выражено, чем увеличение их концентраций в почвах. Например, при 30-кратном росте содержания меди в почвах в надземных частях растений ее накапливается лишь в 7 раз больше, кадмия и свинца — в 6 раз; еще менее накапливаются марганец, хром, никель (примерно в 2–3 раза).

Естественно, что имеет место также избирательное накопление некоторых элементов специфичными видами растительности, в связи с чем происходит смена видового состава, вызванная химическим загрязнением. Об этом речь идет ниже (см.гл. 3.5).

Содержание химических элементов в надземной биомассе контролируется процессами их транспорта из корневой системы. Наличие подобного барьера и его эффективность можно оценить при сравнении аккумулирующей способности корней и вегетативных тканей. Приведенные выше данные свидетельствуют о том, что концентрации металлов в вегетативных частях растений, как правило, меньше, чем в корнях тех же видов. Этот факт говорит о том, что поступающий в корни металл депонируется в них и неполностью транспортируется в надземную часть растения. В качестве примера приведем данные по накоплению цинка полевицей тонкой (рис. 2.8А). Наиболее четко роль корневого барьера проявляется также при накоплении цинка манжеткой обыкновенной и меди — бедренцом камнеломкой. У этих видов с ростом концентрации элементов в корневых тканях их содержание в надземной части практически не увеличивается (рис. 2.8Б и рис. 2.9Б). Возможен и обратный эффект, когда уровень элемента в вегетативных органах выше, чем в корневых. Это касается, например, накопления свинца бедренцом камнеломкой (рис. 2.10) и меди одуванчиком лекарственным (рис. 2.9А).

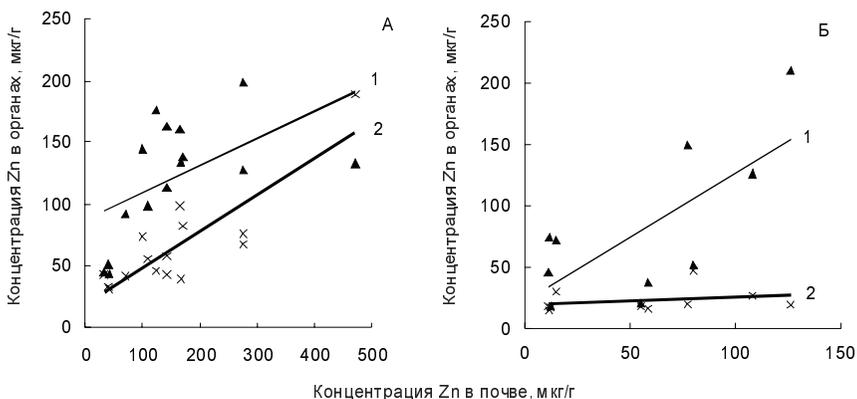


Рис. 2.8. Содержание цинка в корнях (1) и надземной биомассе (2) полевицы тонкой (А) и манжетки обыкновенной (Б) в зависимости от концентрации цинка в почве

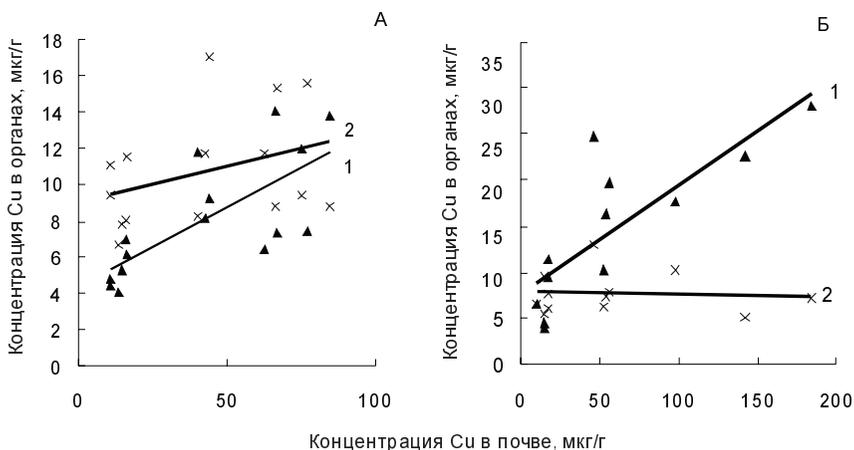


Рис. 2.9. Содержание меди в корнях (1) и наземной биомассе (2) одуванчика лекарственного (А) и бедренца камнеломки (Б)

В ряде случаев можно обнаружить различия в накоплении металлов разными морфологическими формами растений одного вида. На пример, произрастающие на одних и тех же участках морфологические формы *Taraxacum officinale* s.l. (*T. off. f. dahlstedtii* Lindb. fil. и *T. off. f. pectinatiforme* Lindb. fil., «Определитель...», 1994), — четко различаются в генеративной фазе по расщепленности листовой пластинки (Безель и др., 1998а). Первая, более многочисленная в условиях низкого загрязнения почв тяжелыми металлами, накапли-

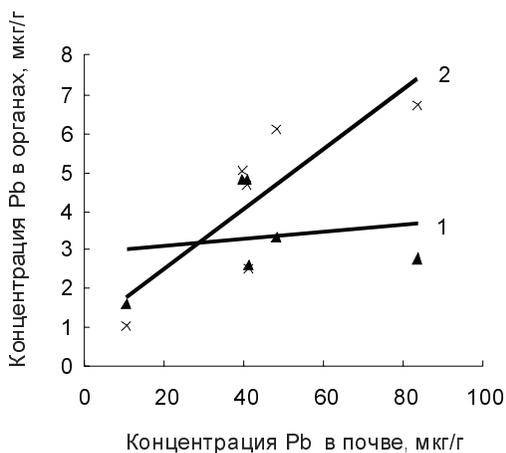


Рис. 2.10. Содержание свинца в корнях (1) и надземной биомассе (2) бедренца камнеломки

вает кадмий и свинец в меньшем количестве, чем вторая. При высоких уровнях загрязнения наблюдали обратный эффект, т.е. средние концентрации металлов у *T. off. f. dahlstedtii* были выше, чем *T. off. f. pectinatiforme*. Для биофильных элементов Zn и Cu достоверной разницы между формами по коэффициентам перехода в надземную массу не обнаружено ((Безель и др., 1998а; Позолотина и др., 2000).

Кластерный анализ содержания металлов в надземной массе был проведен для всех видов растений, произрастающих на шести площадках в градиенте химического загрязнения (пакет Statistica-6). Полученное в результате анализа Евклидово расстояние, объединяющее всю выборку, позволяет делать вывод о степени дифференциации рассматриваемых видов по способностям накопления ими химических элементов. На рис. 2.11 представлен результат кластерного анализа растений с фонового участка (с. Покровское). Дистанция, объединяющая всю выборку по этим признакам, равна 920 отн. ед. Для участка «Рудник» (токсическая нагрузка 6,19 отн.ед) она равна 570 отн. ед. На других участках отмечено закономерное сближение разных видов по их специфике накапливать в наземной фитомассе рассмотренные нами металлы (рис. 2.12).

Результаты статистического анализа показали, что в градиенте химического загрязнения способности к накоплению тяжелых металлов различных видов травянистой растительности сближаются. Отмеченная ограниченность реакции растений на повышенные уровни металлов в почвах, вероятно, отражает некоторое общее закономерное снижение способности фитоценоза реагировать на химический стресс. Вместе с тем это ограничение накопитель-

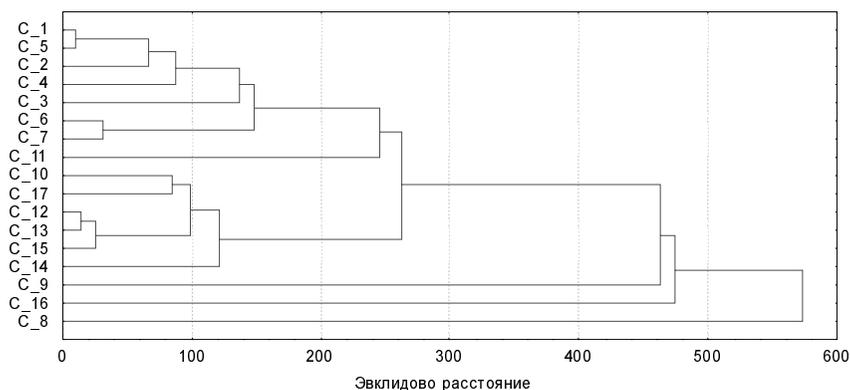
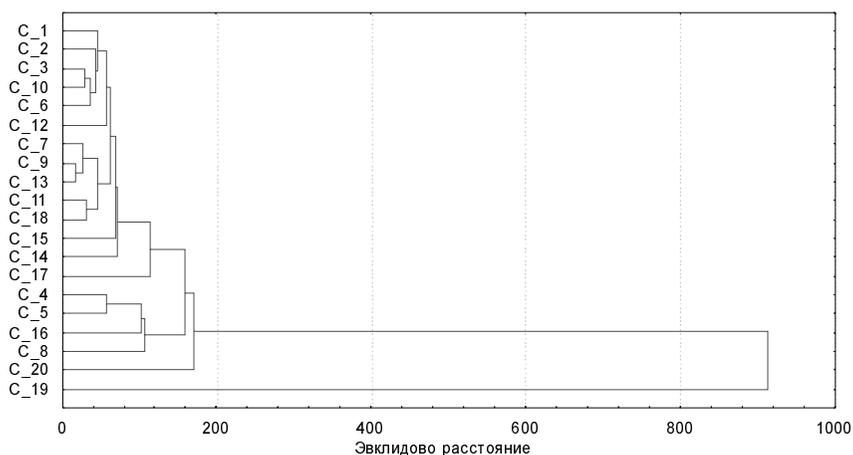


Рис. 2.11. Кластерный анализ содержания металлов в растениях с фонового (А — село Покровское) и загрязненного (Б — поселок Рудник им. III Интернационала) участков.

Фоновый участок: 1 – *Taraxacum officinale* s.l., 2 – *Leontodon autumnalis* L., 3 – *Pimpinella saxifraga* L., 4 – *Alchemilla vulgaris* L., 5 – *Artemisia vulgaris* L., 6 – *Trifolium pratense* L., 7 – *Achillea millefolium* L., 8 – *Potentilla anserina* L., 9 – *Lathyrus pratensis* L., 10 – *Plantago maior* L., 11 – *Poaceae*, 12 – *Trifolium repens* L., 13 – *Trifolium pratense* L., 14 – *Vicia cracca*, 15 – *Ranunculus acris* L., 16 – *Euphrasia brevipila* Burn., 17 – *Tanacetum vulgare* L., 18 – *Equisetum arvense*, 19 – *Leucanthemum vulgare* Lam., 20 – *Plantago media* L.

Загрязненный участок: 1 – *Pimpinella saxifraga* L., 2 – *Taraxacum officinale* s.l., 3 – *Leontodon autumnalis* L., 4 – *Alchemilla vulgaris* L., 5 – *Artemisia vulgaris* L., 6 – *Carum carvi* L., 7 – *Poaceae*, 8 – *Ranunculus acris* L., 9 – *Plantago maior* L., 10 – *Achillea millefolium* L., 11 – *Veronica chamaedrys* L., 12 – *Trifolium pratense* L., 13 – *Trifolium repens* L., 14 – *Cerastium holosteoides* Fries., 15 – *Leontodon autumnalis* L., 16 – *Geranium pratense* L., 17 – *Tussilago farfara* L.

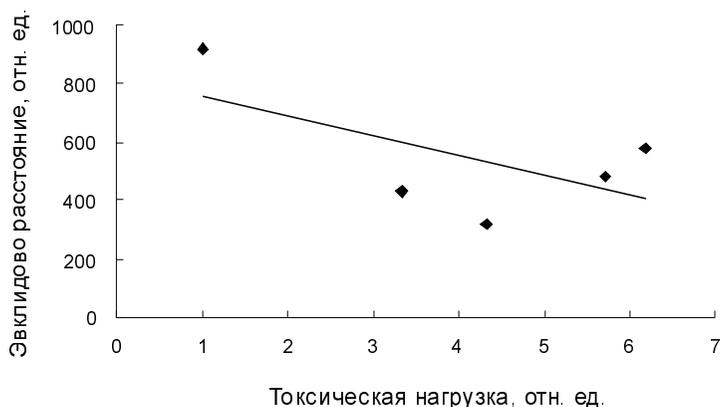


Рис. 2.12. Динамика дистанции (Эвклидово расстояние), объединяющей выборки растений различных участков (по всем видам)

ных возможностей растительного сообщества неизбежно должно отразиться на интенсивности вовлечения химических элементов в биогенные циклы, о чем речь пойдет ниже.

2.2.3. Аккумуляция тяжелых металлов птицами

Способность птиц накапливать тяжелые металлы в организме дала основание использовать их в качестве биоиндикаторов загрязнения среды металлами.

Химические свойства элементов определяют форму их аккумуляции в организме, особенности метаболизма и органы преимущественного накопления. Многие элементы концентрируются в органах выведения — печени и почках (Cu, Cd, Pb, Hg, Co, Mn, As). Ряд остеотропных металлов накапливается в костной ткани (Pb, Zn, Al, Mn). Органические соединения ртути депонируются в жировой ткани, мозге и мышцах (метил — и диметилртуть). В перьевом покрове накапливаются Zn, Cr, Cu, Ni, Hg (Лебедева, 1999; Лебедева, Соколов, 1999; Добровольская, 2002; Scheuhammer, 1987).

У птиц, обитающих на загрязненных территориях, содержание тяжелых металлов в организме коррелирует с их концентрацией во внешней среде. Это показано, в частности, для мухоловки-пеструшки и синиц (Бельский и др., 1995б; Sawicka-Kapusta et al., 1986; Nyholm, 1994, 1995), полевых воробьев (Pinowska et al., 1981), мохноногого сыча (Hornfeldt, Nyholm, 1996), серой куропатки (Wojcik, 1980) и др. Концентрация свинца в скелете взрослых диких птиц, превышающая 5 мкг/г, свидетельствует о загрязненности среды их обитания этим металлом (Scheuhammer, 1989).

Закономерности накопления тяжелых металлов в организме зависят от их химических свойств и физиологической роли. Выявлены положительные

корреляции между концентрациями свинца, кадмия, ртути, мышьяка, а также в ряде случаев меди в окружающей среде и организме (Wojcik, 1980; Nyholm, 1994, 1995; Бельский и др., 1995а; Sawicka-Kapusta et al., 1986; Dmowski, Karolewski, 1979 и др.). В то же время тесные взаимосвязи между концентрациями цинка, железа в организмах птиц и окружающей среде отсутствуют, что, вероятно, связано с гомеостатическими механизмами (Sawicka-Kapusta et al., 1986; Nyholm, 1994, 1995; Бельский, Безель, 2004; Бельский и др., 2005).

В качестве примера приведем уровни подвижных форм некоторых металлов в почвах и их концентрации в тканях птенцов (табл.2.9). Содержание металлов в печени птенцов мухоловки-пеструшки изменяется в градиенте токсической нагрузки аналогично их уровням в почве, однако кратность изменения этих показателей у птиц меньше, чем в почве: свинца — в 3.9 раза, кадмия — в 2.6 раза, меди и цинка — в 1.3 и 1.6 раза соответственно (Бельский и др. 2005).. Это связано со снижением концентраций ряда металлов в процессе их миграции по пищевым цепям, а также с наличием в организме животных механизмов регуляции физиологически значимых элементов (среди названных металлов — медь и цинк). Аналогичные различия в накоплении в печени птенцов мухоловки-пеструшки мышьяка, кадмия, ртути и свинца, с одной стороны, и меди и цинка, с другой, отмечены в окрестностях металлургического завода в Швеции (Nyholm, 1995).

Видовая специфика накопления тяжелых металлов в тканях и органах птиц определяется структурой рациона, положением вида в трофической цепи, способом и местом кормодобывания, особенностями метаболизма. Так, концентрация Cd у растительноядных птиц на один-два порядка выше, чем у хищных и всеядных. Из растительноядных Франк (Frank, 1986) отмечает наиболее высокие концентрации Cd у глухаря (почки — 43 мкг/г, печень — 4,4 мкг/г сырого вещества) и лебеда — шипуна (почки до 42 мкг/г, печень — 12 мкг/г). Концентрации мышьяка в организмах хищных и рыбоядных птиц больше по сравнению с фитофагами, полифагами и энтомофагами (Лебедева, 1999). Максимальные концентрации ртути обнаружены в перьях хищных птиц, питающихся позвоночными животными, в меньшей степени — у рыбоядных видов (Delbeke et al., 1984). Накопление свинца в скелете интенсивнее протекает у мелких видов по сравнению с крупными, у наземных — по сравнению с водными (Лебедева, 1999).

Роль пищевых рационов отмечена нами и у птиц-дуплогнездников, обитающих в градиенте загрязнения среды тяжелыми металлами (Безель, Бельский, 1994; Бельский и др. 1995а,б). Известно, что большая синица — частично оседлый вид, многие особи зимуют в районе гнездования. Мухоловка-пеструшка — типичный перелетный вид. Отличаются и места сбора корма. Если большая синица собирает корм в кронах деревьев (основная доля в корме представлена гусеницами чешуекрылых), то мухоловка-пеструшка более универсальна: состав ее корма весьма разнообразен и часто зависит от характера биотопа. Отмечено, что в их рацион входят жесткокрылые и двукрылые насекомые, среди которых много вторичных консументов, содержащих большие количества металлов, чем чешуекрылые — первичные консументы (Покаржевский, 1985). Несмотря на то, что оба вида птиц насекомоядные, повы-

Концентрации металлов в почве (подвижные формы) и печени птенцов мухоловки-пеструшки в разных зонах загрязнения (Безель и др., 2004а; Бельский и др., 1995; 2005), мкг/г воздушно-сухой массы

| Субстрат | Металл | Зона токсической нагрузки | | |
|----------------|--------|---------------------------|----------------|------------------|
| | | фоновая | буферная | импактная |
| Почва | Pb | 67.3 ± 4.9 | 283.2 ± 14.1** | 639.1 ± 43.2** |
| | Cd | 2.0 ± 0.2 | 8.0 ± 0.8** | 6.5 ± 0.4** |
| | Cu | 86.9 ± 7.6 | 862.4 ± 63.9** | 3769.6 ± 151.9** |
| | Zn | 135.2 ± 18.3 | 366.0 ± 34.2** | 241.8 ± 11.8** |
| <i>n</i> | | 32 | 42 | 47 |
| Печень птенцов | Pb | 5.5 ± 0.9 | 10.1 ± 1.7* | 21.7 ± 2.8** |
| | Cd | 1.0 ± 0.1 | 1.0 ± 0.1 | 2.6 ± 0.3** |
| | Cu | 16.1 ± 1.0 | 14.9 ± 1.3 | 20.2 ± 2.2 |
| | Zn | 92.5 ± 6.2 | 125.8 ± 11.0* | 145.3 ± 8.8** |
| <i>n</i> | | 31 | 27 | 22 |

* Отличия от фонового показателя достоверны при $p < 0.05$.

** $p < 0.001$.

шенные уровни металлов у мухоловки-пеструшки могут быть обусловлены большей долей в их рационах крупных насекомых с жестким хитиновым покровом, причем видовые различия возрастают по мере увеличения степени загрязненности среды обитания (Безель, 1987).

Несмотря на очевидное значение состава пищевых рационов в формировании токсической нагрузки, имеются данные о роли в этом процессе систематического положения птиц. Е.В. Добровольская (2002) в оперении птиц выделяет две группы микроэлементов: сопряженные (медь, цинк, марганец, никель и кобальт) и несопряженные (хром, ванадий, титан, молибден, железо, серебро). Для каждого таксона характерна группа элементов, содержание которых в перьях отражает систематическое положение птиц.

Другие исследователи (Лебедева, Соколов, 1999) показали, что, если уровни марганца, цинка, меди, железа в костях птиц Эфиопии не связаны с видовой принадлежностью, то накопление алюминия в тех же тканях видоспецифично.

Физиологические особенности обуславливают половую специфику аккумуляции тяжелых металлов в организме и чувствительности к их токсическому действию. Накопление свинца выше у самок сизого голубя и американской пустельги по сравнению с самцами (Hutton, Goodman, 1980; Drash et al., 1987; Pattee, 1984). Это связано с более выраженной аккумуляцией кальция и других остеотропных элементов в организме самок перед яйцекладкой.

Для неостеотропных элементов половая специфика накопления не характерна (вяхирь, кваква, чайка-хохотунья, утиные) либо противоположна у разных видов. Так, у самок американской черной утки концентрация кадмия в печени ниже, чем у самцов, а у кряквы и морской чернети — наоборот (Пушкарь и др., 1991). В перьях воротничкового рябчика *Bonasa umbellus* не выявлено зависимости накопления Cu, Ni и Fe от пола и возраста птиц (Rose, Parker, 1982).

Особенности метаболизма определяют и возрастную специфику накопления тяжелых металлов в организме птиц. В период интенсивного роста тела и минерализации скелета происходит быстрое накопление металлов в организме молодых птиц. С возрастом поступление и выведение элементов из организма приходят к равновесию. Таким образом, в целом исходно низкие концентрации тяжелых металлов, присущие организму птенцов, с возрастом увеличиваются. Наиболее ярко это выражено для остеотропных элементов, депо которых — скелет — окончательно формируется и насыщается минеральными веществами лишь у взрослых особей. Увеличение с возрастом концентраций Pb и Cd в перьях отмечено у сорок, но в оперении молодых выше уровни Zn, Cu, Fe (Kooiker, 1986). В печени и почках молодых белых куропаток Cd быстро накапливается в течение первой зимы, а затем, после достижения порогового уровня, его аккумуляция прекращается (Pedersen, Myklebust, 1991).

Концентрации тяжелых металлов в яйцах птиц коррелируют с их содержанием в организмах самок. Однако количество металлов, поступающих в яйца, значительно ниже их аккумуляции в печени и почках. Это же отмечено нами для большой синицы в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода. При увеличении содержания свинца в рационе птиц импактной зоны по сравнению с фоновой в 5,6 раза концентрация этого элемента в скорлупе изменяется лишь в 1,2 раза, меди — соответственно в 6,5 и 2 раза. Очевидно, существуют физиологические механизмы, ограничивающие поступление тяжелых металлов в репродуктивные органы (Бельский и др., 1995а; Sawicka-Kapusta et al., 1986).

2.2.4. Особенности накопления металлов млекопитающими

Многочисленные исследования химического состава органов и тканей млекопитающих выявили видовую специфичность аккумуляции микроэлементов. Эти различия, например, для мелких млекопитающих проявляются по мере увеличения содержания тяжелых металлов в окружающей среде (Getz et al., 1977; Мухачева, Безель, 1995; и др.) В то же время очевидно, что эти уровни аккумуляции зависят от экологии вида и, прежде всего, от состава пищевых рационов. Так, полевки рода *Microtus* (чаще всего серая и пашенная) являются типичными зеленоядными зверьками. В придорожных экосистемах у этих животных наблюдаются более высокие концентрации свинца, чем у типичных зерноядных видов (например, у лесных мышей; Jefferies, French, 1972). Полевки рода *Clethrionomys* (чаще всего рыжая и красная), обладающие смешанным рационом, включающим веточный корм и частично

насекомых, по данным тех же авторов, имеют промежуточные уровни аккумуляции тяжелых металлов в органах и тканях.

Другие авторы (Smith, Rongstad, 1982) при сопоставлении участков с повышенными уровнями некоторых тяжелых металлов (цинк, медь, кадмий, свинец, ртуть, мышьяк и др.) и контрольных выявили противоположные тенденции. Так, пенсильванская полевка аккумулирует в органах и тканях более низкие содержания этих элементов, чем хомячки, потребляющие, кроме растительности, беспозвоночных. Наши исследования (Безель и др., 1984, 1985, 1986 б) показали, что концентрации свинца и цинка у красных и рыжих полевок в фоновых условиях (экосистемы южной тайги) выше чем у серых. В то же время Робертс и Джонсон наблюдали сопоставимые концентрации свинца у рыжих и пашенных полевок, обитающих на отвалах шахт (Roberts, Johnson, 1978). Лесные мыши в этих условиях аккумулировали в своем теле несколько меньшие концентрации тяжелых металлов.

Казалось бы, роль рационов можно установить при сравнении фитофагов (разные виды полевок и мышей) с типичными плотоядными видами (бурозубки). Однако и в этом случае отсутствует четкая закономерность: бурозубки накапливают меньшие количества свинца, чем полевки и лесные мыши (Roberts, Johnson, 1978). С другой стороны, зеленоядные пашенные полевки, зерноядные лесные мыши и бурозубки, в условиях совместного обитания показали различия в аккумуляции меди и кадмия (Hunter et al. 1987): в рационах бурозубки обыкновенной содержится в 3 раза больше меди и в 12 раз больше кадмия, чем у пашенной полевки. Меньше всего металлов с пищей потребляла лесная мышь. Содержание никеля, кобальта и хрома в печени бурозубок было выше, чем у рыжей полевки, обитающей в районе естественной геохимической аномалии (Михеева и др., 2002, 2006).

В то же время достоверные различия для этих групп животных не выявлены или даже получены обратные тенденции. Например, для мелких млекопитающих, обитающих вдоль дорог (Getz et al., 1977). Отсутствие четкой зависимости, вероятно, связано с особенностями экологии бурозубок, рационы у которых могут широко варьировать по составу потребляемого корма.

Уровни поступления химических элементов в организмы мелких млекопитающих. Мелкие млекопитающие-фитофаги в силу высокой экологической пластичности обладают широким кормовым спектром, включающим вегетативные части травянистых растений, семена, почки и кору кустарников, лишайники, грибы и т.д. Кроме того, активное пространственное перемещение животных в условиях мозаичности среды обитания (Лукиянов, 1999; Мухачева, Лукиянов, 1997) и пространственной гетерогенности полей загрязнения затрудняют реальную оценку токсической нагрузки, испытываемой популяцией в этих условиях.

Уровни поступления химических элементов в организмы животных определяются следующими факторами: объемом пищевого рациона, его структурой, а в условиях химического загрязнения среды — содержанием в нем токсикантов. Объем и состав рациона зависят от энергетических потребностей животных, которые в свою очередь определяются принадлежностью зверьков разным функционально-возрастным группировкам популяции.

Вместе с тем состав рационов зависит не только от сезонности, но и от биотической специфики местообитаний, в том числе от степени их химической деградации. Сложное сочетание перечисленных факторов делает нереальной прямую оценку уровней поступления химических элементов в организмы животных, основанную на их содержании в объектах природной среды.

Учитывая это, мы использовали данные о количестве химических элементов, содержащихся в желудочно-кишечном тракте животных. При этом интегрируется влияние на рационы перечисленных выше факторов. В этом случае возможно определение роли абиотических и биотических условий в формировании токсической нагрузки на мелких млекопитающих, обитающих в градиенте химического загрязнения среды обитания.

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа концентраций металлов в содержимом желудков представителей симпатрических популяций четыре родов мелких млекопитающих в градиенте химического загрязнения показали, что потребление элементов с кормом достоверно выше ($p < 0.001$) у зверьков с загрязненных участков в сравнении с фоном (Мухачева, 2004 а). Средние концентрации металлов в рационах зверьков приведены в табл. 2.10.

Отдельно была рассмотрена сезонная динамика концентраций химических элементов в содержимом желудков рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780), являющихся в условиях подзоны южной тайги доминантным видом мелких млекопитающих (Мухачева, Безель, 2007 в печ.). Поскольку существенных различий рациона у зверьков этого вида, принадлежащих к разным половым и возрастным группам, не отмечено (Европейская рыжая полевка, 1981; Hansson, 1991, 1992), то анализировали объединенные выборки животных независимо от их демографической принадлежности.

На фоновом участке концентрации всех изученных элементов в кормовых объектах остаются практически неизменными на протяжении всего бесснежного периода, отражая постоянство микроэлементного состава фоновой растительности. Четко выраженная сезонная зависимость отмечена на загрязненных участках: максимальные концентрации были зарегистрированы в весенний период, к осени их содержание снижалось. На рис. 2.13 в качестве примера показана такая зависимость для свинца. В рационах зверьков на импактном участке в непосредственной близости от факела эмиссии (1 км) концентрация этого элемента к осени уменьшается в 5.5 раза, меди — в 4.3, цинка — в 2.4. В меньшей степени выражено влияние сезонности на содержание в рационе кадмия. Можно предположить, что повышенные весенние уровни тяжелых металлов обусловлены дополнительным загрязнением почвы и растительности талыми водами, аккумулирующими атмосферные выпадения за весь зимний период, и структурой рациона, так как в этот период основная его доля приходится на мхи и лишайники, семена древесных пород прошлогоднего урожая, а также почки деревьев и кустарников (Европейская рыжая полевка, 1981). При установленной идентичности состава пищевых рационов у животных различных функционально-возрастных групп уровни поступления в их организмы химических элементов определяются преимущественно объемом потребляемой пищи.

**Средние концентрации металлов в рационах четырех родов мелких
млекопитающих на фоновых участках и в зонах химического
загрязнения (Мухачева, 1998; Мухачева, 2004а)**

| Род | Расстояние от источника эмиссии, км | Средние концентрации металла, мкг/г.сух веса | | | |
|----------------------|---|--|------|--------|--------|
| | | Pb | Cd | Cu | Zn |
| <i>Apodemus</i> | 1 | 19.61 | 2.03 | 78.03 | 151.84 |
| | 2 | 19.71 | 1.95 | 88.19 | 140.99 |
| | 4 | 9.90 | 0.71 | 40.77 | 90.02 |
| | 20 | 3.86 | 0.58 | 13.63 | 69.45 |
| <i>Clethrionomys</i> | 1 | 73.29 | 5.02 | 271.70 | 241.19 |
| | 2 | 54.23 | 6.88 | 197.35 | 214.43 |
| | 4 | 39.20 | 3.72 | 140.76 | 195.79 |
| | 20 | 10.47 | 1.65 | 20.69 | 100.51 |
| <i>Microtus</i> | 1 | 13.84 | 0.72 | 52.01 | 144.90 |
| | 2 | 148.46 | 5.17 | 398.77 | 280.52 |
| | 4 | 27.44 | 2.27 | 95.86 | 171.02 |
| | 20 | 13.49 | 1.20 | 24.96 | 118.75 |
| <i>Sorex</i> | 1 | - | - | - | - |
| | 2 | 22.28 | 4.22 | 37.85 | 131.90 |
| | 4 | 10.60 | 5.43 | 74.91 | 191.49 |
| | 20 | 8.85 | 9.14 | 14.65 | 169.55 |

Известно, что энергетические потребности зверьков и, следовательно, объем потребляемого корма зависят от их физиологического состояния. По нашим данным (Мухачева, Безель, 2007), минимальный уровень наполнения желудков отмечен у неполовозрелых сеголеток обоих полов, максимальный средний вес порции корма зарегистрирован в группе лактирующих самок. Так, в июле он составлял 2,3 г, превышая аналогичный показатель у неразмножающихся самок более чем в 2 раза; у беременных самок такое превышение достигало 50 %. Это согласуется с данными других авторов, согласно которым потребление энергии в период беременности возрастает на 25%, при лактации — примерно в 2 раза (Кузнецов, Михайлин, 1985).

Согласно литературным данным интенсивность питания молодых животных выше, чем у взрослых. Прибылые рыжие полевки по отношению к весу тела потребляют в 1,5 раза больше корма, чем взрослые. Такая закономерность объясняется относительно большими величинами поверхности желудочно-кишечного тракта у молодых животных и более высокими энергетическими потребностями растущего организма (Абату-

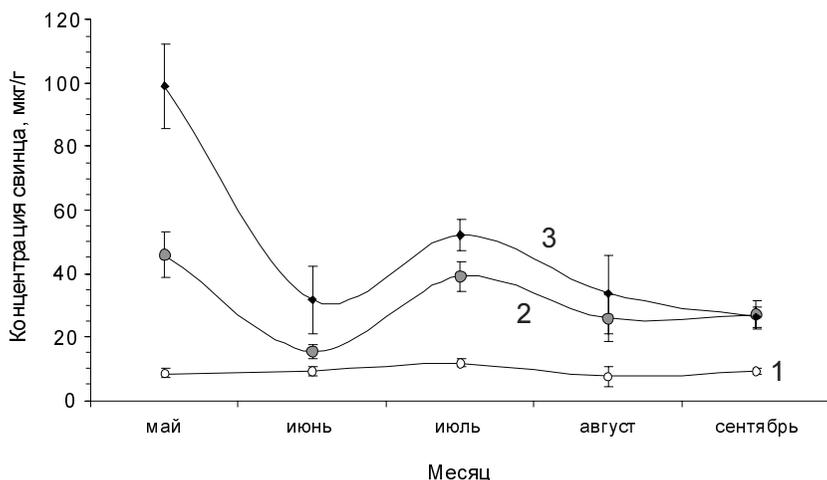


Рис. 2.13. Сезонная динамика концентрации свинца в рационе особей рыжей полевки в фоновой (1), буферной (2), импактной (3) зонах химического загрязнения среды обитания (Мухачева, Безель, 2007 в печ.)

ров и др., 1982; Дольник, 1982). Если речь идет об абсолютной наполненности желудков, то, по нашим данным, у ювенильных самцов этот показатель лишь на 25-30% ниже, чем у особей старшего возраста. Трехфакторный дисперсионный анализ показал, что на относительное наполнение желудка существенное влияние оказывают пол зверьков ($df=1$; $F=22.03$; $P < 0.001$) и их возраст ($df=2$; $F=3.36$; $P < 0.05$).

Важно было оценить, каким образом градиент химического загрязнения среды влияет на объем потребляемого корма различными группами животных. В ряде случаев отмечено снижение потребления пищи полевками, обитающими в условиях естественного пессимума на северных границах ареала (Кузнецов, Михайлин, 1985), а также в районах нефтегазовых разработок (Наумова и др., 1999). Причиной могут быть значительные изменения в структуре слизистой пищеварительного тракта и нарушения в функционировании симбиоценозов, а также связанное с этим замедление продвижения пищи по желудочно-кишечному тракту. Аналогичные данные получены у мышевидных грызунов, обитающих в условиях химического загрязнения среды (Непомнящих и др., 1996).

В нашем случае лишь в год высокой численности рыжей полевки отмечено закономерное, примерно на 20%, снижение индекса наполнения желудка при увеличении суммарной токсической нагрузки ($df=3$; $F=4.25$; $P < 0.01$). В другие годы индекс наполненности желудка в пересчете на сухой вес изменялся незначительно: у прибылых самцов на различных участках он варьировал от 1.4 до 1.8 %, для перезимовавших зверьков — от 1.2 до 1.6%. Дисперси-

онный анализ многолетних данных по наполненности желудка показал отсутствие значимого влияния на этот показатель участков, выделяемых нами в градиенте химического загрязнения ($df=3$; $F=1.19$; $p=0.31$).

На рис. 2.14 представлена зависимость среднего суточного поступления металлов в организмы рыжих полевок при различном их содержании в рационах.

Следует отметить, что средние концентрации металлов в рационах не могут в полной мере отражать уровень токсической нагрузки на зверьков в разных зонах обитания. В качестве примера на рис. 2.15 представлено распределение суточного поступления кадмия в организмы рыжих полевок, обитающих в зонах с различным уровнем загрязнения (Мухачева, Безель, 2004).

Поступление металла с рационом может быть рассчитан по суточному объему потребляемого корма (Абатуров и др.1982; Европейская рыжая полевка, 1981) и концентрации в нем элемента.

Более высокая вариабельность суточного поступления металлов, очевидно, отражает отмеченную ранее высокую мозаичность полей загрязнения на импактных территориях. Наличие в выборках с импактной территории повышенной доли зверьков с высоким уровнем металлов в рационе свидетельствует о том, что популяция подвержена более высокой токсической нагрузке, чем это следует из простого сравнения средних концентраций металлов в содержимом ЖКТ.

В качестве граничных значений содержания элементов в ЖКТ можно использовать 95%-ный доверительный интервал фоновых концентраций со-

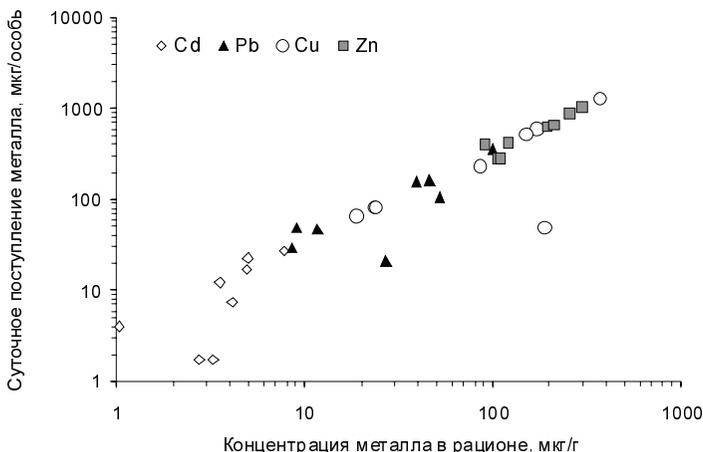


Рис. 2.14 Суточное поступление металлов в организм перезимовавших особей рыжей полевки с кормом в зависимости от уровня металлов в рационах (Мухачева, Безель, 2007).

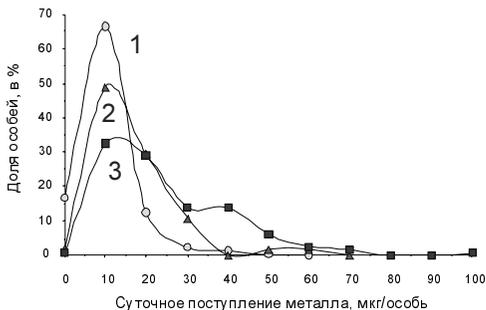


Рис. 2.15 Суточное поступление кадмия в организмы рыжих полевок в фоновой (1), буферной (2) и импактной (3) зонах с различной токсической нагрузкой

ответствующих металлов в рационах зверьков, отловленных в «чистой» зоне. В этом случае на фоновой территории лишь 5 % зверьков употребляют в пищу корм, в котором содержание анализируемых металлов превышает пограничные значения (Рис. 2.16). На буферных участках таких зверьков от 15 до 30 %. В рационе подавляющего большинства рыжих полевок, населяющих импактную зону, пищевые объекты содержат больше меди (более 90 %), примерно у половины зверьков отмечено превышение по свинцу, а более чем у трети — по кадмию и цинку (Мухачева, 2005)..

Анализ микроэлементного состава рационов показал, что у млекопитающих различных трофических групп он различен (табл.2.5). Выше отмечалось, что в условиях химического загрязнения среды пищевые объекты животных, прежде всего фитофагов, обогащены химическими элементами — загрязнителями (Безель и др. 2007). У полевок возросло поступление в ЖКТ как физиологически значимых элементов (Zn, Cu, Fe), так и элементов, которые могут рассматриваться в качестве типичных токсикантов (Ti, V, Cd, Pb, As, Co, Cr). Концентрации Fe превышают фоновые в 10 раз и более (рис. 2.17А).

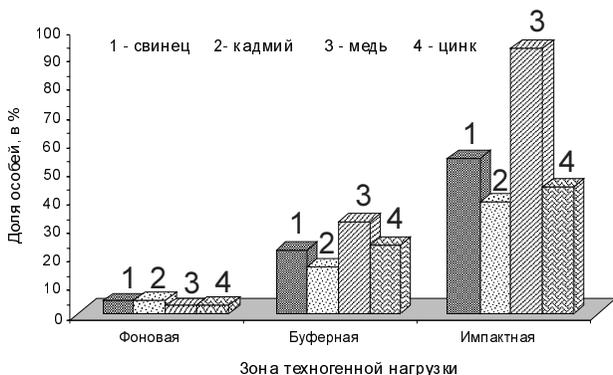


Рис. 2.16. Доля особей, использующих в пищу корм с содержанием металлов, превышающим критический уровень

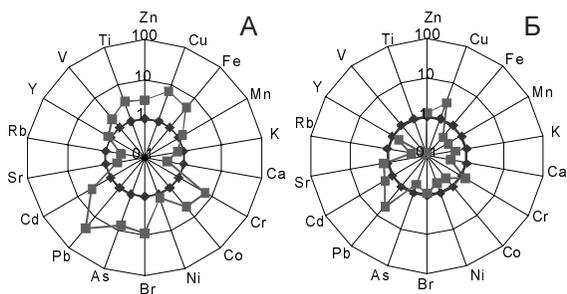


Рис. 2.17 Изменение элементного состава рационов рыжей полевки (А) и средней буроzubки (Б) на загрязненной территории (данные нормированы к содержанию элементов на фоновой территории)

Характерно, что минеральный состав рационов буроzubок на загрязненной территории тоже изменился. Содержание большинства химических элементов снизилось по сравнению с фоновым (рис. 2.17-Б). Увеличились лишь концентрации основных загрязнителей Cd, Pb и Cu. Частичное «очищение» рациона этих животных может быть объяснено изменением состава пищевых объектов, среди которых на загрязненных участках сохраняются виды беспозвоночных, с пониженной способностью к накоплению микроэлементов.

Уровни микроэлементов в организмах животных. Концентрации химических элементов, определяемые нами в содержимом ЖКТ, отражают оперативную, разовую экотоксикологическую ситуацию. Если иметь в виду длительное накопление элементов в депонирующих средах животных (например, свинца — в костных структурах или кадмия — в почках и печени), то в условиях пространственного перемещения зверьков и мозаичности полей загрязнения наши оценки могут не полностью соответствовать пролонгированному во времени и пространстве составу пищевых рационов. В этой связи следует оценить, в какой мере уровень химических элементов в рационе определяет их накопление в организмах животных, т.е. соответствует реальным, токсическим нагрузкам.

В качестве примера мы рассмотрели содержание в скелете свинца — элемента, отражающего длительное накопление токсиканта в организме животных. Для выяснения специфики его аккумуляции в органах различных видов мелких млекопитающих мы проанализировали материалы ряда авторов (Getz et al., 1977; Jefferie, French 1977; Quarles et al. 1974; Roberts, Johnson, 1978; Roberts et al. 1978; Williamson, Evans, 1972). Из рис. 2.18 следует, что у всех видов мелких млекопитающих при увеличении содержания металла в растительности отмечена повышенная аккумуляция свинца в скелете. Поскольку в анализируемых выше работах речь идет о различных уровнях элемента во внешней среде, то средние концентрации в теле зверьков разных видов были выражены относительно его содержания у полевок рода *Microtus*, в каждом случае принятого равным 1.0 (рис. 2.19; Безель и др., 1986). Согласно этим данным, нет основания говорить о каком-либо избирательном накоплении

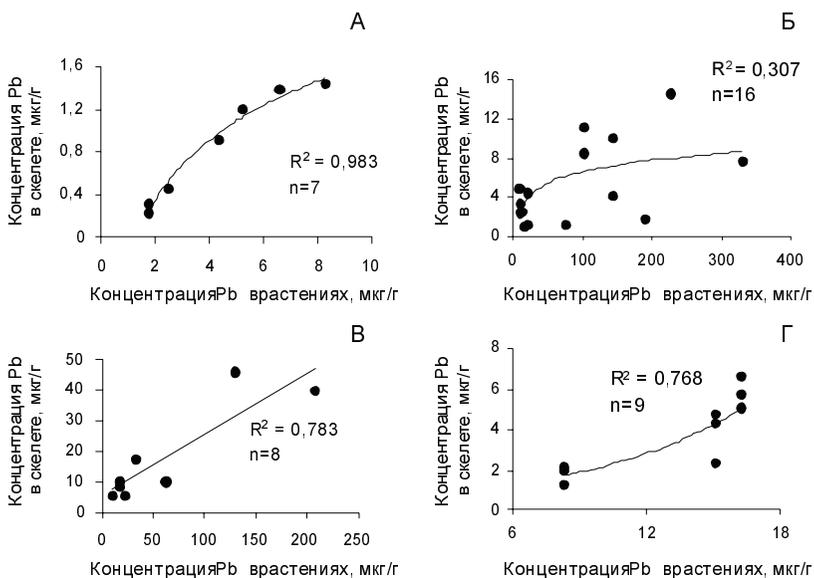


Рис. 2.18. Взаимосвязь между концентрациями свинца в растениях и его аккумуляцией в скелете животных:

А – красная полевка (Безель и др., 1984; 1985); Б – лесная мышь (Roberts, Johnson, 1978); В – пашенная полевка (Roberts et al., 1978); Г – рыжая полевка (Мухачева, Безель, 1995)

свинца полевками рода *Clethrionomys* и даже плотоядными бурозубками. Лишь у мышей рода *Apodemus*, являющихся типичными зерноядными животными, его концентрация в скелете была на 40% ниже. Полученные данные хорошо согласуются с концентрациями этого элемента в кормовых объектах: в плодах и зернах уровни свинца были ниже, чем в стеблях и листьях (Безель, Бельский, 2004).

Выше мы подчеркивали, что определяющим в накоплении млекопитающими химических элементов является не их содержание в растениях, а уровень поступления в организм.

Поскольку обменные процессы, прежде всего энергетические, у мелких млекопитающих обеспечиваются за счет пищевых рационов, то и поступление тяжелых металлов в организмы зверьков должно коррелировать с уровнем энергетических затрат. С этих позиций обнаруженные повышенные уровни свинца в скелете самок всех возрастных групп, вероятно, отражают их общие, более высокие энергетические затраты, связанные с участием в размножении. Аналогичные повышенные уровни свинца в скелете и кадмия в печени самок рыжих и красных полевков показаны рядом авторов (Безель, 1987; Quarles et al, 1974; Johnson et al., 1991). Отмечена также повышенная

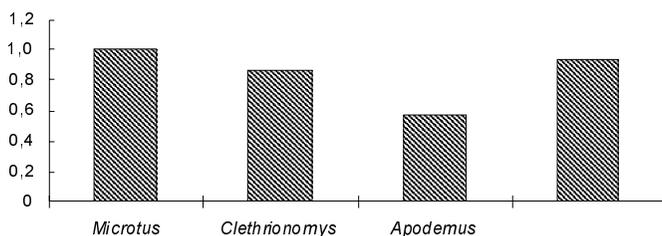


Рис. 2.19. Специфичность аккумуляции свинца в скелете мелких млекопитающих на химически загрязненных территориях, отн. ед.

аккумуляция железа, марганца, никеля самками азиатской мыши (Литвинчук, 1984). Возможно, что более низкая интенсивность аккумуляции перечисленных элементов у самцов, объясняется еще и спецификой их территориального поведения. В отличие от самок, ведущих преимущественно оседлый образ жизни, особенно в период беременности и выкармливания потомства, самцы активно перемещаются по территории. Это значит, что в выборках животных, отловленных на загрязненных территориях, могут присутствовать самцы-мигранты со смежных менее загрязненных участков, что естественно, снижает средние концентрации элемента в выборках самцов.

Роль пищевых рационов можно проиллюстрировать, сравнивая микроэлементный состав печени животных, принадлежащих к различным трофическим уровням (рыжей полевки и обыкновенной бурозубки). Анализ показал, что наличие в рационе полевок на загрязненных зонах повышенного содержания таких элементов, как Cd, Pb, As, Br, Co, Cr, обуславливает рост их концентраций в тканях этого органа. Вместе с тем повышенные уровни в рационе Zn, Cu, Fe не ведут к существенному увеличению их содержания в печени (рис. 2.20А), что свидетельствует о наличии упомянутого выше барьера, регулирующего поступление этих физиологически значимых элементов во внутренние органы. Аналогичное сравнение состава рационов и содержания элементов в тканях печени бурозубок на загрязненных территориях показало, что типичные загрязнители среды (Pb и Cd) способны накапливаться в органе (рис. 2.20Б). При этом возросший уровень ванадия в печени бурозубок не понятен, поскольку его содержание в рационе животных на загрязненной территории много ниже, чем на фоновой.

Анализ состава костных тканей показал, что и в этом случае идет преимущественное депонирование такого остеотропного элемента как свинец. У животных обоих видов на фоновых территориях минеральный состав костных тканей практически идентичен. Повышенные уровни Pb, Y, Cr отмечены в скелетах на загрязненных участках.

В условиях хронического загрязнения тяжелые металлы имеют тенденцию накапливаться с возрастом в органах-депо (Безель, 1987; Maljkovic, Kostial, 1985; Cook et al. 1990; Pankakoski et al. 1992), что и подтверждают

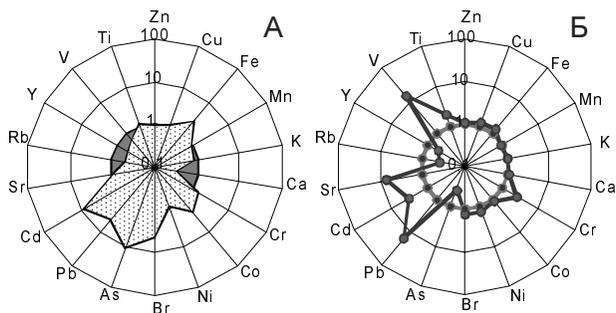


Рис. 2.20. Элементный состав (отн.ед.) печени рыжей полевки (А) и средней бурозубки (Б) на загрязненной территории, (данные нормированы к содержанию элементов на фоновой территории)

данные по накоплению тяжелых металлов в органах рыжих полевок из экосистем южной тайги (табл. 2.11). Логично ожидать, что максимальные уровни тяжелых металлов будут обнаружены в органах и тканях перезимовавших полевок (особенно это касается свинца в метаболически инертном скелете). Повышенные концентрации тяжелых металлов можно ожидать и в организмах половозрелых сеголеток, характеризующихся более высоким по сравнению с неполовозрелыми прибылыми особями уровнем энергетических затрат.

Зависимость концентрации свинца в скелете рыжих полевок от уровня металла в содержимом ЖКТ представлена на рис. 2.21. Уровни элемента в рационе, превышающие концентрацию 150 мкг/г, ведут к резкому увеличению его содержания в скелете. Аналогичная зависимость отмечается при накоплении кадмия в почках и печени рыжих полевок (рис. 2.22).

Нам представляется важным, что основной экотоксикологический эффект, связанный с накоплением свинца в скелете, обусловлен не столько различиями в концентрациях этого элемента на фоновой территории, сколько динамикой его накопления в градиенте техногенной нагрузки. Так у перезимовавших зверьков содержание свинца в скелете при увеличении уровня техногенного загрязнения возрастает более чем в 5 раз, у половозрелых прибылых особей — в 2.9 раза, у неполовозрелых животных — в 2.6 раза (табл. 2.11).

Аналогичная картина в градиенте техногенной нагрузки отмечена и у кадмия, депонируемого в печени. У сеголеток (половозрелых и неполовозрелых), обитающих на загрязненных участках, обнаружены сходные концентрации этого элемента, которые в 3.2 -3.3 раза больше, чем у половозрелых прибылых особей на фоновых территориях. Для перезимовавших животных также характерно почти 6-кратное увеличение аккумуляции кадмия.

Роль биологических барьеров в процессе накопления химических элементов в организмах млекопитающих можно проследить на примере проницаемости плаценты. Согласно литературным данным, уровни накопления

Таблица 2.11.

Аккумуляция свинца в скелете, кадмия в печени и почках различных эколого-функциональных групп рыжих полевков (по: Мухачева, Безель, 1995), мкг/г.

| Орган депонирования | Группа | Зона токсической нагрузки | | |
|---------------------|--------|---------------------------|-----------------|-----------------|
| | | фоновая | буферная | импактная |
| Скелет | ПЗ | 12.73±1.44 (37) | 42.70±5.07 (39) | 66.00±7.50 (20) |
| | ПС | 20.27±3.11 (30) | 48.03±4.02 (36) | 57.93±5.47 (36) |
| | НС | 19.48±1.53 (146) | 36.92±2.14 (99) | 50.78±6.12 (27) |
| Печень | ПЗ | 1.68±0.19 (41) | 6.25±1.13 (18) | 9.63±2.22 (8) |
| | ПС | 1.97±0.49 (26) | 6.25±1.10 (39) | 6.70±1.62 (15) |
| | НС | 1.25±0.12 (125) | 7.64±0.49 (63) | 6.09±0.96 (15) |
| Почки | ПЗ | 10.88±0.90 (24) | 35.97±3.28 (37) | 55.69±9.52 (9) |
| | ПС | 7.20±1.33 (10) | 34.04±6.26 (9) | 22.64±3.11 (11) |
| | НС | 3.06±0.27 (85) | 22.86±2.17 (64) | 24.34±3.54 (14) |

Примечание. ПЗ – перезимовавшие особи; ПС – половозрелые сеголетки; НС – неполовозрелые сеголетки. В скобках – объем выборки.

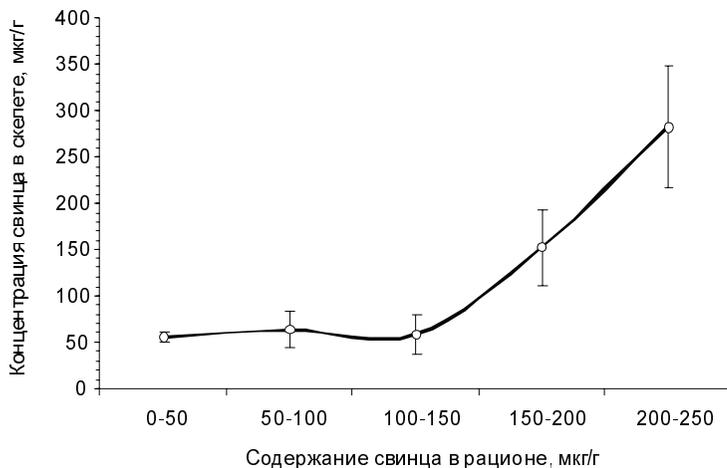


Рис. 2.21. Накопления свинца (мкг/г сухого веса) в скелете особей рыжей полевки в зависимости от содержания элемента в их рационе (Мухачева, Безель, 2005)

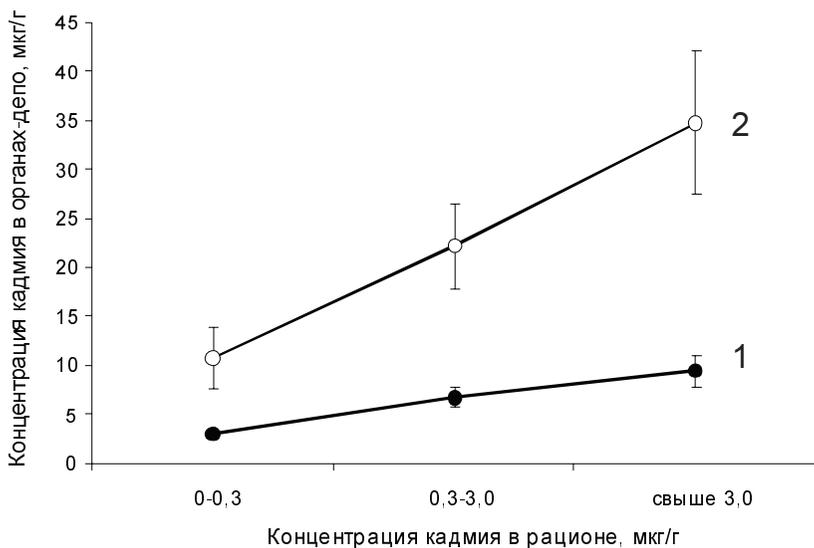


Рис. 2.22. Динамика накопления кадмия (мкг/г сухого веса) в печени (1) и почках (2) разновозрастных особей рыжей полевки в зависимости от содержания элемента в рационе (Мухачева, Безель, 2005)

металлов в эмбрионах напрямую не зависят от их содержания в материнском организме. С.В. Мухачевой (2004б) показано, что у рыжих полевок свинец способен преодолеть плацентарный барьер, тогда как для кадмия плацента непроницаема. В градиенте токсического загрязнения среды этими металлами концентрации кадмия в эмбрионах практически не изменяются, а свинец закономерно увеличиваются (рис. 2.23).

Возрастную зависимость накопления кадмия в тканях ряда видов млекопитающих в постнатальный период отметили многие авторы. Этот эффект имеет место в накоплении элемента в печени и почках красных белок (Leruge, Parker, 1988), косули и благородного оленя (Somlyay et al., 1983, цит. по Медведеву, 1998), лосей (Mattsson et al., 1981) и других видов. Увеличение содержания кадмия в печени и почках лосей и медведей Карелии показано Н.В. Медведевым (рис. 2.24, 1998).

Таким образом, возрастание концентрации тяжелых металлов в среде обитания, прежде всего в растительности, неизбежно ведет к повышению их аккумуляции в органах и тканях консументов первого порядка (млекопитающих). Наличие множества трудно учитываемых абиотических и биотических факторов природной среды в сочетании с неоднозначностью применяемых методик исследований в значительной мере затрудняют анализ экологических закономерностей влияния таких факторов, как состав пищевых рационов, видовой половой и возрастной специфики аккумуляции тяжелых металлов зверьками различных популяционных группировок.

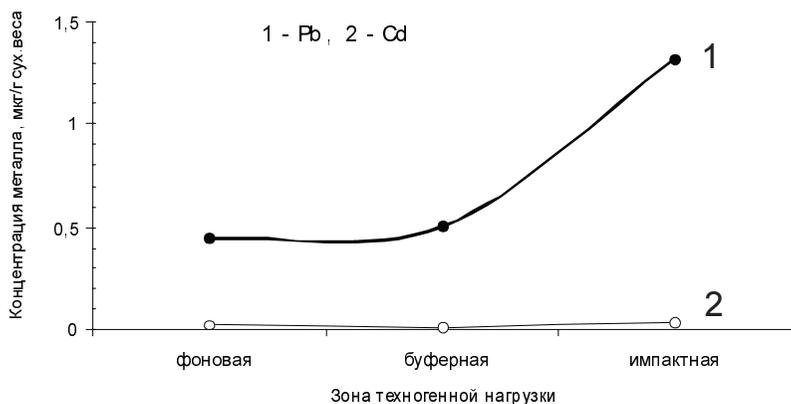


Рис. 2.23. Изменение концентрации свинца и кадмия в эмбрионах рыжей полевки в градиенте техногенного загрязнения среды обитания (Мухачева, 2004б)

Оценка уровней токсической нагрузки на организм животных. Зависимость содержания и химической формы токсических элементов от параметров природной среды и неопределенность состава пищевых рационов затрудняют прямое определение меры токсического воздействия по уровню загрязнения объектов внешней среды.

В этой ситуации возможны два варианта оценки уровня токсической дозы:

1. Прямое определение этого параметра по концентрациям токсического агента в органах или целостном организме. Выбор органа или ткани зависит от особенностей депонирования конкретного токсиканта и специфики его токсичности.

2. Приемлемой является отмеченная выше оценка дозы по поступлению токсических веществ в организмы, определяемой, например, по их содержанию в желудочно-кишечном тракте (Безель, Бельский, 1994; Безель, Мухачева, 1995; Бельский и др., 1995а, б; Мухачева, Безель, 1995).

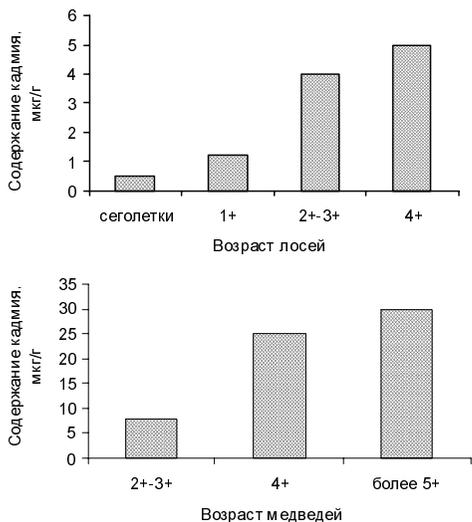


Рис. 2.24. Содержание кадмия в печени лосей (А) и почках медведей (Б) различного возраста (по Медведеву, 1998)

Следует отметить, что при любом варианте практически невозможна ситуация, при которой имеет место влияние лишь одного токсического фактора. Чаще всего действуют несколько токсикантов. Согласно рекомендациям медицинской токсикологии, в этом случае при таком сочетанном воздействии допускается аддитивность действующих доз, и суммарная токсическая нагрузка определяется как

$$D = 1/n \sum C_{\text{имп}} / C_{\text{фон}},$$

где $C_{\text{имп}}$ и $C_{\text{фон}}$ — концентрация токсических веществ в конкретном органе, целостном организме или в содержимом ЖКТ животных на загрязненных и фоновых территориях; n — количество учитываемых элемент-токсикантов (Безель, 1987; Безель и др., 1994).

В качестве примера в табл. 2.12 приведены средние за весь период наблюдений уровни поступления четырех металлов в ЖКТ рыжих полевок, обитающих в районе действия воздушных выбросов медеплавильного комбината и определяемая по ним общая токсическая нагрузка (Мухачева, Безель, 2004, 2005, 2007).

Приведем также уровни токсической нагрузки у животных разных трофических групп при поступлении, а также для их накопления в тканях (рис. 2.25).

Видны значительные различия в токсичности пищевых рационов. У полевок поступление токсикантов в ЖКТ более чем в два раза выше, чем у бурозубок, что объясняется прямым воздушным загрязнением растительности. Низкий уровень токсичности рациона плотоядных обусловлен спецификой рациона, в который входят преимущественно беспозвоночные, слабо депонирующие химические элементы. При этом высокая токсичность рациона полевок формируется за счет широкого спектра элементов — Cd, Pb, As, Co, Cr, Cu, Zn, V, Ti (см. рис. 2.20, А). У бурозубок — это лишь Pb, Cd и Cu (см. рис. 2.20, Б).

В отличие от рационов внутренние органы животных различных трофических групп подвержены примерно одинаковой токсической нагрузке, независимо от уровня поступающих с пищей химических элементов.

Отметим также четко проявляемую видовую специфичность поступления токсикантов в организмы птиц-дуплогнезdnиков. При совместном обитании в одном биотопе содержание металлов в рационе мухоловки-пеструшки в 1.4 — 3.0 раза больше, чем у большой синицы, а общая токсическая нагрузка на загрязненных территориях превышала таковую на фоновых участках соответственно в 10 и 3.8 раза. Это обстоятельство обусловлено упомянутыми выше экологическими особенностями вида и определяется достаточно тонкими различиями в специфике рационов и местах сбора корма (Бельский и др., 1995а).

Использование содержимого ЖКТ для оценки уровня токсической нагрузки оправдано еще и потому, что среда обитания характеризуется, как правило, мозаичностью загрязнения. В этом случае уровень токсикантов в рационе животных, обладающих широкой кормовой территорией, дает некоторую интегральную оценку токсической нагрузки на популяцию. Имеются многочисленные данные о прямой связи между содержанием в рационах токсических элементов и

Таблица 2.12

Концентрации металлов в ЖКТ рыжих полевок (мкг/г.сух. веса) и токсическая нагрузка (отн.ед.) в разных зонах

| Металл | Зона химического загрязнения | | | | |
|---|------------------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|
| | Показатель | Фоновая (20 км) | Буферная (4 км) | Импактная (2 км) | Импактная (1 км) |
| Свинец | M±m n | 10,36±0,74* 275 | 36,73±2,93* 170 | 51,46±5,44* 94 | 81,86±10,47 44 |
| Кадмий | M±m n | 1,69±0,13* 288 | 3,79±0,26* 182 | 6,30±0,43* 97 | 5,03±0,44* 46 |
| Цинк | M±m n | 100,41±3,43* 281 | 197,39±17,8* 176 | 223,80±13,3* 96 | 252,91±17,3* 45 |
| Медь | M±m n | 20,87±0,94* 288 | 134,20±11,3* 180 | 194,54±17,1* 96 | 307,98±33,8* 45 |
| Потребление корма, г/сут | | 3,27 | 3,20 | 3,13 | 3,13 |
| Нагрузка на организм $D_{\text{жкт}}$ отн. ед | M±m | 1 | 3,5 | 5,0 | 7,0 |

* $p < 0,001$ достоверность различия между зонами.

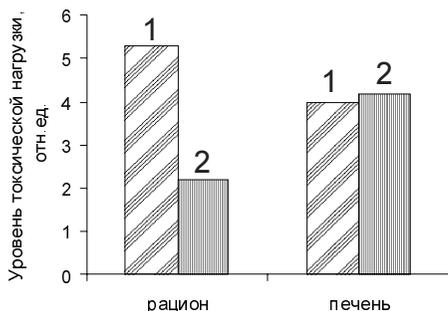


Рис. 2.25 Токсическая нагрузка на мелких млекопитающих, рассчитанная по уровню химических элементов — токсикантов в пищевых рационах и печени.

1 – рыжая полевка;
2 – средняя бурозубка

уровнем накопления последних в организмах животных (Безель, 1987; Безель и др., 1994; Мухачева, Безель, 1995). По нашим данным (Бельский и др., 1995а), например, существует линейная корреляция между концентрацией свинца в ЖКТ птенцов большой синицы и содержанием этого элемента в скелете.

2.2.5. Статистическое распределение концентраций токсикантов в популяционной выборке

Выше было показано, что уровни токсических элементов, накапливаемые компонентами биоты, зависят не только от уровня техногенных выбросов, но и в значительной мере контролируются рядом факторов внешней среды, а также важнейшими внутривидовыми процессами. Как уже отмечалось, токсиканты, загрязняющие природные системы, включаются в биологический круговорот за счет жизнедеятельности популяций растений и животных. Популяции, будучи системами взаимосвязанных гетерогенных группировок особей, модифицируют эти потоки в соответствии с их эколого-функциональной спецификой, определяя тем самым разнообразие накапливаемых уровней токсикантов и ответные реакции на воздействие.

Несмотря на отмеченные особенности депонирования металлов животными и растениями, наиболее адекватной оценкой меры токсического воздействия, соответствующей экотоксикологической ситуации, следует признать уровень поступления в организмы или накопление ими токсических веществ. В последнем случае речь должна идти не о каких-то средних показателях концентрации токсикантов в тканях и органах особей, составляющих популяционную выборку, а о показателях, отражающих дифференцированный характер токсического воздействия, соответствующий структурированности популяционной системы.

Проведенный анализ (Безель, 1987) собственных и литературных данных показывает, что концентрации токсикантов в объектах природной среды, включая мелких млекопитающих, птиц и растительные объекты могут быть аппроксимированы логнормальным распределением. Такого же мнения придерживаются и другие авторы, изучавшие распределение свинца, ртути, кадмия в волосах и крови жителей Японии (Критерии..., 1979; Shmamura et al., 1980), в организмах жителей Крайнего Севера (Нижников и др., 1980). В ряде случаев на

большом фактическом материале также показана справедливость логнормального распределения токсических веществ. В этом отношении интересны данные американских авторов (Lenian, 1967), которые показали, что в отличие от токсических загрязнителей распределение физиологически необходимых микроэлементов (те же медь, цинк и др.) более близко к нормальному (симметричному), а не логнормальному. Однако если эти же элементы поступают в организм в количестве значительно превышающем необходимое, т.е. выступают в роли токсикантов, закон распределения их концентраций в выборке трансформируется в логнормальный (асимметричный, цит. по Безель, 1987).

В экологической токсикологии при такой оценке меры токсического воздействия отмеченный факт асимметрии распределений концентраций имеет принципиальное значение. Дело в том, что химическое загрязнение природных экосистем, характеризуемое средними концентрациями токсических веществ в объектах биоты, может не превышать установленные нормы. Нужны значительные воздействия, чтобы такие средние уровни достигали или превышали допустимые. Однако даже незначительное изменение средних концентраций в силу несимметричности их распределения ведет к существенному увеличению встречаемости объектов с высоким содержанием токсикантов.

Естественно, что мера токсического воздействия, т.е. то, что понимается нами в качестве дозы (в гигиенической токсикологии это *body burden*), не может быть охарактеризована некоторыми средними значениями содержания токсикантов в биоте. Такая мера должна отражать, с одной стороны, изменчивость обменных процессов у отдельных организмов, приводящих к варибельности накапливаемых ими уровней токсикантов в однородных группах, с другой — учитывать разнокачественность по этому показателю субпопуляционных групп.

Поэтому в качестве популяционной меры токсического воздействия следует рассматривать некоторую интегральную функцию $F(x)$, описывающую статистическое распределение концентраций токсических элементов в организмах, составляющих популяцию или отдельную популяционную выборку (Безель, 1987). Здесь x — содержание токсикантов во внутренних средах организма (например, концентрация тяжелых металлов в крови или в целомом организме). Вводимый показатель является популяционной характеристикой. С одной стороны, он отражает специфику накопления токсических веществ на организменном уровне, ее обусловленность индивидуальной генетико-функциональной изменчивостью метаболических процессов и энергетических потребностей организмов, принадлежащих к однородным популяционным группировкам. С другой, этот показатель — не просто сумма уровней токсикантов. Изменяющиеся условия существования природных популяций, включая токсическое загрязнение среды, прямо отражаются на обилии или численности отдельных эколого-функциональных групп (сезонных, пространственных, половых, возрастных и т.д.), что в свою очередь определяет вклад каждой внутривидовой группировки в общее распределение уровней токсикантов в популяции и позволяет рассматривать такие распределения в качестве меры популяционного токсического воздействия.

РЕАКЦИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ НА ТОКСИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ

3.1. Экотоксикологические эффекты молекулярно-генетического уровня

Воздействие на генетический аппарат клетки. Сегодня установлено, что мутагенной активностью обладают большинство из 70 тыс. химических веществ и соединений, поступающих в окружающую среду, с которыми сталкивается человек в повседневной жизни. Мутагенная активность — это способность химических веществ или иных физических факторов вызывать изменение генетической структуры клетки. Под воздействием мутагенов могут возникнуть следующие дефекты:

- изменение числа хромосом (геномные мутации);
- нарушение структуры (хромосомные мутации);
- изменения внутри наследственных структур (ДНК, РНК).

Различают доминантные мутации, способные проявиться уже в первом поколении или в первой генерации клеток. Эффект рецессивных мутаций может проявиться лишь через несколько поколений, поэтому их трудно диагностировать в кратковременном исследовании.

Воздействие мутагенов на геном *соматических клеток* и накопление в тканях хромосомных нарушений могут привести к онкологическим заболеваниям. Воздействие на геном *половых клеток* может привести к наследственным заболеваниям, а также к внутриутробной гибели плода, тератогенным проявлениям, спонтанным абортam и мертворождению.

Большой материал получен в зоне Чернобыльской аварии по проявлению генетических эффектов у растений (см., например Абрамов и др., 2006). Четко прослеживается в этих условиях повышенный уровень мутагенеза, который коррелирует с мощностью дозы хронического облучения. Начиная со второго года после аварии, появились растения с измененным кариотипом, и их частота коррелирует с частотой хромосомных aberrаций в клетках корневой меристемы. Интересно, что ряд авторов отмечает относительно большую эффективность низких доз хронического облучения хлореллы, пшеницы, бобов и эмбрионов вьюна (см., например, Абрамов и др., 2006).

Способностью вызывать мутации у млекопитающих обладают многие обычные вещества (красители, перекиси, фармальдегиды, ряд лекарственных препаратов), а также ионизирующие излучения. Особо остро стоит проблема с применением пестицидов, 90% которых обладают мутагенностью (Федоров,

Яблоков, 1999). Сложность выявления мутагенной активности этих соединений связана с тем, что часто активен не сам первичный препарат (пестицид), а продукт его трансформации во внешней среде или внутри живого организма. Например, атразин и цианозин (гербициды) не дают мутагенного эффекта, но в листьях кукурузы при их распаде образуются активные мутагены. Использование таких листьев кукурузы в качестве кормового объекта может вызвать поражение организма животных.

Для широко применявшегося еще недавно пестицида ДДТ характерна высокая мутагенность его метаболитов (ДДТ, ДДЕ, ДДД, ДДА), что привело к запрету на его использование в сельском хозяйстве. Высокой токсичностью обладают химические примеси, содержащиеся в пестицидах. Из них наиболее опасны так называемые диоксины (2,4-Д; 2,4,5-Т), неизбежно входящие в состав готовой пестицидной продукции (Федоров, Яблоков, 1999). Нитраты (аммиачная селитра) в организмах млекопитающих образуют метаболиты — нитрозамины, которые также обладают сильным мутагенным действием.

В некоторых случаях в качестве показателя состояния природной среды используется частота хромосомных нарушений в соматических клетках животных, вызванных химическим загрязнением (Елисеева и др., 1996; Гилева, 1997; Вершинин, 2001; Вершинин, Камкина, 2001; Гилева, Щупак, 2005). Однако особая опасность мутагенов заключается в том, что все они не обладают порогом токсического действия. Любые самые малые дозы этих соединений могут вызвать мутации. Это обстоятельство необходимо учитывать, когда мы говорим об общей мутагенности среды обитания, которая может быть оценена по количеству хромосомных нарушений в клетках животных, обитающих в конкретных условиях. Если такой мутагенный мониторинг ведется на синантропных животных, близких по биохимическим, физиологическим и иным параметрам к человеку и обитающих рядом с ним (например, домовая мышь), то можно говорить о мутагенной опасности для населения (Гилева, 1997).

Биотрансформация и биодеградация токсических веществ. В живых организмах могут протекать реакции, направленные на разложение и биотрансформацию токсических веществ с образованием продуктов, не обладающих токсичностью. В этом случае речь идет о механизмах детоксикации вредных веществ в живых организмах.

У растительных организмов основной путь детоксикации связан с фиксацией чужеродных соединений неактивными молекулами клеточных стенок. Растения не всегда могут полностью инактивировать исходные токсиканты, поэтому при поступлении обработанных химическими веществами кормов (чаще всего пестицидами!) в ЖКТ происходит высвобождение токсикантов. Например, упомянутые выше атразин, цианозин при скармливании скоту кукурузы могут вызвать мутагенный эффект.

У животных отмечен более широкий спектр реакций на чужеродные вещества. Преимущественно реакции детоксикации направлены на увеличение водорастворимости исходных веществ или их метаболитов с последующим выведением из организма. Этого можно достичь введением в состав молекул гидроксильных групп (гидроксилирование) или групп, способных

диссоциировать с образованием ионов, например, конъюгация с водорастворимыми биомолекулами. В условиях внутренней среды живых организмов возможен широкий спектр таких химических реакций (рис. 3.1).

Видно, что наряду с имеющими место у всех групп животных процессами гидролиза, восстановления, конъюгации с аминокислотами по мере эволюционной продвинутойности видов появляются качественно новые реакции и возрастает общее количество реакций, участвующих в процессе биодеградации. Из них можно назвать процессы окисления, конъюгация с сульфатами, с глюкуроановой кислотой, глюкозой.

Подобно мутагенным эффектам, попадание в окружающую среду эволюционно новых химических соединений породило новую проблему – токсификацию. В результате токсификации и деградации первичных токсикантов сопровождается появлением более токсичных метаболитов, обладающих свойствами мутагенности, канцерогенности, тератогенности. Так, в результате токсификации полициклические ароматические углеводороды (ПАУ) распадаются с образованием соединений, являющихся интермедиатами в канцерогенезе. Отметим, что канцерогенность ПАУ впервые была установлена еще в XVIII в. в результате диагностики раковых заболеваний мошонки у трубочистов. Загрязнение окружающей среды ракетным топливом сопровождается образованием весьма токсичных соединений, в их числе нитрозодиметиламин, диметиламин, тетраметилтетразин и ряд других (Сорнер, 1969; цит. Федоров, Яблоков, 1999).

Следует подчеркнуть особую роль микроорганизмов, населяющих ЖКТ млекопитающих. Так, у жвачных животных биодеградация большинства пестицидов происходит за счет микроорганизмов рубца. При поступлении же с водой они транзитом, минуя рубец, активно переходят в сычуг и далее всасываются в кровь в кишечнике.

Процессы биодеградации, сопровождаемые токсификацией, часто обладают видовой специфичностью, что используется при борьбе с насекомыми. Сегодня создаются вещества, обладающие пониженной токсичностью для млекопитающих и высоко токсичные для насекомых (дельтанит, тиодекарбонит). Например, у теплокровных животных разложение пестицидов за счет ферментативных реакций с участием оксидаз сопровождается образованием малотоксичных и водорастворимых сульфамидов. У насекомых – другой путь биотрансформации тех же пестицидов: происходит гидролиз поллютантов с образованием карбаминовой кислоты – особо активного и токсичного соединения.

Другой пример – широко известный хлорофос, применяемый для борьбы с насекомыми. Механизм его действия заключается не только в прямом токсическом влиянии, но и в том, что за счет дегидрохлорирования в организме насекомых образуется дихлофос, обладающий в 10-15 раз более высокой токсичностью. Отметим также, что реакция образования дихлофоса может происходить при нагревании исходного соединения. Так, при обработке животных хлорофосом в молоке обнаруживают содержание дихлофоса.

У млекопитающих следует отметить еще один механизм детоксикации. В ответ на повышенное поступление в организм металлов индуцируется син-

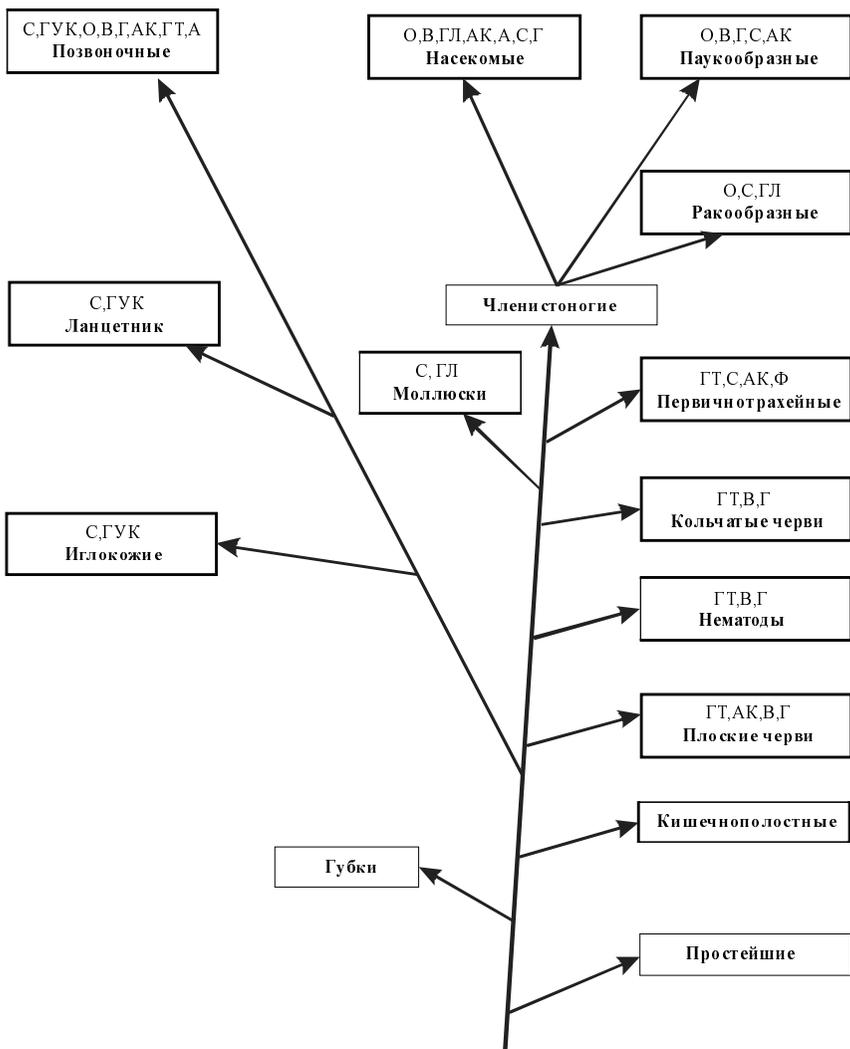


Рис. 3.1. Наличие в организмах разных таксонов процессов, участвующих в метаболизме чужеродных веществ.

О – окисление, В – восстановление, Г – гидролиз, АК – соединение с аминокислотами, ГТ – соединение с глутатионом, А – ацетилирование, С – соединение с сульфатом, ГЛ – соединение глюкозой, ГУК – соединение с глюкуроановой кислотой, Ф – фосфорилирование (Bhatnagar, 1980, цит. по Остроумов, 1986)

тез особых белков — металлопротеинов, обладающих высокой специфичностью к металлам, которые связываются молекулой белка. Это приводит к детоксикации с последующим депонированием их в печени, почках (Cd, Cu, Zn), селезенке (Cd) и выведением из организма.

У растений тоже возможны процессы токсификации, сопровождающиеся появлением высокоактивных метаболитов. До последнего времени при опрыскивании яблонь широко использовался пестицид алар. При последующей термической обработке яблок это вещество переходит в гептил — ядовитое вещество, в 6 раз более токсичное, чем синильная кислота. С 1986 г. применение этого препарата в Европе и США запрещено.

Биотрансформация активно протекает и в биокосных системах. В почвах и природных водоемах эти процессы идут за счет экзоферментов и метаболитов, вырабатываемых прокариотами, грибами и водорослями.

В почвах определенная часть загрязняющих веществ сорбируется почвенной матрицей и оказывается вне сферы воздействия таких экзоферментов. Доступны для процесса деградации главным образом токсиканты в жидкой фазе почвы. Эти процессы наиболее активны в случае, если токсичностью не подавлена жизнедеятельность почвенных организмов. Эффективность биodeградации определяется рядом факторов:

механическими свойствами почв, содержанием в них гумуса (увеличение его количества ведет к повышенной сорбции нелетучих веществ, в том числе металлов), степени аэрации почв, уровнем pH и др.

В природных водоемах процессы биodeградации связаны не только с экзоферментами, но и со свободными радикалами, образуемыми в воде благодаря наличию перекиси водорода и антиоксидантов (восстановителей), выделяемых гидробионтами. Интенсивность этих процессов зависит от условий водоема (солености, наличия тяжелых металлов, pH и пр.). При этом в водоемах и почвах также могут иметь место процессы токсификации. Например, ртуть, поступающая в окружающую среду в виде неорганических соединений, в результате процессов метиллирования образует высокотоксичную метил-ртуть, для которой характерна высокая подвижностью и токсичность. В этой связи следует особо отметить роль pH водоемов, при понижении которого может происходить высвобождение ранее связанных металлов до свободной, обладающей повышенной токсичностью ионной формы. Это касается прежде всего алюминия, который в ионной форме высоко токсичен для гидробионтов.

В заключение отметим, что четкие проявления токсичности на молекулярно-генетическом уровне достаточны для их использования при биоиндикации признаков поражения. Однако экстраполяция этих показателей на следующие уровни организации связана со значительными трудностями.

3.2. Клеточно-тканевый уровень экотоксикологических эффектов

Возможны два пути преобразования загрязняющих веществ структурами клеточно-тканевого уровня: 1) включение веществ в общий метаболизм (речь идет о таких загрязнителях, как окислы серы, азота); 2) аккумуляция токсических веществ внутренними структурами клетки и как следствие — изменение интенсивности обменных процессов в клетке, главным образом ферментативных.

При этом возможны следующие последствия перечисленных процессов:
Влияние на обмен веществ в живой клетке

- *Нарушение синтеза белков.* Это выражается в уменьшении содержания растворимых белков-ферментов за счет пониженного их синтеза, либо повышенного распада. В растительных клетках это ведет к увеличению содержания пролина (один из надежных индикаторов фитотоксичности), в результате повышенного синтеза данной аминокислоты. Наблюдается также высокое содержание аланина в хвое при загрязнении атмосферы сернистым газом.
- *Нарушение обмена углеводов* (сахарозы, глюкозы, фруктозы). Содержание углеводов возрастает под влиянием токсической нагрузки.
- *Изменение метаболизма липидов.* Нарушается состав жирных кислот, в результате увеличивается содержание метаболитов липидного обмена (возрастание содержания линолевой и линоленовой кислот).

Одним из наиболее четких показателей прямого токсического действия являются биохимические изменения, наиболее специфичные к воздействию конкретных токсикантов. Так, поступление в организм теплокровных животных многих ксенобиотиков стимулирует генерацию активных форм кислорода. При нарушении или перегрузке молекулярных механизмов инактивации этих радикалов возможно усиление процессов свободно-радикального окисления и накопление продуктов перекисного окисления липидов. Блокировка этих процессов осуществляется в организме за счет эндогенных антиоксидантов — витаминов А и Е. Накопление продуктов перекисного окисления липидов у теплокровных в условиях химического загрязнения и связанное с этим истощение ресурсов эндогенных протекторов ведут к нарушению структуры биомембран и нарушению ферментных систем метаболизма ксенобиотиков, т.е. к проявлению признаков интоксикации. Наиболее четко биохимические нарушения можно диагностировать у животных, постоянно обитающих в условиях токсического воздействия. В качестве примера приведем данные, полученные на птенцах в период их гнездового развития на химически загрязненных территориях.

В печени птенцов большой синицы в зонах загрязнения интенсивность перекисного окисления липидов почти в два раза превышает аналогичный показатель на чистых участках — 126.4 ± 7.0 и 82.1 ± 4.9 мМ МДА/г соответственно (Бельский, Степанова, 1995)). Аналогичная картина выявлена у слетков мухоловки-пеструшки. Отмеченные уровни хорошо коррелируют с накоплением свинца, цинка, меди в скелете. Для этих же видов характерно

достоверное, почти двукратное снижение уровней витаминов Е и А в печени птенцов на загрязненных участках. Последние показатели также прямо коррелируют с содержанием свинца, меди, кадмия в скелете (Бельский, Степанова, 1995; Степанова, Лемешева, 1993).

Ряд авторов (см., например, Кудяшева и др., 2004) подчеркивает, что при воздействии ионизирующих излучений на млекопитающих, несмотря на высокую лабильность таких показателей, как активности сукцинат-, пируват- и лактатдегидрогеназы, они могут служить одним из критериев оценки состояния организма.

Эти же авторы (Кудяшева и др., 2004, 2006) у мышевидных грызунов из зоны аварии на Чернобыльской АЭС отмечали дисбаланс биохимических функций, в том числе переход систем регуляции перекисного окисления липидов и энергетических процессов на новый уровень функционирования. Полученные данные интересны тем, что перекисное окисление липидов и его продукты в эволюционном плане представляют один из наиболее ранних регуляторных механизмов, выступающих в роли «первичного медиатора» стресса (Меерсон, 1981).

Оценивая роль биохимических отклонений, вызванных токсичностью среды обитания, необходимо иметь в виду, что животные с наиболее серьезными отклонениями элиминируются из популяции. В этом случае анализируемые выборки отражают результат отбора, обусловленного как внутривидовыми механизмами, так и качеством среды обитания. Поэтому данные для птенцов наиболее удачны, поскольку упомянутые факторы отбора в гнездовой период у птиц наименее выражены. В то же время возможно прямое токсическое влияние, обусловленное накоплением токсикантов в организме птенцов, особо значимое в этот период жизни.

Несмотря на вероятную в нашем случае прямую обусловленность биохимических отклонений поступлением токсикантов в организмы, обсуждаемые показатели нельзя рассматривать однозначно в качестве показателей эффектов надорганизменного уровня, т.е., строго говоря, эффектов экотоксикологических. Возможно другое. Появление в популяции особей с биохимическими отклонениями неизбежно ведет к отмеченной выше избирательной элиминации их из популяции. Поэтому в природных условиях в отличие от лабораторного эксперимента, часто не удается диагностировать специфические токсические проявления. Исключение составляют данные, когда каждый случай гибели птенцов регистрируется. Для взрослых птиц и млекопитающих высокая защищенность природных популяций (за счет упомянутой элиминации пораженных особей), несомненно, отражает явление популяционной адаптации. В этом случае экотоксикологический эффект будет определяться не выраженностью биохимических отклонений, а вызванными ими структурными изменениями за счет, например, снижения численности групп животных, наиболее чувствительных к токсиканту.

Воздействие на биомембраны клетки. Влияние тяжелых металлов, оксидов серы, азота и органических поллютантов проявляется в нарушении структуры мембран и их функций.

Нарушение проницаемости мембран происходит в результате нарушения биосинтеза молекул в их структуре. Этот эффект обусловлен строением и составом бимолекулярной липидной пленки мембран. Так, под воздействием большинства пестицидов, металлов (медь), озона и ряда других агентов за счет перекисного окисления липидов увеличивается проницаемость мембран. Сернистый газ, например, действует прежде всего на устьица листа, нарушая тем самым водный режим растения. Этот газ и окислы азота диффундируют через межклеточные пространства и в зависимости от pH образуют в межфибриллярной воде клеточных стенок серную и азотную кислоты, поражающие клеточные структуры.

Истощение ресурсов биологически активных молекул. Нарушение проницаемости клеточных мембран прежде всего ведет к отмеченному выше истощению ресурсов естественных антиоксидантов, что выражается в снижении активности тиоловых групп белков и как следствие подавление активности ферментов, нарушение транспорта ионов калия, натрия через мембраны. Такие механизмы поражения отмечены в печени при воздействии диоксинов.

Иногда отмечают обратные процессы — повышение активности ферментов (например, трансферазы у крыс) под влиянием пестицидов.

Показано (Чупахина, Масленников, 2004), что у растений, произрастающих в условиях нефтяного загрязнения, можно повысить эффективность антиоксидантной системы в процессе нейтрализации продуктов окислительного стресса и способствовать повышению устойчивости растений к действию поллютантов. Эти же авторы подчеркивают, что эндогенный уровень антоциановых пигментов можно использовать как показатель физиологического состояния клеток растительных организмов, тканей и растения в целом.

Фотодеструкция хлорофиллов, выраженная в подавлении процессов передачи энергии от молекул хлорофилла к следующим структурам. Задержка поглощенной энергии в электронно-транспортной цепи ведет к фотодеструкции хлорофилла. Результат этого процесса — хлороз и некроз листовой пластинки. Интересно, что повышенная устойчивость сорных растений связана с тем, что они имеют несколько измененный, более стабильный белок хлоропластной мембраны.

Влияние тяжелых металлов на интенсивность фотосинтеза, дыхание, содержание пигментов и других параметров у растений показано рядом авторов (Шальго и др. 1999; Chugh, Sawhey, 1999; Михайлова и др., 2006 и др.). Например, при изучении влияния отдельных ионов металлов на фотосинтезирующие системы листьев плавающих и погруженных растений (Малева и др. 2004). В эксперименте показано, что увеличение концентрации ряда металлов в воде приводило не только к их накоплению растениями, но и к нарушению основных процессов жизнедеятельности. Особенно токсичными оказались ионы Cu и Cd, подавляющие синтез пигментов и интенсивность фотосинтеза: медь оказывала максимальное влияние на гидрофиты, кадмий — на плейстофилы. Высокие коэффициенты корреляции между содержанием металлов в листьях водных растений и параметрами фотосинтеза свидетельствуют о прямой обусловленности этих процессов присутствием металлов (табл. 3.1).

Коэффициенты корреляции между содержанием металлов в листьях гидрофитов и фотосинтетическими параметрами растений (Малева и др., 2004)

| Вид растения | Cu ²⁺ | | | Cd ²⁺ | | | Ni ²⁺ | | |
|--------------------------------------|------------------|---------|---------|------------------|---------|---------|------------------|---------|---------|
| | A+B | К | Ф | A+B | К | Ф | A+B | К | Ф |
| Погруженные: <i>E. canadensis</i> | - 0,88* | - 0,97* | - 0,96* | - | - | - | - | - | - |
| <i>L. trisulka</i> | - 0,97* | - 0,97* | - 0,94* | - 0,78* | - 0,73* | - 0,96* | - 0,80* | - 0,84* | - 0,88* |
| <i>C. demersum</i> | - 0,70* | - 0,96* | - 0,96* | - 0,98* | - 0,94* | - 0,82* | - 0,91* | - 0,87* | - 0,90* |
| <i>P. lucens</i> | - 0,92* | - 0,84* | - 0,68* | - 0,93* | - 0,18 | - 0,89* | - 0,98* | - 0,95* | - 0,91* |
| Плавающие: <i>H. morsus-ranae</i> | - 0,93* | - 0,66 | - 0,65 | - 0,87* | - 0,94* | - 0,96* | - 0,51 | 0,02 | - 0,93* |
| <i>L. gibba</i> | - 0,74* | - 0,41 | - 0,95* | - 0,84* | - 0,34 | - 0,85* | - 0,05 | - 0,1 | - 0,95* |
| <i>P. natans</i> | - 0,75* | - 0,66 | - | - 0,95* | - 0,95* | - | - 0,05 | - 0,1 | - |

Пр и м е ч а н и е. А+В — сумма хлорофиллов, К — каротиноиды, Ф — фотосинтез; * — статистически значимые коэффициенты корреляции, $p < 0.05$.

Нарушение в хлоропластах растений и связанное с этим нарушение биоэнергетики за счет снижения синтеза соединений, важнейших для обеспечения энергетики метаболизма (АТФ, неорганического фосфата, калия и др.). Например, у берез повислой (*Betula pendula*) и пушистой (*Betula pubescens*) показано старение клеток ассимиляционной ткани и хлоропластов листьев (Голубева, Говорова, 2006).

Изменение элементного состава растительных тканей. Ряд авторов (Михайлова и др., 2006; Илькун, 1978) отмечает повышенные уровни натрия, кальция, магния в хвое угнетенных аэрозольными выбросами деревьев. Это может быть обусловлено, с одной стороны, присутствием элементов в атмосфере, с другой, проявлением защитной реакции на воздействие химического стрессора. Содержание других элементов (калий, марганец, азот) в условиях загрязнения может возрастать.

Следует отметить, что многие токсические вещества действуют на уровне клеточных структур неспецифическим образом, нарушая или дезорганизуя генетическую, мембранную или белково-ферментную системы клетки.

Отмеченные выше экотоксикологические эффекты в клетках неизбежно реализуются на тканевом уровне. Живой организм способен поддерживать свою целостность, несмотря на то, что он находится в состоянии постоянного самовозобновления. Этот процесс осуществляется за счет клеточного деления. Любая биологическая система должна иметь самоподдерживающийся резервуар недифференцированных (незрелых) клеток-предшественников функционально зрелых, выполняющих важнейшие физиологические и био-

химические функции в организме. Незрелые клетки лишь поставляют зрелые, когда последние в силу естественных или вызванных внешним воздействием причин истощаются и погибают.

Гибель организма происходит прежде всего не в результате того, что зрелые клетки перестают функционировать, а в связи с тем, что организм недостаточно снабжается функционально зрелыми клетками. При снижении количества зрелых клеток ниже допустимого уровня орган или ткань перестают выполнять в полном объеме необходимые функции.

В 1906 г. Берганье и Трибандо сформулировали правило, определяющее чувствительность клеток к действию ионизирующей радиации, которое полностью определяет клеточный ответ и на действие других факторов среды, в том числе токсических: « *Ткань тем более радиочувствительна, чем более не дифференцированы морфологически и функционально ее клетки, чем активнее они метаболически и чем дольше они остаются в активной стадии пролиферации, т.е. чем большее число делений они должны совершить на пути от самого юного предшественника до зрелой функциональной клетки*».

Таким образом, отдельная функционально зрелая клетка даже после относительно больших доз токсиканта живет и выполняет свои функции. Если орган состоит из зрелых клеток с очень низкой, практически нулевой скоростью обновления (клетки нервной системы!), то он выдерживает достаточно большие дозы и такая система резистентна. Известно, что период обновления клеток крови (лейкоциты) у человека не более 3-7 сут., желудочно-кишечного эпителия — 8-10 сут., кожных покровов — 14 сут., скелета — 7 лет.

Наиболее детально сегодня изучена реакция клеточных систем человека в случае воздействия радиационного фактора. Можно отметить несколько синдромов реакции млекопитающих на острое лучевое воздействие.

Костно-мозговой синдром. Реакция организма обусловлена высокой радиочувствительностью стволовых клеток, количество которых и их пролиферативная способность сильно подавляются при радиационном воздействии. При этом пул делящихся-созревающих клеток снижается как в результате прямой гибели, так и в силу уменьшения интенсивности митоза, а также за счет сниженного поступления предшественников из стволовых клеток. Созревающие и функционально зрелые клетки относительно резистентны, продолжают выполнять свои функции в течение некоторого времени. Однако истощение элементов крови через несколько дней ведет к вторичным последствиям (анемия, инфекции, кровоточивость, снижение уровня фибриногена и др.).

Желудочно-кишечный синдром связан с истощением эпителия тонкого кишечника. В системе «крипта — ворсинка» клетки ворсинок более резистентны, однако имеют малый период функционирования (у человека порядка 10 сут., у крысы — 2 сут.). Задержка митоза в криптах намного продолжительнее, чем в костном мозге. Следствием поражения кишечного эпителия является нарушение баланса жидкостей и электролитов в организме, расстройство питания, инфекции. Еще одним синдромом лучевого поражения выступает нарушение системы сперматогенеза и эстрального цикла, также характеризующихся высокими темпами пролиферации.

Картина крови, как один из наиболее лабильных показателей состояния клеточно-тканевого уровня остро реагирует на воздействие химических агентов. Чаще всего при характеристике картины крови большинство авторов ограничивается определением концентрации гемоглобина и гематокрита. Интерес к этим показателям понятен, поскольку снижение уровня гемоглобина, связанное с сокращением доли зрелых эритроцитов за счет их преждевременного разрушения под влиянием токсических факторов и последующей утилизацией поврежденных эритроцитов, создает дополнительную нагрузку на печень. Отметим также, что функциональная недостаточность системы транспорта кислорода в организме приводит к «экстремному выбросу» в периферическую кровь большого количества незрелых эритроцитов из костного мозга.

Анализ картины крови у рыжих полевок, обитающих в градиенте химического загрязнения, показал, что число эритроцитов (9,0-10,1 млн/мл) статистически не различаются на всех участках (Мухачева, Тарахтий, 2004). В то же время у зверьков с максимально загрязненных территорий выше концентрация гемоглобина, рассчитанная на единицу площади поверхности эритроцита. Авторы считают, что этот показатель отражает дыхательные свойства гемоглобина в большей степени, чем его общая концентрация в крови. По их же данным реакция на загрязнение кроветворных органов у полевок выражается в достоверном снижении клеточности селезенки с 4,4 млн/г на фоновой территории до 1,4 млн/г на импактной. ($p < 0,05$). При этом клеточность костного мозга в том же градиенте возрастала с 410 до 560 тыс/г (Мухачева, Тарахтий, 2004).

Е.А. Бельским и соавт. (2005) отмечено достоверное изменение показателей красной крови птенцов мухоловки-пеструшки, обитающей в градиенте химического загрязнения среды в районе Среднеуральского медеплавильного комбината. Снижение среднего уровня гемоглобина у птенцов в условиях загрязнения ведет к угнетению дыхательных процессов, а также к общему ослаблению организма, вследствие чего у птенцов отмечается анемия. По данным этих авторов, в импактной зоне средняя концентрация гемоглобина в крови снижается более чем на 11%, кроме того, доля анемичных птенцов в 6 раз превышает контрольный уровень.

На рис. 3.2 представлено распределение птенцов по содержанию гемоглобина в крови из зон с различной токсической нагрузкой. В контрольной выборке 95 % особей имеют концентрацию гемоглобина не менее 91 г/л. Этот уровень и был принят в качестве нижнего предела нормы. При уменьшении уровня дыхательного пигмента ниже данного уровня у птенцов диагностировали анемию. В буферной зоне отмечено 26,9 % таких особей, в импактной — 31,1 %, различия с фоновой выборкой достоверны при $p < 0,01$ (Лугаськова и др., 2005). Сравнительный анализ этих параметров у птенцов и родителей выявил достоверные различия во всех зонах токсической нагрузки. Так, содержание гемоглобина у птенцов меньше, а число функционально неактивных эритроцитов больше, чем у взрослых птиц.

Аналогичное изменение показателей красной крови обнаружено у птиц при разных стрессовых воздействиях. Снижение уровня гемоглобина в крови

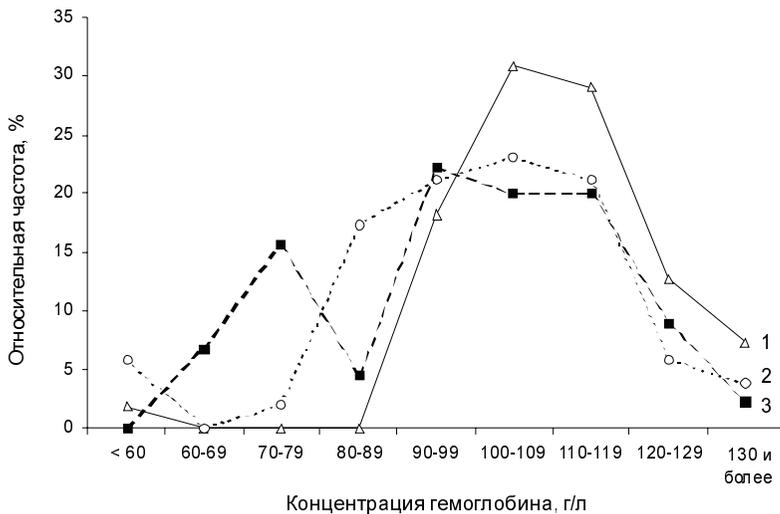


Рис. 3.2. Распределение птенцов мухоловки-пеструшки по содержанию гемоглобина в крови в фоновой (1), буферной (2) и импактной (3) зонах токсической нагрузки (по Лугаськова и др., 2005)

отмечали у чаек, зараженных паразитами, истощенных и подвергшихся воздействию нефтяного загрязнения (Averbeek, 1992), у перепелов при отравлении пестицидами (Szubartowska, Aromysz-Kalkowska, 1992), у птенцов *Pica pica* L. и *Riparia riparia* L., зараженных личинками *Protocalliphora* (Whitworth, Bennett, 1992), а также в условиях загрязнения среды тяжелыми металлами у птенцов *Falco sparverius* L. и *Sturnus vulgaris* L. в США (Grue et al., 1986), мухоловки-пеструшки в Швеции (Nyholm, 1995). При этом гематокрит во многих случаях не изменяется (Nyholm, 1995; Johnson et al., 1991), что свидетельствует о высоком потенциале процессов кроветворения, позволяющих компенсировать снижение дыхательной функции крови.

В лабораторных опытах (Koyama, Ozaki, 1984; Scheuhammer, 1989) показано, что многие металлы (особенно такие высокотоксичные, как кадмий), накапливаясь в печени и почках, существенно влияют на интенсивность кроветворения, функционирование дыхательных ферментов и обменные процессы. В частности, повышенные уровни металлов в крови вызывают отмеченный выше гемолиз эритроцитов и разрушение гемоглобина (Ochiai et al., 1993). Необходимость компенсации этих потерь приводит к интенсификации эритропоэза, в случае недостаточности которого в периферической крови появляется большое число незрелых эритроцитов. Эти признаки наряду с гипертрофией печени и селезенки, по мнению некоторых авторов (Журавель, Савойский, 1985), служат диагностическими признаками гемолитической анемии.

Слабее изучены изменения в составе белой крови птиц. В зоне сильного загрязнения не отмечено существенных сдвигов в средних показателях лейкоцитарной формулы птенцов, что может объясняться гибелью части ослабленных особей на ранних стадиях развития: смертность гнездовых птенцов в импактной зоне в 1,7 раза превышает контрольный уровень (Бельский и др., 2005).

У птенцов в зоне умеренного загрязнения среднее содержание в крови эозинофилов и лимфоцитов повышено, а псевдоэозинофилов и базофилов понижено по сравнению с фоновой территорией. Эозинофилия у птенцов отмечается и в импактной зоне. На загрязненных участках отмечен сдвиг лейкоцитарной формулы влево. Так, доля юных псевдоэозинофилов от общего количества этих клеток увеличивается с 6,1 % в контроле до 10,4 % вблизи источника выбросов (Бельский и др., 2005).

В.Л. Вершинин (2004) при анализе системы крови остромордой и озерной лягушек, обитающих в водоемах, подверженных различному уровню химического загрязнения, показал, что кровь сеголеток *R. arvalis* (морфа *striata*) из загрязненных стадий имела бледно-розовый цвет и содержала достоверно большее количество предшественников эритроцитов ($70.8 \pm 5.7\%$), чем у сеголеток из чистых местообитаний ($51.2 \pm 3.7\%$). Эти и другие изменения системы крови автор объясняет исходным полиморфизмом популяций амфибий (различная доля особей полосатой морфы).

Отмеченные токсические проявления на клеточно-тканевом уровне неизбежно должны отразиться на состоянии живого организма (онтогенетический уровень).

3.3. Эффекты онтогенетического уровня

Выше мы отмечали, что эффекты прямого токсического влияния могут быть выделены на молекулярно-генетическом и клеточно-тканевом уровнях функционирования биологических систем. В настоящее время количественные методы диагностики таких отклонений хорошо разработаны. В силу этого наличие подобных эффектов может рассматриваться в качестве индикационного признака благополучия организма, но ни в коей мере не означает его поражение. С другой стороны, при наличии мощных эндогенных гомеостатических механизмов суборганизменные показатели в наименьшей степени подвержены влиянию изменяющихся условий обитания.

В тех случаях, когда речь идет об альтернативных эффектах (гибель особи), часто используют термин резистентности организма к действию токсических факторов среды. Под резистентностью понимается способность организмов выжить ограниченное время в летальных условиях. Это могут быть концентрация или доза, при которых за определенный период времени погибает их определенная доля (например, $LD_{50/30}$ соответствует гибели 50% особей в течение 30 дней). Иногда принимают время, в течение которого погибает те же 50% (LT-50).

Изучение резистентности организмов в условиях токсического загрязнения среды является одним из методов оценки состояния природных популя-

ций. Однако не всегда учитывается, что в зависимости от интенсивности воздействия (дозы, скорости ее изменения) выводы о сравнительной резистентности могут быть различными. Более устойчивые к острому летальным или сублетальным воздействиям организмы, могут оказаться менее резистентными к хроническим нагрузкам, и наоборот. При определении причин неоднозначности резистентности в первую очередь следует обратить внимание на характеристики, которые затрагивают весь организм. Особое значение среди них имеет интенсивность обмена веществ, поскольку он является основой всех жизненных процессов — дает необходимую энергию и материал для функционирования клеток, тканей, организма.

Можно говорить о двух способах защиты организма от внешнего воздействия: активном и пассивным (Михайленко, 2002).

Активная защита совершается с помощью адаптивных механизмов, осуществляющих компенсацию пораженных функций и репарацию повреждений, восстанавливающую гомеостаз. Для активной защиты необходимо время, поскольку требуется метаболическая работа в течение воздействия и после него. Эффективность и скорость адаптивных процессов тем выше, чем выше интенсивность метаболизма.

Пассивная защита заключается в ограничении реакции организма на экстремальные воздействия, в уменьшении скорости возникновения и развития повреждения. Чем ниже скорость метаболизма, тем позже возникают и медленнее распространяются повреждения, поскольку повреждения развиваются на основе существующего обмена веществ. Пассивная защита связана не только с интенсивностью метаболизма, но и с наличием различных покровов, панцирей и прочего, а также с другими особенностями организма, защитные свойства которых не требуют метаболических затрат во время воздействия.

Таким образом, процессы поражения неоднозначно зависят от интенсивности метаболизма. При его высоком уровне выше эффективность адапционных процессов, но быстрее развиваются повреждения. При низком уровне метаболизма повреждения развиваются медленнее, но и медленнее осуществляется адаптационная реакция.

Однако результат токсического воздействия зависит не только от состояния организма, но и от интенсивности повреждающего фактора. Если его интенсивность велика (острое воздействие), то эффективность адапционных реакций (восстановление, репарация) ввиду недостатка времени мала. В этих условиях высокая интенсивность обмена и соответственно повышенные адаптационные возможности не дают организмам преимущества. Более того, у них быстрее возникают и распространяются повреждения структур и функций. При острых кратковременных нагрузках более резистентными окажутся организмы с низкой скоростью метаболизма, продолжительность жизни в летальных условиях у них будет больше за счет более эффективной пассивной защиты.

Иначе обстоит дело при хронических летальных воздействиях. Адаптационные процессы за несколько суток успеют развиваться в большей степени, чем при острых нагрузках, и смогут оказать положительное влияние на выживание организма. Пассивная защита в этом случае будет менее эффектив-

на, поскольку процессы повреждения в результате хронических нагрузок протекают медленнее, чем при острых, по причине замедленного характера воздействия, и преимущество будет уже на стороне организмов с высоким уровнем обмена веществ.

Неоднозначный характер резистентности можно объяснить тем, что при острых летальных воздействиях более резистентными оказываются организмы с низким уровнем метаболизма, а при хронических — организмы с высокой скоростью обмена веществ. Следовательно при действии токсического фактора одной и той же интенсивности организмы разных видов или находящиеся на разных стадиях развития могут иметь различные токсические проявления. Это относится к системам пассивной защиты.

Можно утверждать также, что у организмов, проявляющих повышенную резистентность к острым нагрузкам, следует ожидать пониженную интенсивность метаболизма или сильнее выраженные иные средства пассивной защиты. В свою очередь у организмов, более резистентных к хроническим воздействиям, реальная или потенциальная (в экстремальных условиях) скорость обмена должна быть выше. Именно поэтому молодые организмы устойчивее к хроническим нагрузкам по сравнению со взрослыми, но при острых воздействиях они демонстрируют более низкую резистентность.

Предварительная обработка форели кадмием, а также тренировка лосося и гольца различными воздействиями (даже не связанными с токсичностью!) стимулировали у рыб интенсивность обмена веществ. Это проявлялось в ускорении синтеза белков, увеличении относительной массы сердца и жабер, интенсификации пищевой активности, ускорении развития. Одновременно с повышением интенсивности метаболизма у рыб наблюдали увеличение устойчивости к хроническим токсическим нагрузкам и снижение — к острым кратковременным (Михайленко, 2002).

Как уже отмечалось, неоднозначный характер резистентности можно объяснить тем, что организмы с высокой интенсивностью метаболизма более устойчивы к хроническим нагрузкам (активная защита), а с низкой скоростью обмена веществ более резистентны к острым воздействиям (пассивная защита). Таким образом, если необходимо оценить только адаптационные возможности организмов (активная защита), то следует применять хронические воздействия; при изучении пассивной защиты (не требующей метаболических затрат во время воздействия) используют острые воздействия.

В реальных условиях загрязнения видовые различия в толерантности организмов зависят также от степени их контакта с токсикантом. В почве малостойчивые органические токсиканты не могут считаться опасными для тех почвенных обитателей, чья продолжительность жизненного цикла достаточно велика по сравнению со временем распада токсиканта. С другой стороны, короткоцикловые животные часто устойчивы к долгоживущим поллютантам (например, к радионуклидам и тяжелым металлам), так как полученные ими дозы за период «от яйца до яйца» невелики, чтобы вызвать определенные нарушения в популяциях. Это показано на видах энхитреид с разной продолжительностью жизни (Покаржевский и др., 2003).

Несмотря на то, что разграничение эффектов клеточно-тканевого и онтогенетического уровней достаточно условно, остановимся на наиболее характерных показателях экотоксикологических эффектов.

3.3.1. Морфологические показатели растений

При диагностике морфологических изменений у растений часто необходимо отделять повреждения, вызванные действием «традиционных», погодно-климатических факторов, изменением состава почв или влиянием вредителей. Они могут быть следующими:

- изменение окраски листовых пластинок (хлороз) — бледная, желтая или бурая;
- Отмирание ограниченных участков (некрозы) — возможны точечные (пятнистые), межжилковые, краевые и др.;
- дефолиация (опадение листьев) — наиболее часто отмечают уменьшение продолжительности жизни хвои, сокращение ассимилирующей площади, сокращение прироста, преждевременное образование побегов (см., например, Меншиков, Ившин, 2006);
- изменение размеров органов, их формы, количества и положения;
- снижение продуктивности (прироста), главным образом радиального.

На уровне тканей и органов растений отклонение от нормального развития под влиянием токсических веществ, по мнению ряда авторов (Слепян, 1980; Черненкова, 2002) оказывается результатом дисфункции процессов онтогенеза и выражается в нарушении межорганных и межтканевых взаимодействий. В литературе описаны многие тератогенные изменения всех типов, классификацию которых приводит Э.И.Слепян (1980).

У древесных видов тератогенные эффекты проявляются чаще всего в характере развития кроны. Отмечают искривление побегов, их перетяжку, вздувание, образование наростов (капов). Например, под влиянием радиации в районе Чернобыля у хвойных видов появились «ведьмины метлы», представляющие собой пучок укороченных бурно ветвящихся побегов, обильно усыпанных шишками, главным образом женскими. Важно, что 50% семян из них снова дают «ведьмины метлы», а остальные — нормальные семена (Козубов, Таскаев, 1994). На пятый год мониторинга после аварии отмечено также возрастание частоты тератологических изменений в проростках *Plantago lanceolata* L. (Фролова и др., 1993).

Ряд авторов (Богатырь, 1984; Довбаш, 1984; Липская, 1984 и др.) отмечает реакцию эпидермального комплекса растений на химическое загрязнение среды. В качестве примера возьмем данные по изменению количества устьиц листовой пластинки *Betula verrucosa* и *Plantago maior* при их произрастании на почвах, загрязненных тяжелыми металлами (Клепикова и др., 2002). Авторы отмечают, что при загрязнении почв Cu, Zn, Cd, Pb с увеличением концентрации этих металлов в вегетативных органах подорожника большого, а также в пасоке и листьях березы бородавчатой достоверно снижается количество устьиц на абаксиальной стороне листа у обоих видов (рис. 3.3).

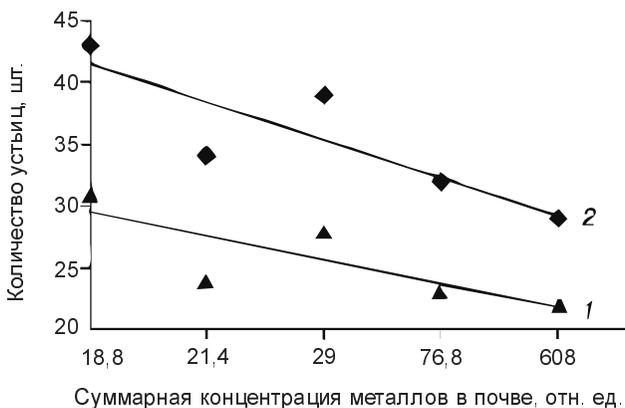


Рис. 3.3. Зависимость количества устьиц в поле зрения микроскопа от суммарной концентрации металлов в почве.

1 — береза бородавчатая; 2 — подорожник большой

3.3.2. Морфологические показатели животных

Характеристики ряда органов и систем, обладающих высокой метаболической активностью и быстро реагирующих на внешние воздействия, традиционно используются для оценки состояния животных организмов при воздействии разных экологических факторов, а также для биоиндикации загрязнения среды (Шварц и др., 1968; Богач и др., 1988; Лебедева и др., 1996). В том числе к ним относятся индексы печени, почек и других органов.

Попытки использовать методы морфофизиологических индикаторов для анализа состояния природных популяций животных, обитающих в условиях химического загрязнения среды обитания, предпринимались неоднократно (Катаев, 1989; Лукьянова, Лукьянов, 1990; Лукьянов, Лукьянова, 1996 и др.). Приведенные в этих работах факты, свидетельствуют об изменении важнейших экстерьерных и интерьерных параметров, а также органометрических индексов, характеризующих интенсивность обменных процессов и их напряженность. Анализ морфофизиологических показателей потомства дуплогнезdnиков в градиенте химического загрязнения среды выполнен Е.А.Бельским и соавторами (Бельский, 1997; Бельский и др. 2005). Важнейшими характеристиками, определяющими выживаемость птенцов в период перехода их к самостоятельной жизни, считаются масса слетков и степень развития их локомоторных органов (Perrins, 1965; Alatalo, Lundberg, 1986).

Таблица 3.2

Средняя масса тела (г) и показатели развития (мм) птенцов дуплогнездников перед вылетом из гнезда (Бельский, 1997)

| Вид птиц и показатели развития | Зона загрязнения | | |
|--------------------------------|------------------|------------------|-------------------|
| | фоновая | буферная | импактная |
| | Масса тела, г | | |
| Мухоловка-пеструшка | 13.95±0.07 (311) | 13.92±0.11 (63) | 13.35±0.45 (16) |
| Большая синица | 18.52±0.18 (54) | 18.27±0.21 (18) | 16.93±0.18 (89) * |
| Московка | 10.16±0.09 (46) | 9.65±0.09 (85) * | 9.25±0.13 (53) * |
| Мухоловка-пеструшка, длина, мм | | | |
| Крыло | 55.3±0.2 (259) | 55.5±0.3 (61) | 53.8±0.6 (16) * |
| 6 перв.маховое | 37.3±0.2 (259) | 38.2±0.3 (61) * | 36.5±0.5 (16) |
| Хвост | 18.0±0.2 (259) | 19.1±0.3 (61) * | 16.1±0.5 (16) * |
| Цевка | 18.1±0.1 (259) | 18.1±0.1 (61) | 17.7±0.1 (16) * |
| Опахало (отн.длины, %) | 73.5±0.3 (259) | 74.2±0.5 (61) | 72.5±1.2 (16) |
| Большая синица | | | |
| Крыло | 58.6±0.4 (44) | 58.4±0.2 (18) | 56.6±0.3 (78) * |
| 6 перв.маховое | 42.2±0.4 (44) | 42.0±0.3 (18) | 40.5±0.3 (78) * |
| Хвост | 32.0±0.5 (44) | 30.7±0.4 (18) | 29.2±0.3 (78) * |
| Цевка | 20.8±0.1 (44) | 20.5±0.2 (18) | 20.1±0.1 (78) * |
| Опахало (отн.длины, %) | 75.1±0.7 (44) | 74.3±0.6 (18) | 72.6±0.5 (78) * |

Примечание. Приведены средние±ошибка, в скобках – объем выборки).

* достоверные отличия ($p < 0.05$) от фонового показателя по критерию Стьюдента.

Масса тела птенцов накануне вылета из гнезда на загрязненных участках оказалась меньше фоновой (табл. 3.2). Различия эти достоверны у большой синицы и московки. Кроме того, токсический эффект проявляется и в увеличении изменчивости этого показателя внутри субпопуляционных группировок (Бельский, 1997).

Подобно массе тела, линейные размеры и степень развития оперения могут влиять на выживаемость птенцов (Alatalo, Lundberg, 1986). У птенцов мухоловки-пеструшки в импактной зоне достоверно уменьшаются по сравнению с фоновыми длина крыла, хвоста и цевки. У птенцов синицы в импактной зоне достоверно меньше все линейные размеры.

Как правило, животные из популяции мелких млекопитающих в условиях интенсивного химического загрязнения отличались большими размерами сердца, почек, надпочечника, меньшими массой тела и размером печени. Все отмеченное трактуется как проявление признаков общего стресса организма, причинами которого могут быть как эффекты прямой интоксикации, так и влияние измененной среды обитания, что исключает возможность однозначной диагностики наблюдаемых морфофизиологических отклонений (Мухачева, 1997).

В течение ряда лет С.В. Мухачева (1996а, 1997) анализировала изменение морфофизиологических индексов у рыжей полевки в градиенте токсической нагрузки. Результаты анализа приведен в табл. 3.3.

Средние значения экстерьерных и интерьерных признаков у рыжей полевки на фоновой (А) и импактной (Б) территориях (Средний Урал, 1990-1995 гг. Мухачева, 1996а)

| Показатели | Группа | Самцы | | | Самки | | |
|---|--------|--------|--------|----------|--------|--------|----------|
| | | А | Б | <i>p</i> | А | Б | <i>p</i> |
| Масса тела, г | Ad | 25.7 | 23.5 | | 28.3 | 25.7 | |
| | Sad | 20.4 | 19.2 | *** | 23.0 | 21.3 | * |
| | Juv | 17.3 | 16.9 | | 16.7 | 15.8 | |
| Длина тела, мм | Ad | 107.8 | 104.5 | | 111.4 | 108.1 | |
| | Sad | 94.6 | 97.8 | ** | 97.2 | 101.5 | ** |
| | Juv | 93.6 | 93.5 | | 92.4 | 93.4 | |
| Масса сердца, мг | Ad | 176.1 | 165.5 | | 183.8 | 171.7 | * |
| | Sad | 133.4 | 129.2 | ** | 135.7 | 140.0 | |
| | Juv | 107.9 | 109.8 | | 105.8 | 115.8 | *** |
| Масса печени, мг | Ad | 1854.8 | 1657.6 | *** | 2206.8 | 2187.1 | |
| | Sad | 1339.5 | 1289.0 | | 1649.5 | 1712.3 | |
| | Juv | 1114.5 | 1046.9 | ** | 1077.1 | 1110.1 | * |
| Масса селезенки, мг | Ad | 461.2 | 113.1 | *** | 286.9 | 112.1 | * |
| | Sad | 295.5 | 75.1 | * | 218.4 | 96.1 | |
| | Juv | 79.6 | 57.9 | * | 58.8 | 48.2 | ** |
| Масса почек, мг | Ad | 217.7 | 211.9 | | 224.48 | 220.7 | |
| | Sad | 168.8 | 158.3 | | 168.7 | 175.4 | |
| | Juv | 129.8 | 128.6 | | 132.3 | 139.0 | * |
| Масса надпочечника, мг | Ad | 5.8 | 6.1 | | 12.0 | 14.5 | * |
| | Sad | 4.2 | 4.5 | | 7.8 | 10.1 | * |
| | Juv | 3.5 | 3.3 | | 3.3 | 3.5 | |
| Масса тимуса, г | Sad | 24.8 | 22.9 | | 26.4 | 26.7 | |
| | Juv | 58.6 | 53.1 | | 70.1 | 59.3 | * |
| Органометрические индексы, ‰ | | | | | | | |
| Отношение масса тела/длина тела (индекс состояния). | Ad | 0.243 | 0.230 | ** | 0.260 | 0.245 | |
| | Sad | 0.204 | 0.195 | | 0.230 | 0.214 | * |
| | Juv | 0.187 | 0.182 | * | 0.183 | 0.181 | |
| Индекс сердца | Ad | 6.91 | 7.06 | | 6.63 | 6.72 | |
| | Sad | 6.59 | 6.73 | | 6.32 | 6.72 | |
| | Juv | 6.36 | 6.68 | ** | 6.43 | 6.87 | *** |
| Индекс печени | Ad | 72.34 | 70.80 | | 78.41 | 85.37 | |
| | Sad | 65.96 | 66.99 | | 74.13 | 81.75 | ** |
| | Juv | 64.86 | 63.01 | | 64.73 | 65.63 | |
| Индекс селезенки | Ad | 17.10 | 4.80 | *** | 10.24 | 4.31 | |
| | Sad | 13.13 | 3.76 | * | 10.14 | 4.55 | * |
| | Juv | 4.69 | 3.42 | * | 3.52 | 2.86 | |
| Индекс почек | Ad | 8.52 | 9.03 | | 8.20 | 8.71 | |
| | Sad | 8.34 | 8.25 | * | 7.8 | 8.46 | |
| | Juv | 7.61 | 7.79 | | 8.00 | 8.25 | |
| Индекс надпочечника | Ad | 0.223 | 0.260 | | 0.454 | 0.578 | ** |
| | Sad | 0.200 | 0.232 | *** | 0.339 | 0.483 | *** |
| | Juv | 0.213 | 0.208 | | 0.205 | 0.214 | |

| Показатели | Группа | Самцы | | | Самки | | |
|--------------------|--------|-------|-------|----------|-------|-------|----------|
| | | А | Б | <i>p</i> | А | Б | <i>p</i> |
| Индекс тимуса | Sad | 1.26 | 1.26 | | 4.15 | 1.30 | |
| | Juv | 3.53 | 3.23 | | 3.35 | 1.38 | |
| Почки/ печень | Ad | 11.97 | 13.12 | | 10.54 | 10.38 | |
| | Sad | 12.73 | 12.53 | ** | 10.71 | 10.59 | |
| | Juv | 11.95 | 12.44 | | 12.55 | 12.69 | |
| Надпочечник/печень | Ad | 0.312 | 0.383 | | 0.576 | 0.689 | |
| | Sad | 0.309 | 0.350 | *** | 0.454 | 0.584 | * |
| | Juv | 0.337 | 0.334 | | 0.327 | 0.324 | |

Примечание: Ad – перезимовавшие особи; Sad – половозрелые сеголетки; Juv – неполовозрелые прибылые зверьки.

Уровни статистической значимости различий между средними значениями признаков особей на импактных и фоновых территориях по *t*-критерию Стьюдента: * – $p < 0.1$; ** – $p < 0.05$; *** – $p < 0.01$.

Другие авторы (Ковальчук и др., 2002) также отмечают достоверное снижение массы тела полевок и лесных мышей, обитающих на территориях с высоким уровнем химического загрязнения. Интересно, что они же обнаружили прямую корреляционную зависимость между высоким содержанием кадмия в тканях самок и сниженной массой тела новорожденных детенышей рыжей полевки. Однако и в этом случае вес новорожденных может быть связан не с прямым токсическим влиянием, а с меньшей массой самок-родителей.

Следует отметить, что кормообеспеченность животных и условия существования могут влиять на массу и размеры животных в пессимальных условиях (Шварц и др., 1968; Ивантер и др., 1985). Анализ экстерьерных признаков (масса тела и линейные размеры) показывает, что зверьки с фоновых участков отличаются в целом более крупными размерами. На основании данных о динамике роста рыжих полевок в естественных условиях Л.Ханссон (Hansson, 1991, 1992) установил, что популяционные различия этих показателей – результат адаптации к условиям питания. Вместе с тем нельзя исключить возможность влияния прямого токсического загрязнения среды на эти параметры.

В нашем случае об ухудшении условий существования мелких млекопитающих вблизи источника токсических выбросов свидетельствует изменение индекса состояния (см. табл. 3.3). Поскольку в наибольшей степени эти различия проявляются в группах перезимовавших зверьков, более длительное время контактирующих с токсическим фактором, то наряду с ухудшением кормовых условий возможную роль в наблюдаемых отклонениях играет и прямое токсическое воздействие (Мухачева, 1997; Мухачева, Тарахтий, 2004).

Интенсивность метаболических процессов. Состояние печени животных является одним из главных морфологических индикаторов. Изменение величины этого органа отражает способность животных к накоплению питательных веществ в конкретных условиях среды и в зависимости от их физиологического

состояния. Размер печени свидетельствует о напряженности обменного баланса в организме. Отмечено достоверное уменьшение печени у самок на загрязненных территориях и более высокие значения относительного размера печени у размножающихся самок из зон химического загрязнения (максимальные — у перезимовавших; Мухачева, 1997). Подобная защищенность размножающихся зверьков связана, возможно, с накоплением запасов питательных веществ в печени, характерным для животных, несущих большую физиологическую нагрузку. Обнаружено более активное участие самок в размножении на загрязненных участках по сравнению с фоновыми (Мухачева, Безель, 1995; Безель, Мухачева, 1995; Мухачева, 2001). Это обстоятельство и повышенный индекс печени, возможно, свидетельствуют о реакции зверьков на их пониженную численность на загрязненных участках, что благоприятно влияет на участие зверьков в размножении вблизи источника выбросов.

Как отмечалось выше, печень играет важную роль в кроветворении и является местом утилизации разрушенных эритроцитов и синтеза гемоглобина, а также депо крови. Этот орган активно участвует в процессе нейтрализации токсикантов, поступающих в организм. Связывание тяжелых металлов, их транспорт внутри организма и выведение осуществляются металлотioneинами и желчными кислотами, синтезируемыми в печени (Романенко, 1978).

С другой стороны, поступление токсикантов в организм повышает активность оксигеназ в микросомах печени. При этом генерируются активные формы кислорода, избыток которых приводит к накоплению продуктов перекисного окисления липидов (Арчаков, 1975). Выше мы уже обсуждали интенсификацию перекисного окисления липидов у птенцов мухоловки-пеструшки и большой синицы в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода (Бельский, Степанова, 1995). Активизацию оксигеназ в печени регистрировали также у птенцов мухоловки-пеструшки вблизи медно-никелевого завода в Финляндии (Eeva et al., 2000). Инактивацию радикалов, способных повреждать биомембраны, осуществляют эндогенные антиоксиданты — витамины А и Е (Кухтина и др., 1983). Их концентрации в печени птенцов мухоловки-пеструшки и большой синицы уменьшаются с ростом токсической нагрузки (Бельский, Степанова, 1995).

Если токсические эффекты воздействия тяжелых металлов на печень птиц хорошо изучены в лаборатории (См., например, Даскалова, 1989; Hoffman et al., 1985), то работ проведенных в природных условиях, когда токсическое воздействие носит комплексный характер, в том числе осложнено другими факторами внешней среды, меньше (Grue et al., 1986; Nyholm, 1995). Из них отметим исследования морфофизиологических нарушений у оседлых видов птиц из окрестностей металлургического комбината в Болгарии, которые диагностируются как интерстициальный и грануломатозный гепатит (Дончев, Стоянов, 1984).

Иногда гиперфункция печени в условиях токсического воздействия может проявляться внешне в увеличении ее размеров. Это отмечали у крякв, зимующих на загрязненном водоеме в Белоруссии (Kozulin, Pavluschick, 1993), у птенцов мухоловки-пеструшки в окрестностях металлургического завода в Швеции, — у них индекс печени возрастал с 4.2% в контроле до 4.5% вблизи завода (Nyholm, 1995).

Е.А. Бельский с соавт. (2005) отмечают, что относительная масса печени птенцов-дуплогнездников достоверно больше в зоне максимального загрязнения. Так индекс печени на фоновых территориях составлял $4.28 \pm 0.09 \%$, в буферной зоне — $5.15 \pm 0.26 \%$, в импактной зоне — $5.72 \pm 0.34 \%$ (различия от контроля статистически достоверны).

Почки более других внутренних органов чувствительны к изменению обмена веществ. Интенсификация метаболических процессов в организме сопровождается повышением индекса почек (Шварц и др., 1968; Ивантер и др., 1985). В изучаемых популяциях рыжей полевки отмечена подобная тенденция увеличения почечного индекса в градиенте токсической нагрузки. Максимальные различия регистрируются у перезимовавших зверьков (Мухачева, Безель, 1995; Мухачева, 1996 а).

Существенная роль в адаптации организмов млекопитающих к изменяющимся условиям окружающей среды принадлежит щитовидной железе. В условиях повышенного радиационного фона отмечено уменьшение объема и высоты фолликулярного эпителия этого органа, возрастание количества коллоида и размеров фолликул. Увеличение массы тела и более позднее вступление сеголеток полевок-экономок в размножение, по мнению ряда авторов (Ермакова, Раскоша, 2005; Башлыкова, Ермакова, 2006) может быть связано с тиреоидной недостаточностью, поскольку известно, что угнетение функциональной активности щитовидной железы снижает интенсивность обменных процессов, может привести к увеличению массы тела зверьков и задержке полового созревания.

В то же время характерное повышение индекса сердца у животных на загрязненных участках может свидетельствовать о повышенной активности зверьков (Шварц и др., 1968). Возможно, что ограниченное количество пригодных для обитания участков (деградация среды) ведет к увеличению миграционной активности их в импактной зоне (Мухачева, Лукьянов, 1997). Максимальные различия по этому показателю отмечены у неполовозрелых зверьков, двигательная активность которых особенно высока (Мухачева, 1997; Мухачева, Тарахтий, 2004).

Наличие стрессирующего фактора. Известно, что размер надпочечников является одним из наиболее реактивных показателей общего физиологического состояния животных. Любые условия, требующие мобилизации внутренних сил организма в ответ на самые различные стрессирующие факторы, в том числе токсические, ведут к неспецифической гиперфункции этого органа. Наиболее высокие индексы надпочечника отмечены у перезимовавших и прибывших половозрелых самок на загрязненных участках (см. табл.3.3). Это связано с отмеченной уже активизацией у последних репродуктивной функции. Установлено также увеличение индекса надпочечника и у самцов, особенно в группе перезимовавших зверьков.

Отметим, что в условиях геохимической аномалии у рыжей полевки также наблюдается увеличение индекса надпочечника, гипертрофия пучковой зоны, что свидетельствует об интенсификации выработки глюкокортикоидов, обеспечивающих повышение неспецифической резистентности (Михеева, Байтимова, 2005; Михеева и др., 2006).

Показатели развития животных и интенсивности роста молодняка. Известно, что функции и размер тимуса зависят от условий обитания и физиологического состояния организма. Отмечено, что неблагоприятные условия существования ведут к ускорению инволюции этого органа у молодых животных. С этих позиций уменьшение размеров тимуса у неполовозрелых самок на загрязненных территориях следует рассматривать как показатель более высоких темпов их физиологического развития, что полностью соответствует их более высокой репродуктивной активности (Мухачева, 1997).

Иммунный статус животных. Наблюдаемое снижение абсолютных и относительных размеров селезенки при возрастании токсической нагрузки во всех половозрастных группах кажется неожиданным. Селезенка является иммунокомпетентным органом, выполняющим защитную функцию. Ее размеры активно реагируют на поступление в организм инфекций и при других стрессовых ситуациях. В приводимых выборках (табл. 3.3) перезимовавшие самцы, например, на загрязненных участках имели средний индекс $4.8.^0/_{00}$ при $17.1^0/_{00}$ на фоновых. Возможно, что при благоприятных условиях существования зверьков на фоновых участках наряду со здоровыми особями в этих местообитаниях сохраняются ослабленные и даже больные зверьки (более 1/3 перезимовавших самцов на фоновых территориях имели увеличенный размер селезенки). В то же время на загрязненных участках в условиях жесткой конкуренции за место обитания такие особи элиминируются из популяции. Зверьков с увеличенной селезенкой в этих зонах было не более 5% (Мухачева, 1997).

Состояние репродуктивных органов. Отметим, что абсолютные и относительные размеры семенников у самцов увеличиваются по мере возрастания токсической нагрузки. При морфологическом изучении половой системы самцов отмечены достоверные различия в размерах семенников (табл. 3.4).

Таблица 3.4

Размер семенников у самцов рыжей полевки с фоновой и нарушенной территорий (Средний Урал, 1990-1995 гг.; Мухачева, 2001).

| Показатели | Демографическая группа | Участок | |
|---------------------|------------------------|---------|-----------|
| | | фоновый | импактный |
| Вес семенника, мг | Ad | 376,4 | 389,1 |
| | Sad | 234,3 | 288,7* |
| | Juv | 10,7 | 13,3 |
| Индекс семенника, % | Ad | 14,81 | 16,69** |
| | Sad | 11,80 | 15,03** |
| | Juv | 0,68 | 0,83 |
| Выборка, шт. | Ad | 55 | 75 |
| | Sad | 14 | 60 |
| | Juv | 140 | 130 |

Пр и м е ч а н и е. Ad — перезимовавшие особи; Sad — половозрелые сеголетки; Juv — неполовозрелые прибылые зверьки.

Уровни статистической значимости различий между средними значениями признаков особей на импактных и фоновых территориях по *t*-критерию Стьюдента: * $p \leq 0,05$ ** $p \leq 0,01$

В ходе гистологического анализа микроструктуры семенников половозрелых особей рыжей полевки, отловленных в градиенте химического загрязнения, С.В. Мухачевой и Ю.А. Давыдовой (2006) выявлены патоморфологические изменения, затрагивающие как герминативную часть органа, так и его микроциркуляторную систему. Среди нарушений, касающихся канальцевого пространства, преобладали атрофия извитых семенных канальцев и дезорганизация клеток эпителио-сперматогенного слоя. В ряде случаев наблюдали появление в просвете канальцев многоядерных гигантских клеток, инкапсулированных включений ядерного материала, опустошение канальцев и очаговый некроз. Патоморфологические изменения в микроциркуляторной системе обнаружены как в строме семенника, так и в сосудистом русле капсулы. Типичными нарушениями гемодинамики являлись утолщение стенки сосудов, сладжирование эритроцитов, выпадение зерен гемосидерина, периваскулярный отек. Отмечали расслоение кровяной массы на эритроцитарную и плазму, а также частичный гемолиз. У животных, отловленных вблизи факела выбросов, регистрировали плазморрагические явления.

Анализ изменений, отмеченных у животных в градиенте химического загрязнения, позволил сделать вывод о разнонаправленном характере наблюдаемых отличий. Доля самцов, имеющих нарушения в канальцевой части семенника, минимальна в импактной зоне, максимальна — на фоновом участке (30-й км). Обратная зависимость отмечена для нарушений гемодинамики гонад: максимальные значения зарегистрированы у зверьков, отловленных в непосредственной близости от источника эмиссии, промежуточные — на буферном и фоновом (20й км) участках, минимальные — на ненарушенной территории в 30 км от факела выбросов (Мухачева, Давыдова, 2006).

В ходе микроскопического исследования мазковых препаратов содержимого придатков были выявлены различия в составе спермиев (Мухачева, Суркова, 1995). У самцов с загрязненных участков было зарегистрировано достоверно большее ($p \leq 0,05$) число сперматозоидов с оптимальной для оплодотворения величиной головки (90,9% против 83,1% на фоновых участках) при снижении доли патологических форм (0,99 % и 2,84 % соответственно). Однако, несмотря на отмеченные различия, в целом самцы с обоих участков характеризовались нормоспермией.

Повышенная репродуктивная активность самцов соответствует обсуждаемому факту более полного участия в размножении самок на загрязненных участках.

У красной полевки, обитающей в зоне повышенного радиационного фона, отмечены выраженные деструктивные изменения в эндокринных и генеративных отделах семенников (Мамина, 2005; Мамина, Жигальский, 2004). Авторы считают, что увеличение пролиферативной активности сперматогенного эпителия можно рассматривать в качестве компенсаторно-защитной реакции.

В условиях естественной геохимической провинции отмечено увеличение индекса семенников у рыжей полевки, что может свидетельствовать о повышенном репродуктивном потенциале половозрелых особей и ускоренном созревании молодых животных. (Михеева, Байтимерова, 2006).

Отмеченные изменения скорее всего могут быть объяснены реакцией популяции на общую пессимизацию условий существования, т.е. прямо обусловлены средовым фактором. С другой стороны, то, что физиологическая напряженность наиболее выражена у перезимовавших животных, более длительное время контактирующих с токсическим фактором, не исключает возможность прямого токсического воздействия на организм зверьков (см. табл. 3.3).

Нарушение поведения животных. Влияние токсикантов может отразиться на поведении животных (Шилова, 1993, 1999; Шилова, Шатуновский, 2005). Отмечено, что полевки, затравленные дильдрином, вели себя иначе, чем интактные зверьки: они реже останавливались на «угрозу» в условиях эксперимента в «открытом поле». Подобная неадекватность в поведении зверьков неизбежно ведет к их повышенной элиминации из популяций. По данным И.А. Рябцева родители канюков приносили в гнезда полевок, содержащих более высокие уровни радиоактивности по сравнению с полевками, отловленными давилками в тех же зонах.

Американские ученые отмечали потерю способности к размножению у самцов лабораторных мышей, клетки которых подвергали ежедневному шумовому воздействию, используя для этого магнитофонную запись шумов метрополитена.

Обширные исследования американских и австрийских ученых (New Scientist, 2004) показали, что даже минимальные дозы пестицидов способны существенно повлиять на поведение животных. Наблюдения за цаплями, улитками, перепелами, крысами, макаками, мелкими рыбешками, лягушками и соколами показали изменение стратегии выбора партнера, родительских навыков, умения строить гнезда и добывать пищу, взаимоотношений с хищником и т.д. Отмечено также, что скворцы под влиянием инсектицида дикротифоса меньше поют и летают, менее активно ищут корм. Совсем небольшие дозы эндосульфана лишают тритонов способности воспринимать феромоны противоположного пола. Самцы чаек, вылупившиеся из яиц со следами ДДТ, стремятся спариваться между собой. Особо отметим, что чаще всего эти отклонения в поведении обнаруживаются при воздействии малых доз токсиканта, при которых еще отсутствуют морфологические или функциональные признаки поражения.

3.3.3. Флуктуирующая асимметрия (ФА) в качестве метода диагностики токсических эффектов онтогенетического уровня

Последнее время для оценки состояния живых организмов в условиях токсического загрязнения среды используют метод оценки асимметрии билатеральных признаков, основанный на имманентной характеристике живых организмов — симметрии мерных или количественных признаков. Исходным является положение, что минимальный уровень ФА должен иметь место лишь при оптимальных условиях развития. При стрессовых воздействиях этот показатель возрастает, отражая отклонение в процессе онтогенеза. Предполагается известной генетически заданная норма развития, а любые отклонения признака от симметричности означают отклонение от этой нормы. Традиционный подход к оценке ФА в популяционной выборке основан на вы-

числении среднего значения или частоты встречаемости асимметричных признаков (Захаров и др., 2000, 2001; Гелашвили и др., 2004).

Метод флуктуирующей асимметрии был применен для анализа популяций малой лесной мыши, обитающей в зонах Восточно-Уральского радиоактивного следа (Васильев и др., 1996, 2003). Более высокое фенетическое разнообразие и повышенный уровень встречаемости аберраций черепа у зверьков выявлены с радиационно загрязненных участков. Авторы отмечают возрастание индекса ФА у молодых самок на всех импактных участках территории ВУРСа. Максимальный уровень показателя отмечен у молодых животных, с возрастом он снижается, что, вероятно, связано с более интенсивной элиминацией «асимметричных» животных на загрязненных участках. У самок с контрольных участков индекс ФА в среднем невысок и не изменяется с возрастом. На основании проведенного анализа авторы приходят к интересному выводу, согласно которому в поселениях малой лесной мыши под влиянием радиационного фактора независимо от плотности заселения зверьков за срок, прошедший с момента загрязнения (до 135 поколений) происходил процесс направленной перестройки эпигенетической системы импактных популяций. Поскольку установлено, что частота фенотипов достаточно устойчиво сохраняется в контрольных и импактных популяциях в разные годы, то ситуация, видимо, к настоящему времени близка к стабилизации. Отмеченные процессы преобразования эпигенетической структуры популяций сопровождаются увеличением общего уровня радиорезистентности животных, отмечаемой другими авторами (см., например, Ильенко, Крапивко, 1989).

В.М.Захаровым с соавт. (2000) предложена система балльной оценки, позволяющая оценить состояние окружающей среды по уровню стабильности развития (ФА) индикаторных видов. Следует подчеркнуть неспецифичность отклонений стабильности развития организмов по отношению к действующим неблагоприятным факторам среды. По данным Е.Г. Шадринной с соавт. (2003) высокая ФА у мелких млекопитающих (полевки, бурозубки) и разнообразных видов растительности отмечена в условиях интенсивного влияния горнодобывающих отраслей промышленности (отвал, дренажные полигоны и т.д.) Якутии.

При несомненной перспективности использования метода ФА в биоиндикационных исследованиях остается открытым вопрос об экотоксикологической значимости полученных показателей. Наличие отклонений в развитии еще однозначно не определяет судьбу организма, в том числе и такую важнейшую характеристику, как репродуктивный успех особи. В полной мере это относится к изменению жизнеспособности популяций индикаторных видов, в которых определен повышенный уровень ФА.

3.4. Популяционный уровень экотоксикологических эффектов

3.4.1. Влияние токсических факторов на процессы воспроизводства в природных популяциях животных и растений

Воспроизводство является одним из ключевых процессов, определяющих жизнеспособность природных популяций животных и растений.

Особо значимы эти процессы в нестабильных условиях, в том числе при химическом загрязнении среды обитания, которое следует рассматривать в качестве одного из экстремальных факторов антропогенного происхождения.

3.4.1.1. Процессы воспроизводства в растительных ценопопуляциях

Объектом исследования были ценопопуляции *Taraxacum officinale* s.l. — многолетний, стержнекорневой поликарпик (Определитель..., 1994), по типу полового размножения — факультативный апомикт, триплоид. Семена его образуются посредством нередуцированного партеногенеза. Вид полиморфный. Установлено, что структуру исследуемых ценопопуляций составляют две морфологические формы: *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme*, причем доля первой на всех изученных участках составляет от 56 до 90% от общей численности (Жуйкова, 1999).

В полевые сезоны 1999-2004 гг. были исследованы семь ценопопуляций *T. officinale* s.l., произрастающих на участках с различным уровнем химического загрязнения почвы аэральными выбросами крупного металлургического комбината (г. Н.Тагил, Свердловская обл.). Геоботанические и почвенные условия на всех изученных участках были идентичными (Жуйкова и др., 1999). Фактором среды, определяющим репродуктивную способность ценопопуляций, выступает уровень химического загрязнения почв. Суммарная токсическая нагрузка, учитывающая вклад тяжелых металлов (Zn, Cu, Pb, Cd), в почвах, была выражена в относительных единицах и варьировала от 1 до 33 (Безель и др., 1998; Жуйкова, 1999; Жуйкова и др., 1999). В соответствии с этим исследованные ценопопуляции были разделены на фоновую (1 отн. ед), буферные (3.65-4.0 и 6.5-8.38 отн. ед.) и импактную (33 отн. ед.).

Особенности функционального состояния мужского гаметофита Taraxacum officinale s.l. в условиях токсического загрязнения среды. Меристема, а также образующиеся из нее генеративные органы, в частности мужская генеративная сфера, наиболее чувствительны к токсическому действию промышленных загрязнителей (Шевченко, 1983; Бессонова, 1992; Шумный и др., 1993). При изучении реакции мужского гаметофита на воздействие внешних факторов принято различать оплодотворяющую способность (фертильность) и жизнеспособность пыльцы. Фертильность предполагает способность мужского гаметофита вызывать полное оплодотворение. Жизнеспособность пыльцы рассматривается, как способность ее к росту на соответствующих тканях пестика (Северюхина, Жуйкова, 2004). Реакция пыльцы на действие физических и химических факторов может быть различна. Рядом исследователей (Дорошенко, 1928; Церлинг, 1941; Власюк, 1969) установлено, что микроэлементы и УФ-радиация в малых дозах стимулируют ростовые процессы, при высоких — их подавляют.

Большой материал накоплен по негативному влиянию высоких концентраций тяжелых металлов и радиации на функциональное состояние и физиологическую активность пыльцы главным образом у древесных и кустарнико-

вых растений (Шкарлет, 1972; Огинова и др., 1990; Федорков, 1991; Бессонова, 1992; Попова и др., 1992; Осколков, 1998 (а); Склонная, Ругузова, 2002; Третьякова, Носкова, 2004; Chaney, Strickland, 1974; Masaru et al., 1976; Beda, 1982; Holub, Ostrolucka, 1988).

Наличие и обилие пыльцы. Рассмотрены три градации обилия пыльцы: низкая, средняя и высокая (Северюхина, Жуйкова, 2003). Наиболее часто встречаются растения со средним и высоким количеством пыльцы. При этом различий между изучаемыми популяциями, произрастающим в градиенте токсической нагрузки, не установлено.

Размеры пыльцевых зерен. С увеличением загрязнения отмечено (рис. 3.4) незначительное уменьшение средних размеров пыльцы. Для формы *T. off. f. pectinatiforme* снижение достоверно ($p < 0,001$).

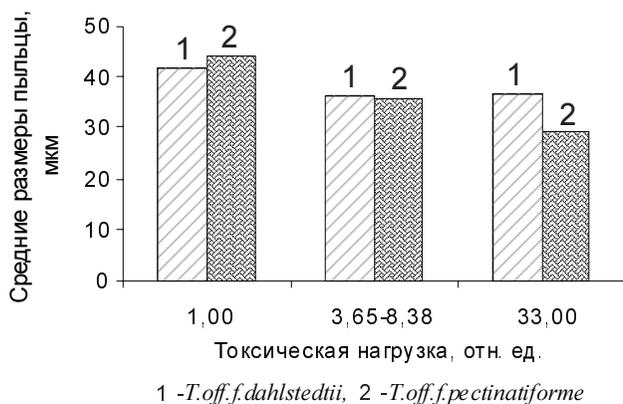


Рис. 3.4. Зависимость размеров пыльцы от уровня химического загрязнения

Аналогичная тенденция к уменьшению размеров пыльцевых зерен в условиях техногенного загрязнения выявлена В.П. Бессоновой (1992), О.Н. Поповой с соавт. (1992), и др. Установлено, что влияние химического загрязнения проявляется у обеих форм в элиминации особей с крупными пыльцевыми зёрнами (рис. 3.5).

В нашем случае наряду с мелкими пыльцевыми зёрнами встречались и очень крупные. Варьирование размеров фертильной пыльцы у *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme* не выходит за пределы нормы, дефектных пыльцевых зерен у исследуемых форм не выявлено.

Оплодотворяющая способность пыльцы *T. officinale* s.l. в градиенте токсической нагрузки. Возникновение частичной или полной стерильности у растений часто связывают с нарушением правильного развития и строения пыльцы (Поддубная-Арнольди, 1976; Левина, 1981; Бондарь, Частокolenko, 1990). В модели пошагового дискриминантного анализа показатель

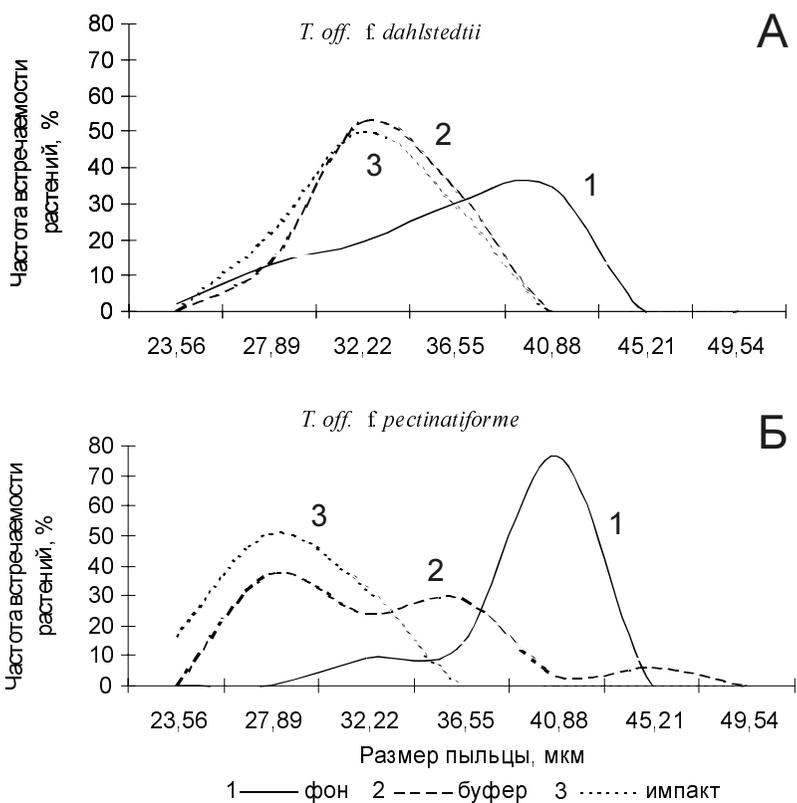


Рис. 3.5. Частота встречаемости растений с различным размерами пыльцы у растений фоновой (1), буферной (2) и импактной (3) ценопопуляций *T. off. f. dahlstedtii* (А) и *T. off. f. pectinatiforme* (Б), (Жуйкова и др., 2006)

фертильности пыльцы обеих форм в нашем случае достоверно различается на всех участках (рис. 3.6). Установлены значительные различия между ценопопуляциями минимально и максимально загрязненных участков по количеству фертильной пыльцы на одно растение вдоль первой дискриминантной канонической функции. Буферные территории занимают промежуточное положение. Различия между всеми выборочными центроидами статистически достоверны ($P < 0.05$).

С ростом техногенного загрязнения доля фертильной пыльцы достоверно ($p < 0,001$) снижается (рис. 3.7). Соответственно возрастает доля стерильных пыльцевых зерен.

На рис. 3.8 представлено распределение растений одуванчика с разным уровнем фертильности пыльцы. В качестве критического значения ($C_{кр}$)

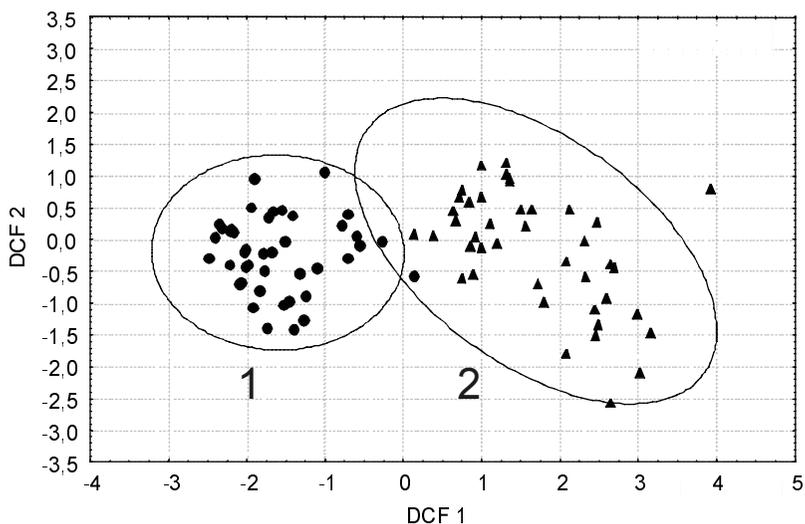


Рис. 3.6. Дискриминантный анализ фертильности пыльцы у ценопопуляций *T. officinale* s.l. в фоновой (1) и импактной (2) ценопопуляциях, (Жуйкова и др., 2006)

фертильности пыльцы можно принять уровень, превышение которого обнаружено у 95 % растений на фоновой территории. В нашем случае $C_{кр}$ для обеих форм составляет 70,14 %. На рисунке 3.8 представлена частота встречаемости растений с пыльцой, размеры которой не превышали данного значения. В результате частота встречаемости растений обеих форм одуванчика с фертильностью пыльцы ниже критического уровня («некондиционная» пыльца) изменяется от 5 % на минимально загрязненном участке до 100 % на импактном (рис. 3.9).

Известно, что *T. officinale* s.l. является видом с апомиктичным способом размножения. Вместе с тем высокие значения стерильности пыльцы из ценопопуляций максимально загрязненных территорий по сравнению с фоновыми указывают на существенную роль химического загрязнения в процессе формирования фертильной пыльцы.

Жизнеспособность пыльцы T. officinale s.l. в условиях токсического загрязнения среды. Наиболее точным методом определения жизнеспособности пыльцы считается проращивание последней на рыльце пестика. В связи с тем, что гинецей одуванчика очень мелкий и затрудняет использование данного метода, мы воспользовались другими видами растений (*Malus domestica* Borkh., *Veronica chamaedrys* L. и *Convallaria majalis* L.). Установлено, что пыльца одуванчика потенциально способна к оплодотворению, но в исследуемых биотопах эта функция не реализуется (Северюхина, Жуйкова, 2003). Поскольку *T. officinale* s.l. является апомиктом, в условиях токсического загряз-

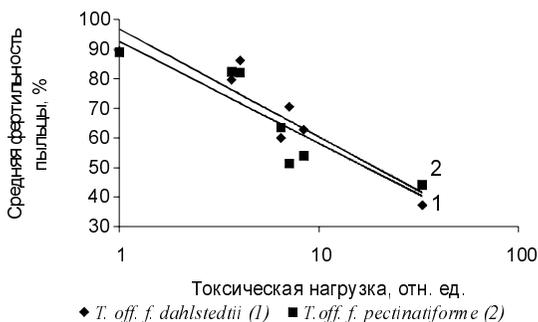


Рис. 3.7. Зависимость фертильности пыльцы исследуемых морфологических форм *T. off. f. dahlstedtii* (1) и *T. off. f. pectinatiforme* (2), от уровня химического загрязнения

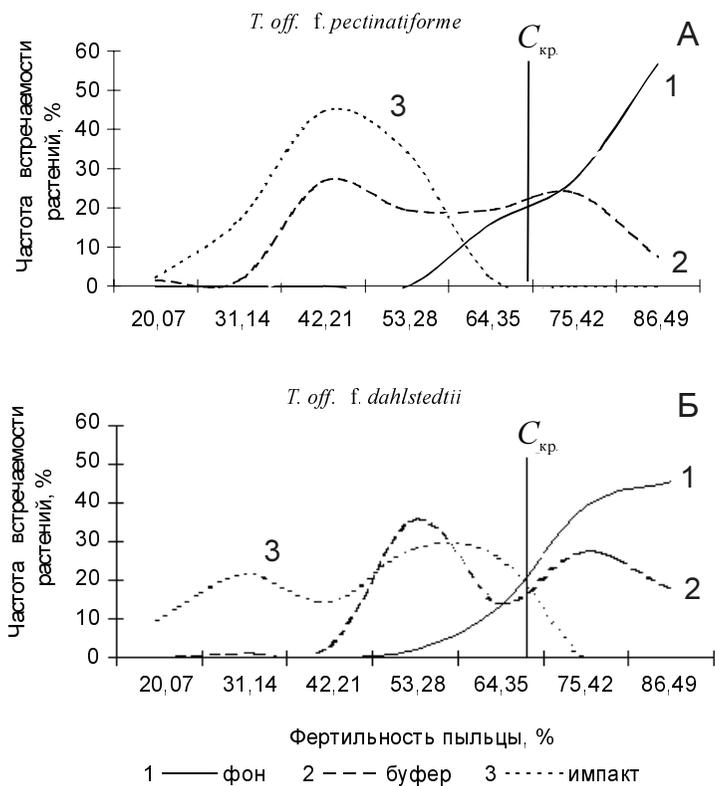


Рис. 3.8. Частота встречаемости растений *T. off. f. dahlstedtii* (Б) и *T. off. f. pectinatiforme* (А) с различным уровнем фертильности пыльцы в фоновой (1), буферной (2) и импактной (3) ценопопуляциях

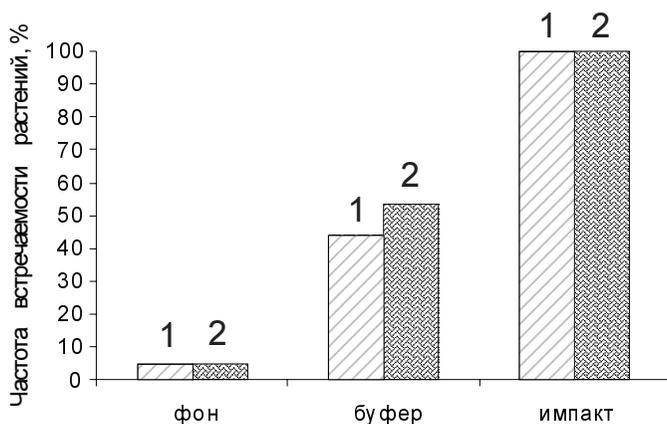


Рис. 3.9. Доля растений *T. off. f. dahlstedtii* (1) и *T. off. f. pectinatiforme* (2) с фертильностью пыльцы ниже критического уровня на участках с разным уровнем загрязнения

нения среды состояние мужского гаметофита, вероятно, не определяет благополучие ценопопуляций и может рассматриваться лишь в качестве диагностического признака.

Семенная продуктивность растений. Семенное возобновление вида — это поддержание оптимальной плотности популяции за счет семенного размножения, от успешности которого зависит биологическая результативность всех предшествующих ему репродуктивных процессов. Одним из факторов, определяющих популяционный уровень репродукции растений, является общая плотность популяции. При ее изменении у отдельных особей меняются размер, высота, число цветonoсов. При этом отдельные репродуктивные структуры особей реагируют на плотность слабо, другие — высокопластичны (Zimmerman, Weis, 1984; Watkinson, 1986; Злобин, 1989, 1993). Репродуктивный процесс зависит также от возрастной структуры популяции (Носова 1970, 1979).

В качестве показателей семенной продуктивности рассмотрим следующие: потенциальную продуктивность (ПСП) — количество семян на один генеративный побег или одну особь; реальную продуктивность (РСП) — количество зрелых полноценных семян на один генеративный побег или особь.

Снижение репродуктивной деятельности растений под действием промышленных загрязнителей связано, с одной стороны, с ухудшением общего жизненного состояния особей, с другой — непосредственным поражением токсикантами репродуктивных органов (Влияние промышленного..., 1990; Лянгузова, Мазная, 1996).

Отмечается резкое снижение или полное отсутствие естественного возобновления ценопопуляций, на примере сосны обыкновенной (Влияние

промышленного..., 1990; Комплексная..., 1992; Осколков, 1998б; Меншиков, Ившин, 2006), лиственницы сибирской (Карасева, 1998), березы повислой и березы пушистой (Васфилов, Махнев, 1990). В зоне максимального загрязнения негативное воздействие на генеративные процессы может стать причиной отсутствия естественного возобновления (Ставрова, 1990а).

У одних видов (в частности голосеменных) наблюдается снижение семенной продуктивности, массы и доли развитых семян, у других (виды *Vaccinium*) вышеперечисленные показатели остаются неизменными, а у третьих (многолетние травянистые виды) возможно даже повышение семенной продуктивности особей с одновременным уменьшением массы и качества семян. Отмеченную повышенную семенную продуктивность в условиях загрязнения среды можно рассматривать в качестве проявления одного из приспособлений ценопопуляций к условиям техногенного стресса.

Характеристика морфологических показателей репродуктивной сферы T. officinale s.l. Поскольку состояние материнских растений определяет семенную продуктивность, был проведен анализ морфологических показателей генеративной сферы средневозрастных особей *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme*, произрастающих в градиенте токсической нагрузки. Установлено (Жуйкова, Северюхина, 2001; Северюхина, Жуйкова, 2002), что длина генеративного побега, его диаметр у основания и вершины цветоноса, диаметр цветоложа во всех ценопопуляциях имеют очень близкие средние значения и не изменяются под действием погодных условий. При этом исследуемые показатели характеризуются низкой степенью варьирования (от 2 % до 3 %, в единичных случаях до 6 %.) Аналогичные данные получены А.Б. Савиновым (1998) при изучении габитуальных признаков одуванчика лекарственного из биотопов с разным уровнем загрязнения.

Число генеративных побегов. Количество генеративных побегов у отдельных средневозрастных особей двух морфологических форм *T. officinale* s.l. в градиенте химического загрязнения варьирует от 3 до 30. Встречаются единичные экземпляры одуванчика с большим количеством цветоносов (47–50 шт. на одно растение). В рамках трехфакторного дисперсионного анализа установлено высокозначимое влияние токсической нагрузки на число цветоносов у *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme* во все исследуемые вегетационные сезоны ($p < 0,001$).

Наличие на загрязненных участках высокопродуктивных по количеству цветоносов растений вряд ли можно объяснить прямым влиянием загрязнения почв. Скорее, отмеченный факт свидетельствует об исходной гетерогенности ценопопуляций *T. officinale* s.l., при которой на всех участках присутствуют особи, обладающие высокой продуктивностью. При этом на загрязненных участках сохраняется их большая доля за счет повышенной элиминации иных вариантов (Жуйкова и др., 2002-а). Аналогичные данные получены М.Р. Трубиной и А.К. Махневым (1999), А.Б. Савиновым (1998) и Е.Р. Вайцеховской (1995).

Для оценки влияния метеорологических условий вегетационных сезонов 2000 – 2004 гг. на изучаемый показатель проведен дисперсионный анализ, который выявил высокозначимое влияние погоды на количество цветоносов

обоих форм одуванчика. Кроме того, отмечено значительное совместное влияние факторов токсической нагрузки и погодных условий на исследуемый показатель ($p < 0,001$).

Общее количество семян в корзинке. Анализ общего числа семян в корзинке у исследуемых морфологических форм *T. officinale* s.l. показал, что данный признак варьирует в диапазоне от 67 до 323 шт., причем во всех вариантах характеризуется низкой степенью изменчивости ($CV=1,8 - 5,9 \%$). Наблюдаются некоторые колебания общего количества семян в корзинке в разные вегетационные сезоны на разных участках, однако, однонаправленного изменения данного показателя с ростом химического загрязнения не выявлено. В целом можно считать исследуемый параметр независимым от уровня загрязнения.

Количество выполненных семян в корзинке. Общее количество семян в корзинке еще не дает полной оценки семенного воспроизводства, так как не все семена в ней могут быть качественными (выполненными). У *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme*, произрастающих в градиенте химического загрязнения, среднее количество выполненных семян в корзинке во всех вариантах варьирует от 45 до 212 шт. В целом, независимо от метеорологических условий вегетационного сезона, для обеих форм выявлена тенденция к снижению числа полноценных семян на одном генеративном побеге в градиенте токсической нагрузки.

Количество неполноценных семян в корзинке. Количество пустых семян в корзинках варьирует от 0 до 240 шт. По мере снижения числа полноценных семян естественно возрастает доля невыполненных. Увеличение доли недоразвитых семян по мере роста загрязненности территории показано в работах В.А. Осолкова (1998б), Н.И. Ставровой (1990а), А.Б. Савинова (1998).

На рис. 3.10 представлено соотношение выполненных и невыполненных семян в корзинке в градиенте токсической нагрузки. Видно, что оно может колебаться от 67 до 98 %. У *T. off. f. dahlstedtii* на участках фоновой и буферной зон с увеличением загрязнения доля полноценных семян возрастает, однако значительно снижается на участке с максимальным загрязнением. У *T. off. f. pectinatiforme* процент выполненных семян на импактном участке значительно ниже, чем на всех остальных, что подтверждает метод множественных сравнений Шеффе ($p < 0,01$). На участках фоновой и буферной зон количество полноценных семян у исследуемой формы самое высокое и может достигать 90 % и более.

Подобная картина отмечена во все сезоны. Увеличение относительного количества невыполненных семян по градиенту загрязнения может свидетельствовать о повреждающем действии токсиантов на женские генеративные структуры (Влияние промышленного..., 1990).

Средняя семенная продуктивность особи напрямую зависит от количества генеративных побегов и числа формируемых особью семян в корзинке. Методом двухфакторного дисперсионного анализа показано достоверное увеличение исследуемого показателя в градиенте токсической нагрузки для обеих форм ($p < 0,001$).

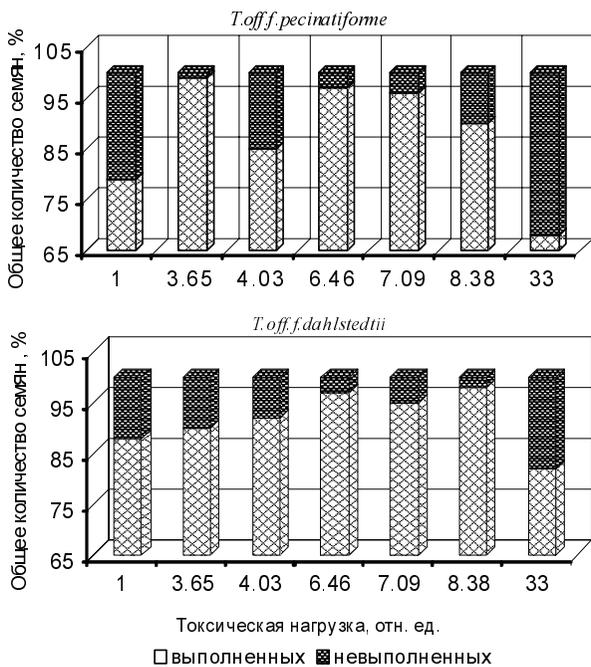


Рис. 3.10 Соотношение выполненных (1) и невыполненных (2) семян в корзинке в градиенте токсической нагрузки (данные 2000 г.)

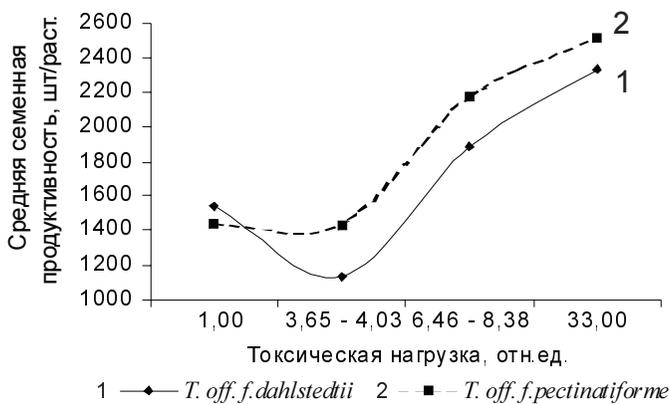


Рис. 3.11. Зависимость средней семенной продуктивности у *T. off. f. dahlstedtii* (1) и *T. off. f. pectinatiforme* (2) от токсической нагрузки.

Различия между формами одуванчика по исследуемому показателю наиболее ярко проявляются в менее благоприятные вегетационные сезоны. Например, в 2001 г. число семян, продуцируемых одной особью *T. off. f. pectinatiforme* на всех участках достоверно выше, чем у второй формы, что подтверждено методом однофакторного дисперсионного анализа. В более благоприятные годы подобная картина наблюдается только в условиях максимального загрязнения. При обобщении многолетних данных установлено, что средняя семенная продуктивность у *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme* на участках буферной и импактной зон достоверно ($p < 0,05$) выше, чем на остальных (рис. 3.11).

Причину отмеченной закономерности можно объяснить, анализируя частоты встречаемости растений с различной семенной продуктивностью на фоновых и импактных участках. В условиях максимального химического загрязнения в ценопопуляциях обеих форм увеличивается доля высокопродуктивных растений. Можно предположить, что в фоновой ценопопуляции представлен весь спектр растений, различающихся по этому показателю. Стрессовые воздействия, связанные с химическим загрязнением, вероятно, привели (рис. 3.12) к элиминации низкопродуктивных растений, соответственно увеличивалась доля высокопродуктивных (Жуйкова и др., 2002 а).

Отмеченная сложная внутривоупуляционная структура стабилизирует популяцию как единую систему при воздействии внешних факторов, обеспечивая необходимые в этих условиях репродуктивные возможности (Шварц и др., 1972).

Реальная семенная продуктивность (количество выполненных семян на растение). Этот показатель у растений обеих форм в благоприятный по погодным условиям год примерно одинаков и в равной степени увеличивается в градиенте токсической нагрузки. В неблагоприятном 2001 г. этот показатель на фоновом и импактном участках был также равным, но более низким по сравнению с предыдущим годом.

При обобщении данных за весь период исследования методом множественных сравнений Шеффе установлено, что число выполненных семян на растение у *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme* на буферном и импактном участках достоверное ($p < 0,05$) выше, чем на фоновом.

Роль токсической нагрузки может быть оценена и при анализе частоты встречаемости растений с разным количеством выполненных семян на особь. На рис. 3.13 представлены кривые распределения показателя реальной семенной продуктивности, построенные по усредненным данным за все периоды исследования у обеих форм в условиях минимального и максимального уровней токсической нагрузки.

Масса 1000 штук выполненных семян. Для более полной характеристики полноценной части урожая определяли массу 1000 шт. выполненных семян. При объединении данных за все вегетационные сезоны установлено, что по мере возрастания химического загрязнения на участках масса выполненных семян возрастает ($p < 0,01$).

Сравнение частоты встречаемости особей с разной массой выполненных семян в условиях минимального и максимального уровней загрязнения (рис.

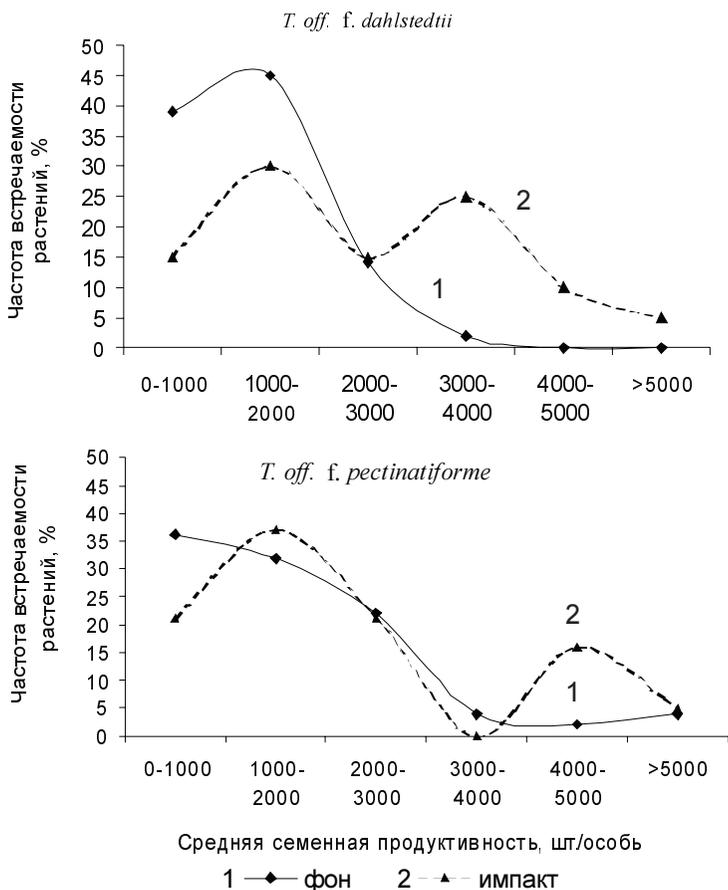


Рис. 3.12 Частота встречаемости растений двух форм одуванчика с разным количеством семян на особь на фоновом (1) и импактном (2) участках

3.14) показало, что распределение растений фоновой выборки близко к нормальному. Наиболее часто встречаются растения с массой 0,32 — 0,40 г. Импактная популяция характеризуется модами в области более высоких значений массы выполненных семян.

Влияние условий вегетационного сезона. Для установления степени близости показателей семенной продуктивности в разные вегетационные сезоны (2000 — 2003 гг.) в зависимости от градиента загрязнения проведен дискриминантный анализ, где в качестве группирующей переменной использован фактор года. Наибольшие различия между сезонами по совокупности показателей семенной продуктивности (количество цвето-

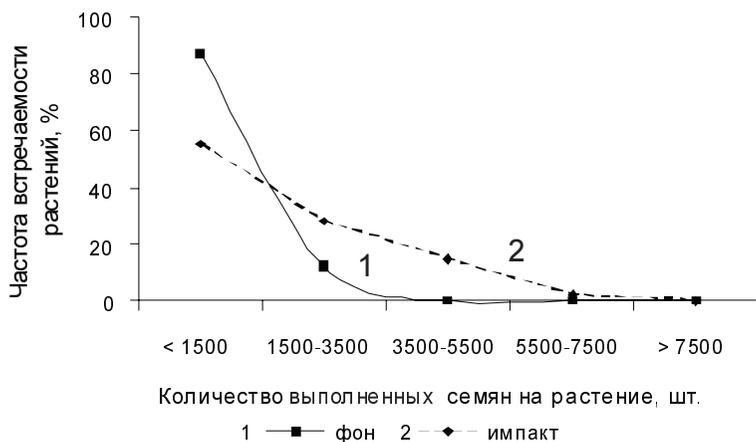


Рис. 3.13. Частота встречаемости растений с различным количеством полноценных семян на особь на фоновом (1) и импактном (2) участках

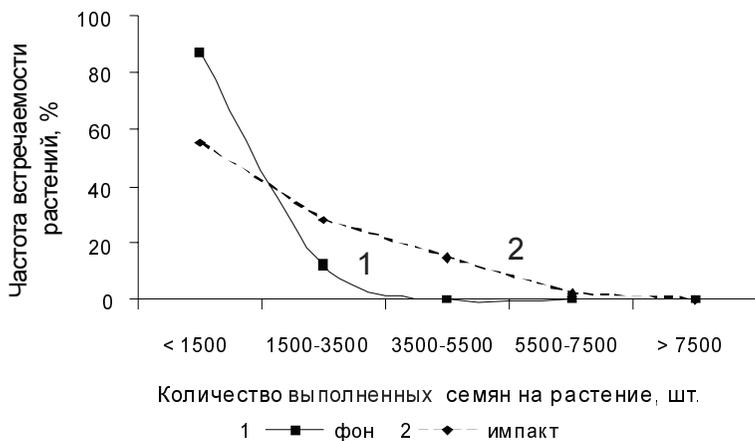


Рис. 3.14. Распределение растений с разной массой выполненных семян на фоновом (1) и импактном (2) участках

носов, общее количество и число выполненных семян в корзинке, условно-реальная и реальная семенная продуктивность, масса 1000 шт. выполненных семян) для обеих форм выявлены на фоновом участке вдоль первой дискриминантной канонической функции (рис. 3.15). Эллипсоиды характеризуют

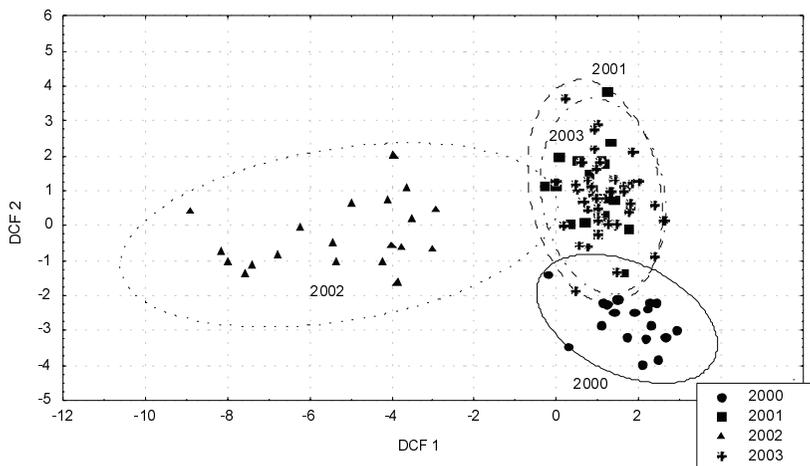


Рис. 3.15. Дискриминантный анализ показателей семенной продуктивности *T. officinale* s.l. в разные вегетационные сезоны в условиях минимального загрязнения (группирующий фактор — вегетационный сезон)

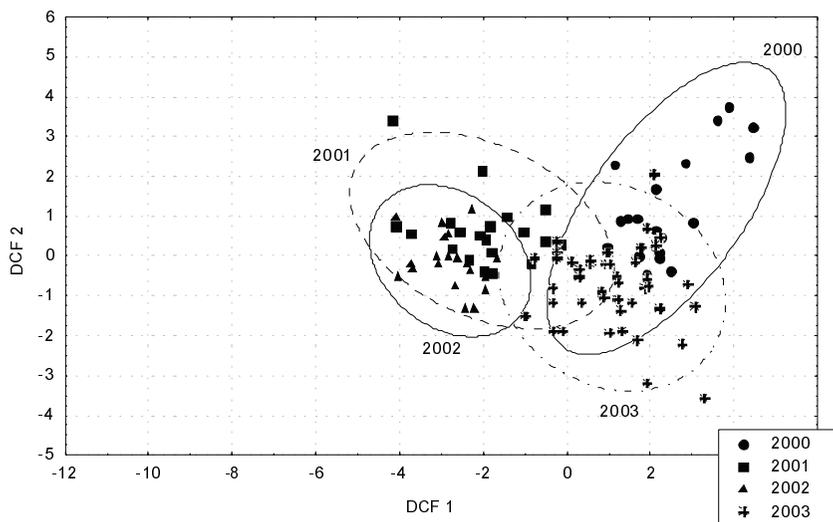


Рис. 3.16. Дискриминантный анализ показателей семенной продуктивности *T. officinale* s.l. в разные вегетационные сезоны в условиях максимального загрязнения (группирующий фактор — вегетационный сезон)

95%-ный доверительный интервал по каждой выборке. В условиях среднего и максимального уровней загрязнения различия между вегетационными сезонами по совокупности показателей семенной продуктивности слабо выражены (рис. 3.16).

Несмотря на выявленную тенденцию к сближению показателей семенной продуктивности в различные вегетационные сезоны, по мере возрастания химического загрязнения сохраняются различия между формами одуванчика. Для оценки близости этих показателей у *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme*, в градиенте химического загрязнения и в разные вегетационные сезоны использовали квадраты расстояний Махаланобиса (рис. 3.17).

В фоновых условиях в разные вегетационные сезоны показатели семенной продуктивности у *T. off. f. pectinatiforme* более вариабельны, чем у второй

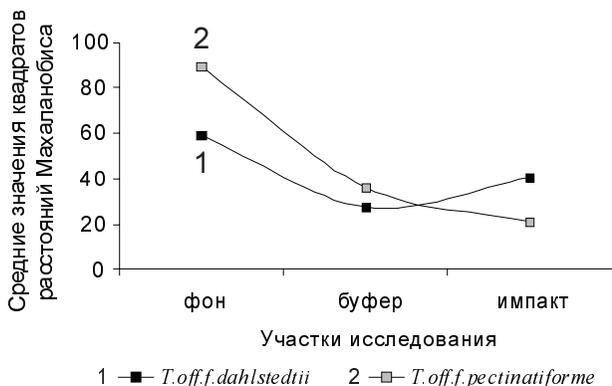


Рис. 3.17. Квадраты расстояний Махаланобиса, характеризующие близость показателей семенной продуктивности *T. off. f. dahlstedtii* (1) и *T. off. f. pectinatiforme* (2) в разные вегетационные сезоны в градиенте токсической нагрузки

формы, о чем свидетельствует большее (рис. 3.17) среднее значение квадратов расстояний Махаланобиса. При максимальной нагрузке отмечена обратная картина: близость критериев семенной продуктивности в разные сезоны выше у *T. off. f. pectinatiforme*. Последнее может свидетельствовать о большей устойчивости *T. off. f. pectinatiforme* из импактной зоны к действию факторов внешней среды, в частности к низким температурам в период формирования семенного потомства.

Жизнеспособность семенного потомства Taraxacum officinale s.l. в условиях химического загрязнения среды. Успешное прорастание семян при химическом загрязнении среды обусловлено рядом причин, связанных либо с условиями

формирования полноценных семян, либо с качеством среды, влияющим на уже сформировавшиеся семена в процессе развития проростков. Среди последних важен тип загрязнения, продолжительность воздействия, концентрация токсикантов, форма их соединения, а также индивидуальная устойчивость отдельных видов растений к высоким содержаниям токсикантов в почве (Николаева и др., 1999).

В настоящее время не выявлено единой тенденции к уменьшению или увеличению показателей жизнеспособности (энергии прорастания и всхожести семян) у семян, произрастающих в условиях химического загрязнения среды. Так, например, в работе И.В. Лянгузовой и Е.А. Мазной (1996) показано, что всхожесть семян *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum* и *V. vitis-idaea*, произрастающих в условиях загрязнения почв тяжелыми металлами и на контрольном участке не отличалась, хотя в тех же условиях у *Empetrum hermaphraditum* значительно снижалась. По данным С.П. Васфилова и А.К. Махнева (1990): энергии прорастания и всхожесть семян *Betula pendula* имеют тенденцию к уменьшению по мере роста химического загрязнения, а у *B. pubescens* исследуемые показатели остаются постоянными

У многих видов растений обнаружено значительное снижение энергии прорастания и всхожести семян при возрастании химического загрязнения почв: *Pinus sylvestris* L. (Мамаев, Шкарлет, 1971; Влияние промышленного..., 1990; Ставрова, 1990б; Черненькова, 1987, 2002), *Picea sibirica* L. (Черненькова, 1987), *Elytrigia repens* L., *Echinochloa crusgalli* L. и *Stellaria media* L. (Киреева и др., 2001), *Phalaroides arundinacea* (Семерилов, Завьялова, 1990). *Malus pallasiana* Jus. (Плескач, Злотникова, 2002), *Taraxacum officinale* Wigg. (Фролова, 1998; Стволинская, 2000), пшеница, овес, люцерна (Пасынкова, 1979; Веселкин, 2004). В вегетационных опытах по проращиванию семян *Vaccinium myrtillus* и *Vaccinium vitis-idaea*, сформировавшихся при различном уровне загрязнения среды отходами цинкоплавильного завода, всхожесть семян на сильно загрязненных тяжелыми металлами почвенных субстратах снижалась до 8 – 15 раз (Czuchajowska, Straczek, 1981 а,б; Лянгузова, Комалетдинова, 2003). Семенное потомство, собранное в зоне сильного техногенного загрязнения, помимо низкой энергии прорастания, характеризуется задержкой темпов онтогенетического развития (Влияние промышленного..., 1990; Трубина, 2001).

Высокие концентрации тяжелых металлов в окружающей среде не только ингибируют рост и развитие проростков, но и вызывают различные морфологические нарушения. В первую очередь действие токсикантов сказывается на корневой системе проростков, вследствие чего происходит резкое торможение роста и значительное уменьшение длины главного корня проростков (Алексеева-Попова, 1976; Ставрова, 1990б; Фролова, 1998; Стволинская, 2000; Киреева и др., 2001; Сыщиков, 2002 Богуславская и др., 2003; Лянгузова, Комалетдинова, 2003 Черненькова, 1987б, 2002; Turner, Gregory, 1967; Bussler, 1970; Schier, 1985;). Корни растений в условиях сильного химического загрязнения укорочены и утолщены по всей длине, нередко наблюдается их редукция, приобретение ими клубнеобразной формы, формирование скрученного укороченного гипокотыля. В результате нарушения функции корней,

уменьшения их поверхности и постепенного отмирания резко снижается способность к поглощению питательных веществ.

Наряду с повреждением корневой системы отмечается повреждение надземной части проростков: образование некротических и хлорофильных нарушений, деформация листьев и т.д. (Ковда и др., 1979; Биоиндикация..., 1988; Киреева и др., 2001; Фролова, 1998; Евсеева и др., 2002).

Вместе с тем в работах многих авторов показано, что в условиях хронического загрязнения среды формируются устойчивые ценопопуляции, способные не только давать большое количество потомков, но и формировать сильные проростки, способные хорошо развиваться даже при высоких концентрациях тяжелых металлов в почве. Проростки кровохлебки лекарственной, выращенной из семян растений импактной зоны, на загрязненной почве развиваются лучше, чем из семян растений чистой территории (Хантемирова, 1996, 1997). Аналогичны результаты у семенного потомства астры альпийской, лабазника шестилепестного и дрока красильного (Растения в экстремальных..., 1983), а также костреча безостого (Коршиков, 1996). Д.И. Башмаков и А.С. Лукаткина (2003) показали, что семенное потомство мари белой с импактной территории обладает повышенной всхожестью. На примере потомства рода *Vaccinium* (Комалетдинова, Лянгузова, 2002) отмечено, что вследствие высокой жизнеспособности семян виды обладают достаточно высокими потенциальными возможностями к семенному размножению даже в условиях сильного промышленного загрязнения. Высокая устойчивость семенного потомства растений химически деградированных экотопов к тяжелым металлам свидетельствует о достижении этими популяциями определенного уровня генотипической дифференциации, проявляющейся в наследовании признаков повышенной толерантности (Коршиков, 1996).

Начальные этапы онтогенеза проростков Taraxacum officinale s.l. Показатели жизнеспособности семян исследуемых форм *T. officinale* s.l. при проращивании в дистиллированной воде варьировали (табл.3.5) в разные сезоны в среднем от 20 до 76 %, а на почве, собранной в местах произрастания материнских растений — от 48 до 92 %. Средние значения изучаемых показателей на начальных этапах онтогенеза проростков были значительно выше при проращивании на почве по сравнению с дистиллированной водой ($p < 0,05$). Отмечена также более высокая изменчивость этих показателей (табл.3.6).

В целом при обобщении данных за все вегетационные сезоны показано, что проростки обеих форм фоновых ценопопуляций характеризуются наименьшими значениями энергии прорастания, всхожести и выживаемости по сравнению с буферными и импактными, что подтверждено методом множественных сравнений Шеффе ($p < 0,01$).

На примере семенного потомства *T. off. f. dahlstedtii* установлено распределение проростков с различной выживаемостью в условиях минимального и максимального уровней химического загрязнения (рис. 3.18). Видно, что потомство фоновой ценопопуляции представлено более однородной выборкой. Большую долю в ней составляют проростки с низкой выживаемостью (10 — 50 %). Среди семенного потомства импактной зоны наблюдается дифференциация по исследуемому показателю: наряду с проростками, имеющими низ-

Таблица 3.5

Средние значения энергии прорастания, всхожести и выживаемости семенного потомства *T. off. f. dahlstedtii* (1) и *T. off. f. resinatiforme*(2) из ценопопуляций, произрастающих в градиенте химического загрязнения при проращивании на дистиллированной воде (M±m), % от общего числа семян

| Год | Нагрузка, отн. ед. | Показатели жизнеспособности семенного потомства | | | | | |
|------|--------------------|---|------------|------------|------------|--------------|-------------|
| | | Энергия прорастания | | Всхожесть | | Выживаемость | |
| | | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 |
| 2000 | 1,00 | 19,67±1,85 | 32,11±1,81 | 26,52±1,51 | 47,86±2,51 | 25,20±2,27 | 44,93±2,91 |
| | 3,65 | 62,61±2,35 | 65,13±2,22 | 64,75±2,72 | 69,28±2,51 | 64,14±2,74 | 68,41±2,29 |
| | 8,38 | 47,67±2,93 | 46,60±1,74 | 60,88±2,43 | 55,33±1,94 | 59,53±2,19 | 53,00±2,76 |
| | 33,00 | 69,07±2,28 | 64,12±1,88 | 73,26±1,90 | 71,60±1,66 | 70,86±2,65 | 71,70±1,72 |
| 2001 | 1,00 | 25,53±3,12 | 38,99±2,95 | 21,99±3,80 | 43,06±1,94 | 17,74±3,17 | 36,01±2,35 |
| | 3,65 | 55,87±2,11 | 58,30±3,45 | 58,07±2,14 | 64,47±3,08 | 52,99±1,84 | 58,67±3,46 |
| | 8,38 | 63,07±2,36 | 73,66±5,02 | 66,00±2,11 | 75,08±4,54 | 62,34±2,48 | 68,95±4,81 |
| | 33,00 | 31,89±2,54 | 34,77±4,66 | 34,98±1,55 | 52,15±3,97 | 32,60±1,67 | 49,33±3,66 |
| 2002 | 1,00 | 56,74±5,47 | 60,13±5,90 | 64,93±6,52 | 63,33±8,44 | 46,80±7,39 | 52,20±9,06 |
| | 3,65 | 61,73±7,34 | 68,13±7,16 | 69,20±9,23 | 77,67±9,81 | 57,67±9,52 | 67,60±10,68 |
| | 8,38 | 75,67±4,26 | 69,40±4,26 | 81,40±4,61 | 72,20±5,80 | 71,33±5,84 | 55,60±7,16 |
| | 33,00 | 63,53±6,94 | 71,60±4,16 | 68,33±7,92 | 75,27±5,48 | 52,94±7,71 | 63,13±7,92 |

Таблица 3.6

Средние значения энергии прорастания, всхожести и выживаемости семенного потомства *T. off. f. dahlstedtii* (1) и *T. off. f. pectinatiforme*(2) при проращивании в условиях почвенного фона ($M \pm m$), % от общего числа семян

| | Энергия прорастания | | Всхожесть | | Выживаемость | |
|-------|---------------------|------------|-------------|-------------|--------------|------------|
| | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 |
| 1,00 | 74,81±15,17 | 73,63±5,28 | 78,37±15,49 | 79,11±6,85 | 77,63±15,4 | 77,63±5,9 |
| 3,65 | 48,15±12,55 | 59,41±9,90 | 57,18±15,5 | 76,30±7,80 | 53,63±15,9 | 74,07±7,69 |
| 8,38 | 92,30±2,73 | 74,96±15,1 | 93,70±2,90 | 79,11±16,13 | 93,63±2,82 | 77,93±16,1 |
| 33,00 | 79,70±13,66 | 84,00±7,37 | 80,59±14,3 | 85,33±8,25 | 71,70±15,3 | 79,26±9,90 |

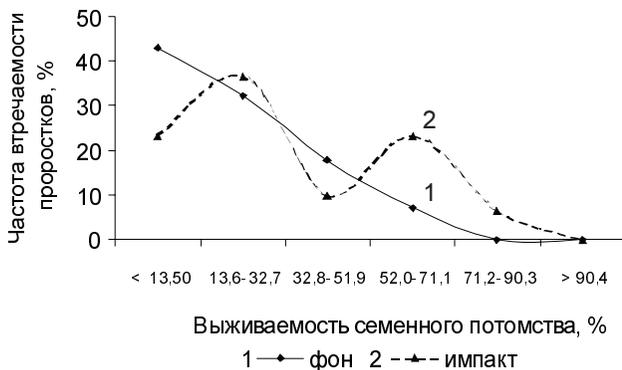


Рис. 3.18 Частота встречаемости проростков *T. off. f. dahlstedtii* фонового (1) и импактного (2) участков с различной выживаемостью при проращивании на дистиллированной воде

кую выживаемость, встречаются и проростки с высокой выживаемостью. При этом у проростков *T. off. f. pectinatiforme* она выше по сравнению со второй формой ($p < 0,01$), что обусловлено разной частотой встречаемости проростков с низкой и высокой выживаемостью. Аналогичные данные были получены Т.В. Жуйковой с соавт.(1998,1999).

Жизнеспособность проростков при культивировании в дистиллированной воде и на загрязненных почвах.

Всхожесть. Сравнение результатов двух экспериментов (проращивание на дистиллированной воде и почве) по одному из показателей начальных этапов онтогенеза — всхожести — показало, что в рулонной культуре в дистиллированной воде она в среднем равна 70 %, в условиях почвенного фона превышает 90 % (рис. 3.19). Подобный характер вариационных кривых обуславливает более высокие значения всхожести семенного потомства обеих форм одуванчика при проращивании в условиях почвенного фона. Аналогичная картина отмечена и при анализе выживаемости одномесечных проростков.

Скорее всего, адаптация к повышенному содержанию тяжелых металлов в почве у растений загрязненной территории — результат дифференциации семенного потомства импактной ценопопуляции на особи с низкой и высокой выживаемостью. Аналогичные результаты были получены для семенного потомства астры альпийской, лабазника шестилепестного, дрока красильного, костреца безостого, потомства *Chenopodium album* L. (Растения в экстремальных..., 1983; Коршиков, 1996; Башмаков, Лукаткин, 2003).

Реакция рассмотренных показателей начальных этапов онтогенеза проростков на изменение погодных условий в период созревания семенного потомства выражена слабее по сравнению с реакцией показателей семенной продуктивности. Влияние самого неблагоприятного вегетационного сезона (2001г.) проявляется лишь в снижении у семян энергии прорастания, всхожести и выживаемости проростков с импактной территории. На фоновой и буферной территориях они остаются неизменными.

Интересные данные получены в результате сравнения длины главного корня проростков при культивировании на загрязненной почве и в дистиллированной воде. Минимальные значения этого показателя у пророст-

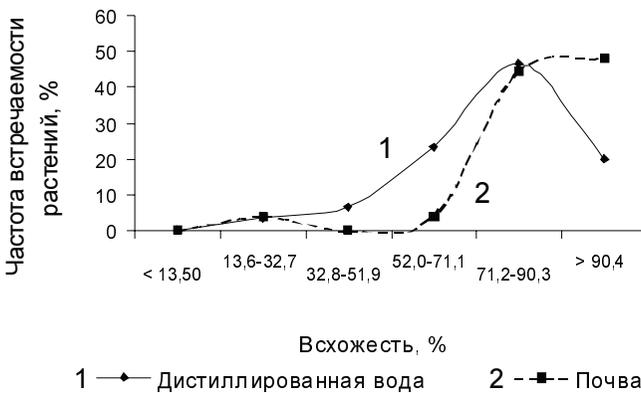


Рис. 3.19. Частота встречаемости растений с разной всхожестью семенного потомства при проращивании в условиях водного (1) и почвенного (2) фона

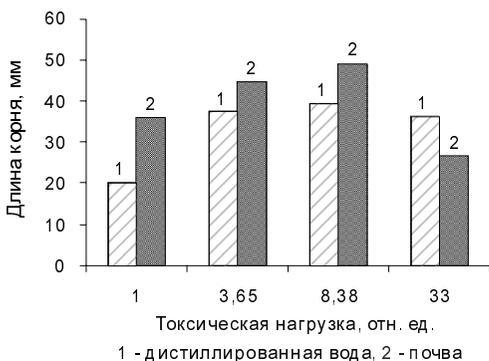


Рис. 3.20. Зависимость длины главного корня проростков от градиента токсической нагрузки при культивировании в дистиллированной воде (1) и на почве (2)

ков исследуемых форм *T. officinale* s.l. во всех вариантах выявлены на фоновом участке, что подтверждено методом множественных сравнений Шеффе ($p < 0,01$). При этом длина корня при проращивании в дистиллированной воде меньше, чем у корней на почвах (рис. 3.20). Вероятно, почва фоновой и буферной зон обладает стимулирующим эффектом вследствие оптимальных доз необходимых микроэлементов (Северюхина и др., 2003). Почва импактного участка, содержащая высокие концентрации металлов-загрязнителей, ингибирует ростовые процессы. Длина корней проростков в этом случае достоверно меньше, чем при проращивании тех же семян в дистиллированной воде. Поскольку различий по данному параметру у обеих форм не установлено, то на рисунке представлены усредненные данные (рис. 3.20).

В табл. 3.7 приведены значения длины главного корня проростков *T. officinale* s.l. при проращивании в условиях почвенного фона.

Листообразование. Переход к автотрофному питанию в условиях почвенного фона идет в два раза интенсивнее по сравнению с водной рулонной

Таблица 3.7

Средние значения ростовых критериев семенного потомства *T. off. f. dahlstedtii* (1) и *T. off. f. pectinatiforme* (2) в условиях почвенного фона ($M \pm m$)

| Токсическая нагрузка, отн. ед. | Длина корня, мм | | Число проростков с настоящим листом, % от выживших | |
|--------------------------------|-----------------|-------------|--|-------------|
| | 1 | 2 | 1 | 2 |
| 1,00 | 33,06±4,94 | 38,85±4,81 | 87,01±5,95 | 93,42±6,41 |
| 3,65 | 39,14±13,42 | 50,12±4,15 | 74,26±19,69 | 88,97±5,17 |
| 8,38 | 45,12±3,86 | 53,04±10,84 | 97,27±2,48 | 89,98±19,83 |
| 33,00 | 27,12±6,65 | 25,93±5,88 | 82,08±6,37 | 90,07±4,79 |

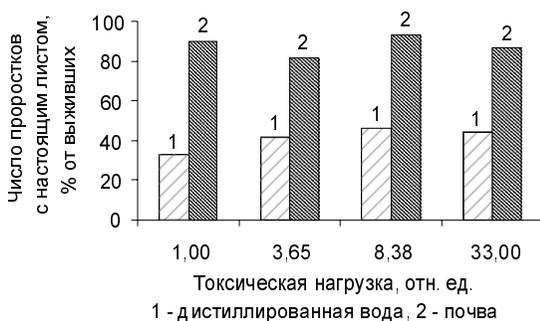


Рис. 3.21. Проростки, имеющие настоящий лист, % от выживших.

культуры. Различия между формами недостоверны, поэтому на рисунке 3.21 представлены объединенные данные.

Полученные результаты могут быть объяснены наличием в почве достаточного количества микроэлементов, необходимых для быстрого роста и развития проростков, и их отсутствием в дистиллированной воде.

Нарушения развития проростков. По мере роста химического загрязнения участков отмечается увеличение доли растений с некротическими повреждениями корневой системы в результате токсического действия ионов тяжелых металлов, особенно четко — при проращивании семенного потомства на почве (рис. 3.22). Число проростков, имеющих некротические повреждения корня на максимально загрязненном участке у *T. off. f. pectinatiforme* в 1,5 раза выше, чем у второй формы (Северюхина, 2003).

Следует отметить, что в результате повреждения апикальной меристемы корня начинают активно работать латеральные меристемы, что проявляется в образовании боковых корешков. В ходе эксперимента отмечено, что число проростков с боковыми корешками у *T. off. f. dahlstedtii* остается постоянным в градиенте токсической нагрузки и составляет в среднем 9 — 11 %, в то время как у *T. off. f. pectinatiforme* на участках с минимальным и средним уровнем загрязнения исследуемый показатель в 3 раза выше и существенно снижается только в зоне с максимальным уровнем загрязнения (Северюхина, 2003; рис. 3.23).

Влияние условий вегетационного сезона на совокупность показателей жизнеспособности семенного потомства. Ранее для оценки влияния условий сезона мы использовали средние значения квадратов расстояний Махаланобиса между показателями семенной продуктивности за все годы наблюдений. По этому показателю наибольшая вариабельность данного параметра по сезонам отмечена на фоновом участке, минимальная — на импактном участке (рис. 3.17). При аналогичном анализе показателей жизнеспособности семян обеих форм одуванчика

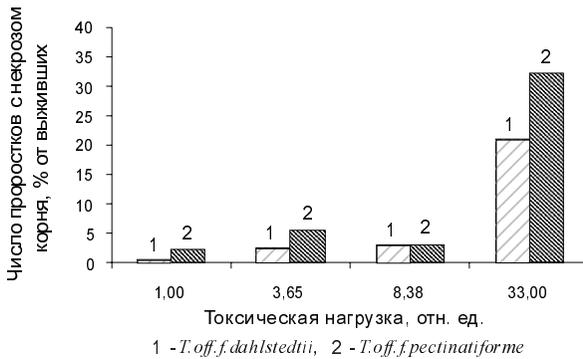


Рис. 3.22. Число проростков *T. off. f. dahlstedtii* (1) и *T. off. f. pectinatiforme* (2), имеющих некротические повреждения корешка при проращивании на почве (Северюхина, 2003)

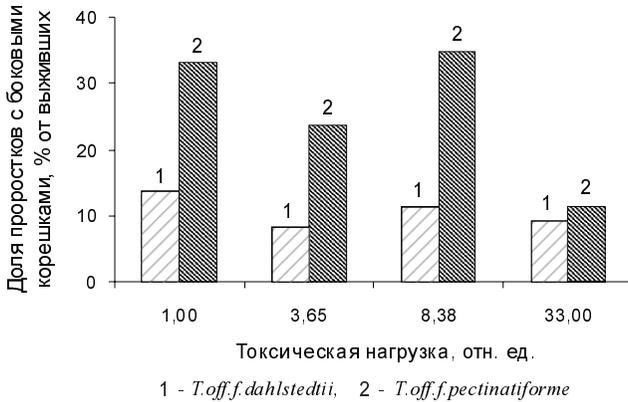


Рис. 3.23. Количество проростков *T. off. f. dahlstedtii* (1) и *T. off. f. pectinatiforme* (2), имеющих боковые корешки при проращивании в условиях почвенного фона

выявлена иная картина (рис. 3.24). Жизнеспособность в этом случае в различные вегетационные сезоны, определяемая по средним значениям квадратов расстояний Махаланобиса, практически не меняется в градиенте токсической нагрузки. Этот показатель лишь незначительно увеличивается на импактном участке (Безель и др., 2005).

При этом наибольшее влияние условий сезона оказывают на такие показатели как энергия прорастания, всхожесть и выживаемость семенного потом-

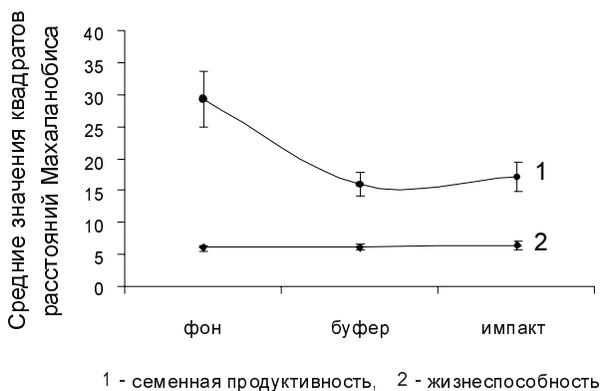


Рис. 3.24 Средние значения квадратов расстояний Махаланобиса, характеризующие близость показателей семенной продуктивности (1) и жизнеспособности (2) потомства *T. officinale* s.l. в разные вегетационные сезоны в градиенте токсической нагрузки (Безель и др., 2005)

ства, длина корня проростков, и в меньшей степени — на интенсивность процесса листообразования проростков.

Таким образом, показатели семенной продуктивности материнских растений максимально реагируют на изменения условий вегетационного сезона. Это влияние максимально при отсутствии загрязнения почв тяжелыми металлами.

Средние значения квадратов расстояний Махаланобиса по параметрам жизнеспособности значительно ниже. Это свидетельствует о меньшем влиянии на жизнеспособность семенного потомства изменяющихся условий вегетационных сезонов. Показатели репродуктивной сферы материнских растений *T. officinale* s.l. в большей степени зависят от погодных условий в период формирования семенного потомства, чем показатели жизнеспособности уже сформированного ими потомства.

3.4.1.2. Репродуктивные потери птиц

Воспроизводство населения птиц в районе Среднеуральского медеплавильного комбината рассмотрено в градиенте токсической нагрузки при изучении нескольких последовательных этапов их гнездового периода (Бельский и др., 1994, 1995а,б; Безель, Бельский, 1994; Бельский, Ляхов, 1996; Безель и др., 1998б, 2001; Бельский, Безель, 2004). Экотоксикологическая значимость этих этапов заключается не только в высокой чувствительности к токсическому воздействию ранних стадий онтогенеза, но и в том, что последующие стадии пререпродуктивного периода у молодых птиц характеризуются значительной пространственной дисперсией даже для практически оседлых видов.

Именно методическая доступность гнездового периода позволяет вскрыть механизмы токсического воздействия на процессы воспроизводства.

Сроки размножения. Большое значение для эффективности воспроизводства у птиц имеют сроки размножения. Рано прилетающие птицы получают преимущество при выборе гнездовых территорий и мест для устройства гнезда. Основная часть взрослых птиц прилетает на места гнездования раньше молодых. Как правило, максимальная продуктивность размножения свойственна рано гнездящимся парам.

Определяющее значение для сроков размножения птиц имеют сроки весенних фенологических явлений. Нарушенные территории раньше освобождаются от снега, так как разреженный древостой в меньшей степени экранирует солнечные лучи, а снег, содержащий осевшую в результате выбросов пыль, тает быстрее. По наблюдениям Е.А. Бельского развитие растений весной в окрестностях заводов опережает их развитие на фоновой территории.

Ранее прохождение весенних фенологических явлений могло бы способствовать более ранним срокам размножения птиц в окрестностях предприятий, однако этого не происходит. На Среднем Урале мухоловки-пеструшки на загрязненных территориях приступают к размножению позже, чем на фоновых. Аналогичные данные приводит Т. Eeva (1996). Для мохноногого сыча, обитающего в окрестностях металлургического завода, характерно более позднее начало гнездования и более раннее его окончание, что приводит к сокращению всего сезона размножения у этого вида (Hornfeldt, Nyholm, 1996). Напротив, большие синицы приступают к размножению на загрязненных территориях раньше, чем в ненарушенных местообитаниях. Зимовавшие возле жилья человека особи, при расселении весной на гнездовые участки в первую очередь занимают ближайшие окрестности населенных пунктов (Eeva, 1996).

Размер кладки и состояние яиц. Размер кладки отражает максимально возможное количество потомков на размножающуюся пару птиц, которое не всегда реализуется из-за смертности эмбрионов в период инкубации яиц и птенцов в период их выкармливания. При загрязнении среды обитания, в том числе тяжелыми металлами, у многих видов снижается этот показатель, особенно у мухоловки-пеструшки (табл. 3.8). Для данного вида уменьшение плодовитости в градиенте загрязнения на Среднем Урале составило 33 % (Бельский и др., 1995а), в Скандинавии — 11-13 % (Eeva, Lehikoinen, 1995; Nyholm, 1995). Причинами снижения размера кладки в условиях загрязнения могут быть физиологические сдвиги у самок вследствие интоксикации, изменении в обилии и качестве корма, возрастного состава размножающихся птиц, а также сдвиги сроков размножения.

Размеры яиц определяют запас питательных веществ, расходуемых на развитие эмбриона. У многих видов от величины яйца прямо зависит успешность вылупления, жизнеспособность птенцов и темпы их роста (Мянд, 1988; Schifferli, 1973; Jarvinen, Ylimaunu, 1984; Паевский, 2006). Некоторые авторы (Мянд, 1988; Венгеров, 1991) отмечают, что величина яиц не является показателем, специфичным по отношению к концентрации тяжелых металлов, а лишь отражает общее неблагополучие условий как в естественных, так и в

**Репродуктивные показатели мухоловки-пеструшки в градиенте техногенной нагрузки. Средний Урал, 1989–1993 гг.
(Бельский и др., 1994; Бельский и др., 1998 б; Бельский, Бельский, 2004)**

| Показатель | Зона техногенной нагрузки | | |
|---|---------------------------|-----------------|-------------------|
| | фоновая | буферная | импактная |
| Доля инкубированных кладок (<i>n</i> гнезд) | 93.5±2.2 (123) | 86,4±7,3 (22) | 76,7±7,7* (30) |
| Размер кладки (<i>n</i> гнезд) | 6.59±0.09 (109) | 5,89±0,36* (19) | 4,43±0,31* (23) |
| Успешность инкубации, % (<i>n</i> яиц) | 90.3±1.2 (574) | 80,0±4,1 (94) | 67,0±4,8 ** (96) |
| Успешность выкармливания, % (<i>n</i> птенцов) | 95.2±1.0 (433) | 94,4±2,7 (71) | 67,7±5,9*** (61) |
| Успешность размножения, % (<i>n</i> яиц) | 79.7±1.8 (507) | 69,2±4,5* (106) | 39,3±4,7*** (106) |
| Количество слетков на гнездо (<i>n</i> гнезд) | 4.81±0.23 (88) | 3,89±0,57 (19) | 1,50±0,29*** (28) |

Примечание: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

антропогенно трансформированных экосистемах. Комплекс внешних условий определяет физиологическое состояние самок, а через них – и размеры откладываемых яиц (Potti, 1993). Таким образом, техногенное загрязнение воздействует на размеры яиц двояко: непосредственное воздействие на организм высоких концентраций тяжелых металлов дополняется опосредованным – через изменение местообитаний (Бельский, Бельский, 2004).

По мере увеличения токсической нагрузки отмечено снижение среднего объема яиц дуплогнездников: у большой синицы – на 8,6%, у московки – на 4,3%, у мухоловки-пеструшки – на 3-8% по сравнению с контролем (Бельский и др., 1995а; Eeva, Lehikoinen, 1995). Наряду с уменьшением среднего объема яиц на загрязненных территориях увеличивается доля мелких яиц в 2 раза и более по сравнению с фоновым участком (Бельский, 1997).

Одна из важных оологических характеристик – толщина скорлупы, скорлупа выполняет механическую и барьерную функции, служит депо кальция для эмбриона, через ее поры происходит газообмен. Нарушение метаболизма кальция у размножающихся самок в условиях подкисления окружающей среды, а также комплексного воздействия тяжелых металлов и SO₂ приводит к появлению дефектных яиц. Поверхность скорлупы таких яиц более шероховатая, а структура кристаллов кальцита более грубая, чем в норме. Аномальная пористость скорлупы приводит к преждевременному высыханию содержимого яйца и гибели эмбрионов (Nyholm, Myhrberg, 1977; Nyholm, 1981; 1995; Eeva, Lehikoinen, 1995). Доля кладок мухоловки-пеструшки с дефектами скорлупы вблизи металлургического завода может достигать 32% при отсутствии таковых в контроле (Nyholm, 1995).

Наряду с изменением структуры скорлупы у некоторых видов отмечается ее утончение: например, у мухоловки-пеструшки — на 17 % от фонового уровня (Eeva, Lehtikoinen, 1995). Эта величина соответствует порогу (16-18 %), за которым у птиц наблюдается снижение вылупляемости и в конечном итоге происходит сокращение плотности популяций (Newton, 1979).

Успешность инкубации. Этот показатель определяется как отношение количества вылупившихся птенцов к количеству насиживавшихся яиц. В условиях техногенного загрязнения эффективность инкубации характеризует как влияние поллютантов на качество формируемых яиц и поведение родителей при их инкубации, так и токсичность поллютантов по отношению к гаметам, процессу оплодотворения и развивающимся эмбрионам.

Успешность инкубации у птиц снижается с ростом загрязненности территории. Негативные эффекты в наибольшей степени проявляются у мухоловки-пеструшки. В естественных условиях этот показатель, как правило, не опускается ниже 90 % (Бельский и др., 1995; Nyholm, 1995; Eeva, Lehtikoinen, 1996). Вблизи медеплавильных заводов успешность инкубации у мухоловки-пеструшки составил 56 — 61%, у большой синицы 70 — 80% (Бельский и др., 1995a; Eeva, Lehtikoinen, 1995).

По-видимому, загрязнение среды тяжелыми металлами, не оказывает влияния на фертильность родительских пар у птиц. Так, доля неоплодотворенных яиц у мухоловки-пеструшки не зависела от расстояния до источника выбросов тяжелых металлов и SO₂ и составляла около 1,5% (Nyholm, 1995; Eeva, Lehtikoinen, 1995). Одна часть эмбрионов гибнет из-за преждевременного высыхания содержимого в яйцах с аномально пористой скорлупой, другая элиминируется вследствие нарушения собственно процессов развития. Так, отход яиц на стадии инкубации в кладках с нормальной скорлупой увеличивался в градиенте техногенной нагрузки с 5% до 11% (Nyholm, 1995).

Выкармливание птенцов. Успешность выкармливания представляет собой долю птенцов, покинувших гнездо, от количества вылупившихся. На процесс выкармливания птенцов на загрязненной территории оказывают влияние два противоположно направленных фактора: с одной стороны, результативность инкубации и выкармливания птенцов в гнезде определяется прямым воздействием загрязнителей на взрослых птиц и их потомство; с другой — уменьшение числа птенцов в гнезде на загрязненной территории ведет к увеличению количества корма, приходящегося на каждого птенца, что должно повышать эффективность выкармливания. Таким образом, рассматриваемый показатель отражает некоторый интегральный эффект (Бельский и др., 1995a).

У мухоловки-пеструшки эффективность выкармливания в условиях загрязнения снижалась в 1,4 раза по сравнению с контролем (см. табл. 3.8). В непосредственной близости от медеплавильного завода у мухоловки-пеструшки она составила 20% при 70 — 80% в контроле, у большой синицы 30% и 60-80% соответственно (Eeva, Lehtikoinen, 1996).

Повышенная смертность птенцов в зонах сильного загрязнения, несомненно, связана с высокими концентрациями тяжелых металлов, поступающих в организм птенцов в период их выкармливания. Это подтвердили опыты с

заменой яиц в гнездах импактной территории привезенными с фонового участка, и наоборот (Nyholm, 1998).

Очевидно, снижение эффективности выкармливания в зоне максимального загрязнения тяжелыми металлами объясняется несколькими причинами. Важнейшая из них — нарушение физиологических процессов у птенцов вследствие интоксикации. Средняя масса печени и головного мозга, концентрация гемоглобина в крови и другие гематологические показатели у птенцов мухоловки-пеструшки в зоне воздействия металлургического завода оказались достоверно меньше, чем в контроле (Nyholm, 1995, 1998). Кроме того, на загрязненных территориях у нас отмечены нарушения процессов формирования скелета: размягчение костей конечностей и их переломы (Бельский и др., 1995б; Eeva, Lehikoinen, 1996). На расстоянии 1 км от завода доля выводов с дефектами скелета конечностей у птенцов достигала 27% (Eeva, Lehikoinen, 1996). Такие птенцы, как правило, не выживают. В основе физиологических аномалий лежат нарушения процессов кальцификации скелета вследствие снижения поступления кальция с пищей (Eeva, Lehikoinen, 1996; Nyholm, 1995).

Нарушение физиологических процессов у мухоловки-пеструшки и большой синицы проявляется в замедлении скорости роста птенцов в зоне максимального загрязнения (Eeva, Lehikoinen, 1996). У слетков мухоловки-пеструшки, большой синицы и московки — снижаются масса тела и степень развития оперения по сравнению с контролем (Бельский и др., 1995б; Бельский, 1997).

Для мухоловки-пеструшки, обитающей на загрязненных территориях, характерна большая птенцовая смертность. Ослабленные и отстающие в развитии птенцы подвергаются элиминации в гнезде. Тем самым локальные группировки птиц загрязненных территорий уже на раннем этапе «очищаются» от неполноценных особей. Для выживших птенцов это явление благоприятно, так как воздействие поллютантов здесь, по-видимому, компенсируется увеличением количества корма, приходящегося на каждого птенца (Бельский, Безель, 2004). Часть ослабленных птенцов все же доживает до вылета из гнезда, однако их шансы на выживание проблематичны. Доля таких птенцов в средних и крупных выводах в импактной зоне достоверно выше, чем в контроле: у мухоловки-пеструшки — $31.3 \pm 11.6\%$ и $10.6 \pm 1.7\%$, а у большой синицы — $21.3 \pm 4.3\%$ и $7.4 \pm 3.6\%$ соответственно (Бельский, 1997).

На наш взгляд, наблюдаемое снижение массы тела птенцов на загрязненных территориях, обусловлено действием накапливаемых в организме тяжелых металлов. Нами отмечена высокая отрицательная зависимость между содержанием металлов в скелете и массой птенцов большой синицы перед вылетом из гнезда (рис. 3.25; Бельский и др., 1995б).

Аналогичный показатель — выживание птенцов и эмбрионов (в кладках, где вылупилось не менее одного птенца) — у мохноногого сыча *Aegolius funereus* в Швеции, несмотря на сильную межгодовую изменчивость, во все годы наблюдений вблизи завода был меньше, чем в контроле (Hornfeldt, Nyholm, 1996). По мнению авторов, решающую роль в этом сыграло не непосредственное воздействие высоких концентраций тяжелых металлов на орга-

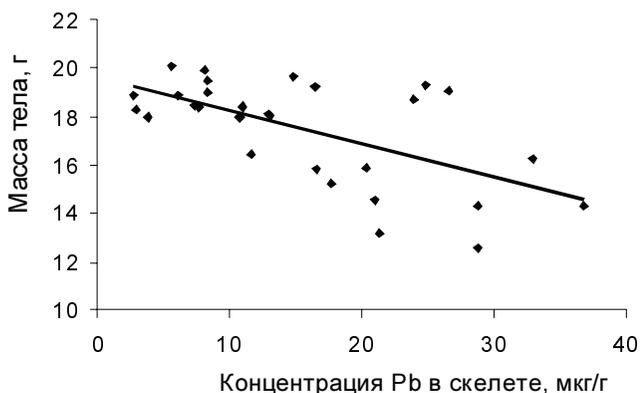


Рис. 3.25. Масса слетков большой синицы в зависимости от концентрации свинца в скелете(Бельский, Безель, 2004)

низм птиц, а опосредованное — через снижение численности мелких млекопитающих, составляющих рацион сыча.

Еще один пример опосредованного воздействия загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами на воспроизводство птиц — изменение защитных свойств биотопа. Воздействие хищников на открытогнездящиеся виды зависит во многом от степени укрытости их гнезд. Сильное повреждение листвы деревьев и кустарников промышленным воздушным загрязнением проявляется в преждевременном опадании листвы в самый разгар гнездового сезона. Это способно приводить к демаскировке и массовому разорению хищниками гнезд, расположенных в древесно-кустарниковом ярусе (Поленц, Бельский, 1991).

Количество слетков. Для оценки процессов воспроизводства в группировках птиц используют среднее количество слетков на размножавшуюся пару, включая неуспешные гнезда. Этот показатель — важный демографический параметр, так как позволяет определить способность той или иной группировки птиц воспроизводить себя либо вносить полноценный вклад в воспроизводство всей популяции вида.

Как и описанные выше репродуктивные параметры, количество слетков на гнездо уменьшается в окрестностях металлургических заводов. Это отмечено для мухоловки-пеструшки, большой синицы и мохноногого сыча в Скандинавии (Hornfeldt, Nyholm, 1996; Eeva, 1996). На Среднем Урале снижение этого показателя в градиенте нагрузки составило для мухоловки-пеструшки 3,2 раза (см. табл. 3.8), для большой синицы — 2 раза, для московки — 1,6 раза. Количество слетков на гнездо у мухоловки-пеструшки (а также, вероятно, и у большой синицы) явно недостаточно для воспроизводства их группировок в зоне максимального загрязнения.

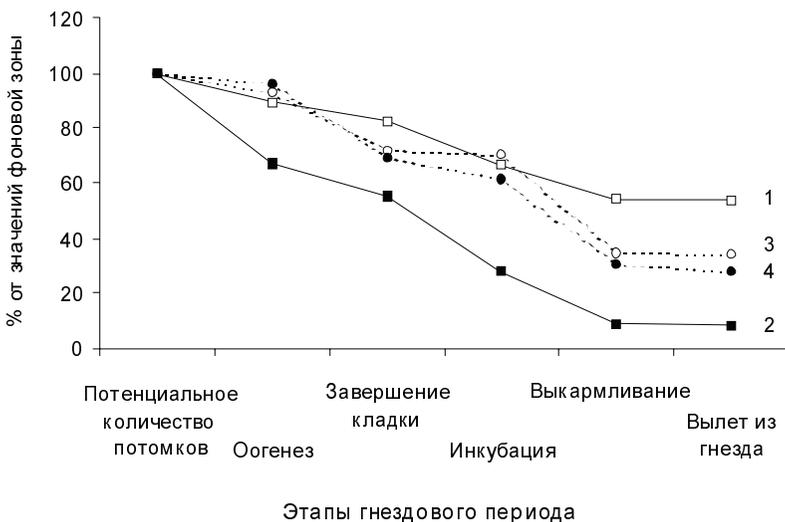


Рис. 3.26. Выживание потомства мухоловки-пеструшки (1,2) и большой синицы (3,4) в буферной (1,3) и импактной (2,4) зонах загрязнения

Таким образом, разные локальные группировки птиц вносят неодинаковый вклад в воспроизводство видовых популяций. Группировки, испытывающие достаточно высокую нагрузку поллютантов, не воспроизводят себя и существуют за счет притока особей извне. По образному выражению Н.В.Лебедевой с соавт. (1996), техногенно нарушенные территории становятся «черной дырой» для популяций птиц.

Динамика смертности потомства в гнездовой период. Анализ репродуктивных показателей мухоловки-пеструшки (см. табл.3.8) дает возможность оценить смертность потомства на разных стадиях процесса воспроизводства. Представление репродуктивного цикла в виде единой последовательности этапов (рис. 3 26) позволяет выделить стадии, характеризующиеся наибольшими потерями.

Смертность на стадии завершения кладок (доля брошенных кладок) на загрязненной территории у мухоловки-пеструшки составляет 23% при 7% в контроле. У большой синицы и московки — 29.0 и 31.3 % соответственно при отсутствии брошенных кладок в контроле. Потери на стадии формирования и откладки яиц были определены нами как отношение среднего размера кладки в конкретной зоне загрязнения к максимально возможному размеру кладки в ненарушенных местообитаниях (9 яиц). Они составили 51% в импактной зоне и 27% — в контроле. Отход на стадии инкубации равен 33% и 10%, на стадии выкармливания птенцов — 32% и 5% соответственно.

Анализ динамики смертности потомства в естественных условиях показывает, что ее небольшая величина, обусловленная оставлением самками не-

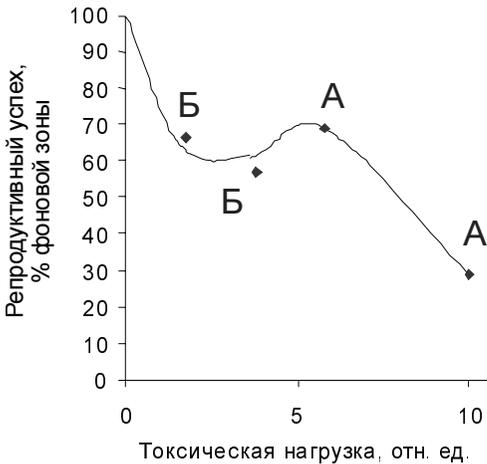


Рис. 3.27. Зависимость репродуктивного успеха мухоловки-пеструшки (А) и большой синицы (Б) от суммарной дозовой нагрузки (Безель и др. 2001, 2005)

законченных кладок, резко возрастает на стадии формирования и откладки яиц, затем с каждой стадией примерно вдвое и достигает минимума на стадии выкармливания птенцов.

На техногенно нарушенных территориях интенсивность смертности в значительной мере выравнивается за счет увеличения потерь на поздних стадиях гнездового периода. С каждой стадией развития увеличивается разрыв между зонами загрязнения в численности выживающей части когорты молодых особей. Так, у мухоловки-пеструшки до вылета из гнезда доживает в 3,2 раза меньше птенцов, чем в контроле.

Выше мы отмечали, что максимальное проявление токсического влияния отмечено у мухоловки-пеструшки на наиболее загрязненных участках. Наибольший вклад в общее поражение репродуктивного цикла в этих условиях вносят снижение величины кладок и успешность инкубации, т.е. этапы, которые прямо связаны с токсическим влиянием на родительские пары. Отметим еще одно обстоятельство, влияющее на успешность гнездования и напрямую связанное с состоянием птиц-родителей: прямое влияние на потомство (успешность выкармливания и связанное с ним состояние птенцов на момент вылета) выражено в меньшей степени, у большой синицы, что обусловлено видовой специфичностью пищевых рационов, определяющих поступление токсикантов в организмы птиц.

В качестве показателя репродуктивного успеха можно принять количество полноценных слетков при различной токсической нагрузке (Паевский В.А., 2006). На рис. 3.27 отражен результирующий репродуктивный успех как функция суммарной токсической нагрузки, определяемой по уровню тяжелых металлов в желудочно-кишечном тракте и фекалиях птиц (Безель, Бельский, 1994; Безель и др., 2006). В диапазоне рассмотренных уровней загрязнения можно выделить три характерных участка. При начальных уровнях

воздействия и минимальных дозах, не превышающих 1.7 отн.ед. (большая синица на буферной территории), отмечено примерно 40%-ное снижение репродуктивного успеха, обусловленного примерно равным вкладом всех рассматриваемых этапов гнездового периода. Следующий участок характеризуется постоянством токсического эффекта независимо от вида птиц и величины токсической нагрузки (диапазон от 1.7 до 6.0 отн.ед.). При этом видовая специфичность ответа локальных популяций на техногенное загрязнение среды обитания, по-видимому, определяется лишь различиями суммарной токсической нагрузки, т.е. фактически сводится к видовой специфике пищевых рационов. Третий участок дозовой зависимости (свыше 6.0 отн.ед.) характеризуется резким снижением репродуктивного успеха (в нашем случае до 30%) главным образом за счет уменьшения величины кладок и снижения успешности инкубации.

Таким образом, в условиях химического загрязнения среды наибольшую токсическую нагрузку из изученных видов испытывает мухоловка-пеструшка. В локальных группировках мухоловки-пеструшки в условиях максимального токсического воздействия количество слетков на гнездо явно недостаточно для воспроизводства их численности. Обитающая на тех же участках большая синица, по-видимому, не переступила тот критический уровень воспроизводства, при котором локальная группировка не может поддерживать свое обилие

3.4.1.3. Репродуктивные потери в популяциях мелких млекопитающих

Плодовитость — одна из основных характеристик, традиционно используемых для оценки приспособленности природных популяций мелких млекопитающих к негативным воздействиям различного генезиса. До сих пор исследования по влиянию токсических факторов на воспроизводство у этих видов ограничивались, как правило, изучением отдельных стадий внутриутробного и реже постнатального развития (Катаев, 1989, 2005; Куликова, 1982; Гашев, 1991; Лукьянова, Лукьянов, 1992; и др.). Для анализа устойчивости этапа пренатального развития к химическому загрязнению использовали данные о плодовитости и эмбриональных потерях у мелких млекопитающих, населяющих техногенно нарушенные и фоновые территории. Несмотря на обилие фактологического материала, сделать однозначный вывод о закономерностях варьирования плодовитости (как потенциальной, так и фактической) в зависимости от качества среды обитания не представляется возможным. По данным одних авторов она растет при ухудшении условий, другие сообщают об обратной тенденции (Наумов, 1945; «Европейская...», 1981; Казанцев, 1981; Лукьянова, Лукьянов, 1992; Мухачева, 1996 б; Жигарев, 1997 и др.).

Изменение репродуктивных возможностей можно проиллюстрировать на примере рыжих полевок, обитающих на загрязненных территориях в районе Среднеуральского медеплавильного комбината (Мухачева, Безель, 1995; Безель, Мухачева, 1995; Мухачева, 2001). Рассмотрен полный цикл воспроизводства, включающий этапы: 1) оогенез, в процессе которого в яичниках животных из первичных ооцитов формируется зрелая яйцеклетка; 2) пренатальный период (эмбриогенез); 3) постнатальный период, включающий развитие сеголеток

от рождения до момента полового созревания и участия в размножении. Можно предположить, что разные этапы реагируют на действующие факторы неодинаково, а степень выраженности репродуктивных потерь на каждом из них в фоновых условиях и при токсическом воздействии будет различной.

Полученные данные представлены в виде единого репродуктивного процесса, объединяющего его клеточно-тканевые, организменные и популяционные этапы. На каждом этапе рассмотрен ряд последовательных стадий (атрезия фолликулов, эмбриональные потери, гибель молодняка, интенсивность участия зверьков в размножении), на которых механизмы элиминации исключают из процесса дальнейшего развития часть репродуктивного материала. В цитируемых ниже работах использованы данные, полученные в градиенте химического загрязнения при безвозвратном изъятии зверьков методом ловушко-линий в течение бесснежных периодов 1990 — 1995 гг.

Сроки размножения. В течение шести лет наблюдений начало массового размножения рыжей полевки на фоновой территории приходилось на конец апреля-начало мая. На импактной территории, где условия существования для данного вида пессимальны (имеется ограниченное число пригодных для обитания микроучастков), численность полевков невысока, а население формируется главным образом за счет мигрантов (Мухачева, Лукьянов, 1997), сроки размножения, как правило, сдвинуты на более поздний период. Так, в импактной зоне в составе майских отловов за 1990, 1991 и 1993 гг. самки отсутствовали. По срокам поимки и физиологическому состоянию размножающихся самок начало репродукции в этой зоне можно отнести к концу мая-первой половине июня. Сроки окончания размножения довольно стабильны. На обследованных территориях оно завершается к концу августа — началу сентября (Мухачева, 2001).

Гистологическое исследование гонад. В качестве показателя интенсивности начальной стадии фолликулогенеза рассматривали число однослойных фолликулов. Следующие стадии выражали в количестве многослойных фолликулов без антрума и многослойных фолликулов, имеющих антральную полость. Интенсивность завершающей стадии данного этапа оценивали по числу желтых тел беременности в яичниках, которое (как правило) соответствует числу овулировавших яйцеклеток (Безель, Мухачева, 1995; Мухачева, Безель, 1995; Мухачева, 2001). Поскольку достоверных различий изученных показателей у полевков разного возраста, отловленных в одной и той же зоне, не обнаружено, мы сочли возможным объединить данные и в дальнейшем анализировали группу размножающихся самок в целом (рис. 3. 28). Гистологический анализ яичников показал, что у самок, обитающих на химически загрязненных и фоновых территориях, оогенез протекает сходным образом. Ранее мы отмечали, что и у самцов на тех же участках в целом сохраняется нормоспермия (Мухачева, Суркова, 1995).

Плодовитость и эмбриональные потери. Результаты исследований этапа эмбриогенеза приведены в табл.3.9 (Мухачева, 2001). Представленная выборка ограничена самками, у которых одновременно были зарегистрированы желтые тела беременности и эмбрионы. Потенциальная плодовитость (среднее число желтых тел на самку) составляла в импактной

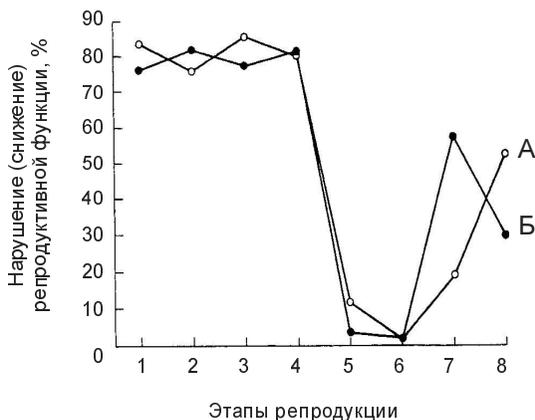


Рис. 3.28. Репродуктивная функция у рыжих полевок в процессе воспроизводства на фоновой (А) и импактной (Б) территориях.

Этапы: 1 – однослойные фолликулы; 2 – двуслойные фолликулы; 3 – многослойные фолликулы; 4 – многослойные фолликулы с антрумом; 5 – желтые тела беременности (потенциальная плодовитость); 6 – живые эмбрионы (фактическая плодовитость); 7 – смертность сеголеток; 8 – размножающиеся самки (Мухачева, Безель, 1995; Безель, Мухачева, 1995)

зоне 6,52, на фоновом участке — 6,62. Максимальная фактическая плодовитость (среднее число жизнеспособных эмбрионов на самку) была зарегистрирована у зверьков, обитающих в пессимальных условиях — 6,19 эмбриона, в контроле — 5,76.

В градиенте техногенного загрязнения среды были оценены общие эмбриональные потери (разность в % между средним числом желтых тел беременности и жизнеспособных эмбрионов). Более низкая общая эмбриональная смертность (5,06%) отмечена у зверьков из импактной зоны, при удалении от источника эмиссии ее величина существенно ($p \leq 0.05$) возростала (до 12,99%).

Гибель зародышей происходила на разных стадиях развития. Ведущая роль в структуре эмбриональных потерь принадлежала доимплантационной гибели, на которую приходилось в среднем 70-90 % общей эмбриональной смертности. По мере приближения к источнику выбросов зарегистрировано достоверное снижение величины доимплантационных потерь с 11,6% до 3,5% ($p \leq 0,05$). Резорбция эмбрионов отмечалась гораздо реже — у самок с обеих участков она составляла в среднем 1,5-1,6% (табл. 3.9). Доля самок с доимплантационной гибелью яйцеклеток на фоновой территории составляла 47,6 % и двукратно превышала таковую (23,8 %) у рыжих полевок из импактной зоны. Анализ межгодовых флуктуаций показал, что в разные годы на фоно-

Таблица 3.9

Репродуктивные характеристики размножающихся самок рыжей полевки в зоне интенсивного химического загрязнения и на фоновой территории. Средний Урал, 1990–1995 гг.; (Мухачева, 2001)

| Параметр | Зона | |
|--|--------------|---------------|
| | фоновая | импактная |
| Анализируемая выборка, шт. | 21 | 21 |
| Количество желтых тел беременности на самку | 6,62 ± 0,281 | 6,52 ± 0,256* |
| Количество эмбрионов (всех имплантированных) | 5,85 ± 0,266 | 6,29 ± 0,230 |
| Количество жизнеспособных эмбрионов на самку | 5,76 ± 0,262 | 6,19 ± 0,234 |
| Общие эмбриональные потери, % | 12,99 ± 2,98 | 5,06 ± 1,44* |
| Доимплантационные потери, % | | |
| Резорбция эмбрионов, % | 1,5 | 1,6 |
| Доля самок с доимплантационными потерями, % | 47,6 | 23,8 |
| Доля самок с резорбированными эмбрионами, % | 9,5 | 9,5 |

* Уровень статистической значимости различий между средними значениями признаков на техногенных и фоновых территориях по t-критерию Стьюдента $P \leq 0,05$.

вом участке она изменялась в интервале от 25% до 100% от общего числа размножающихся самок, в импактной зоне колебалась от 0 до 60 %. Доля самок с резорбирующимися эмбрионами невелика — за исследованный период на фоновом и импактном участках таких самок было зарегистрировано по 9,5 %. Обнаружено также, что плодовитость в значительной степени определяется возрастом самок: более плодовитыми на обоих участках были перезимовавшие особи ($p < 0,001$).

Увеличение резорбции эмбрионов по мере роста токсической нагрузки отмечали и другие авторы. Г.Д. Катаев (2005) показал, что в градиенте химического загрязнения при примерно равной потенциальной плодовитости у красно-серых полевков резорбция эмбрионов увеличивается более чем в 10 раз. При этом численность зверьков снизилась примерно в 4 раза.

В качестве примера для оценки качества потомства мелких млекопитающих, обитающих на фоновых участках и в условиях химического загрязнения среды, рассмотрена динамика увеличения массы эмбрионов у рыжих полевков в период беременности и накопление ими ряда металлов. Отсутствие досто-

верных различий в массе эмбрионов в различные сроки беременности позволило объединить данные всех участков. Временная динамика этого показателя представлена на рис. 3.29.

Поскольку жизнеспособность новорожденных зверьков в значительной мере определяется биомассой, накопленной эмбрионами к моменту рождения, то сравнение средних показателей и их недостоверное различие на участках еще не отражают возможное влияние химического загрязнения среды на потомство.

Представленная на рис. 3.30 частота встречаемости эмбрионов с различной массой показывает, что доля полновесных эмбрионов у полевок на незагрязненном участке (весом свыше 0,18 г) примерно в 2,6 раза больше, чем у самок с загрязненных участков. Естественно можно предположить, что подобное различие в весовых показателях потомства полевок обусловлено токсическим влиянием тяжелых металлов на развивающийся плод.

В качестве примера на рис. 3.31 представлены уровни свинца в эмбрионах рыжей полевки на конечный срок беременности. Видно, что на загрязненном участке оно более чем в 2,5 раза выше, чем у животных с фоновой территории. Можно ожидать, что судьба новорожденных зверьков в значительной мере зависит от уровня токсиканта, накопленного плодом к моменту рождения.

Таким образом, максимальные репродуктивные потери у млекопитающих (более 98%) происходят в оогенезе, причем эти процессы не обусловлены химическим загрязнением среды: потери на фоновой и загрязненной территориях сопоставимы. Более резистентны стадии эмбриогенеза, в течение

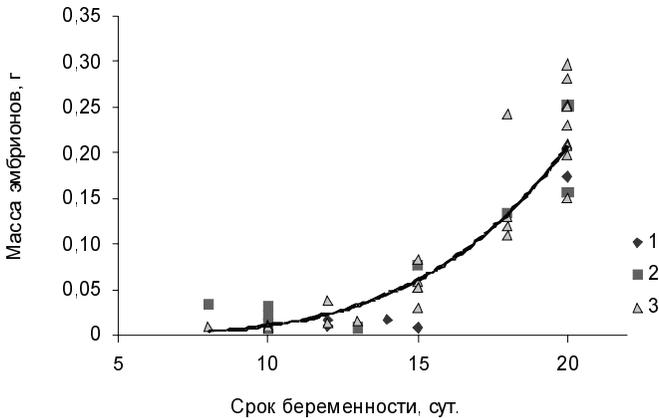


Рис. 3.29. Масса эмбрионов рыжей полевки в различные сроки беременности на химически загрязненных (1 – импактный, 2 – буферный) и фоновом (3) участках (Мухачева, Безель, 2006б)

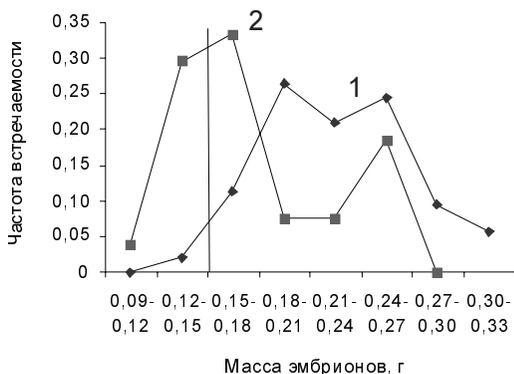


Рис. 3.30. Распределение массы эмбрионов на фоновом (1) и импактном (2) участках в зонах различной химической нагрузки (Мухачева, Безель, 2006 а)

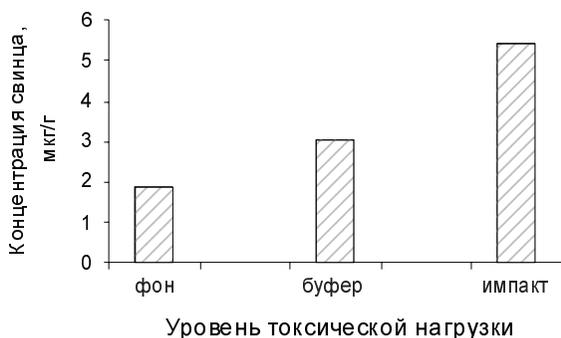


Рис. 3.31 Содержание свинца в эмбрионах рыжей полевки к концу беременности

которых репродуктивные потери не превышают 20%. При этом общие эмбриональные потери, выраженные через отношение разности между средним числом желтых тел беременности и живых эмбрионов к числу желтых тел, более чем в два раза выше на фоновой территории.

Полученные результаты позволяют сделать вывод о том, что потенциальная плодовитость максимально реализуется у животных из пессимальных местообитаний.

Повышенная плодовитость мышевиных грызунов в условиях химического и радиационного стресса отмечается рядом авторов (Тестов, 1993; Рожде-

стенская, 1999; Пястолова и др., 1989; Лукьянова и др., 1990; Кудяшева и др., 2004). Закономерное увеличение плодовитости может рассматриваться в качестве одного из механизмов адаптации, направленной на выживание вида в неблагоприятных условиях. Между тем установлено, что на загрязненных территориях в организмах животных содержатся более высокие уровни токсикантов. Вряд ли это обстоятельство может способствовать прямому снижению эмбриональных потерь. Очевидно, что отмеченная в условиях токсического воздействия их меньшая величина вызвана не реакцией организменного уровня, а связана с популяционными механизмами компенсации, в результате которых в популяциях сохраняются наиболее плодовитые самки. На этом явлении мы остановимся ниже.

Доля репродуктивно-активных особей (Мухачева, 2001). В течение периода наблюдений были зарегистрированы существенные различия в структуре населения: на фоновом участке в размножении участвовало менее половины самок, в импактной зоне таких животных было около 70 %. Сходная тенденция была отмечена и для самцов, среди которых доля размножающихся особей при удалении от факела выбросов снижалась с 67 до 33 %. Изменялся также и возрастной состав репродуктивно-активной части населения; если на фоновой территории большинство зверьков (около 80 % самок и 67 % самцов) с признаками размножения принадлежало к группе перезимовавших особей, то вблизи медеплавильного комбината животные этой возрастной группы составляли менее половины (49 % самок и 35 % самцов).

Скорость полового созревания сеголеток. На примере прибылых самок рыжей полевки была сделана попытка оценить возраст вступления в размножение животных, обитающих в градиенте техногенной нагрузки. Для этого использовали данные об абсолютном возрасте каждой особи и состоянии ее генеративной системы. Существенных различий между самками, населяющими импактные и фоновые участки не выявили. Как правило, первая беременность регистрировалась у полевок, достигших возраста 35-40 дней (Мухачева, 1996, 2001).

С другой стороны, в градиенте загрязнения возможно изменение количества пометов за сезон. Для красно-серых полевок в условиях северо-таежных экосистем показано (Катаев, 2005), что по мере увеличения токсической нагрузки количество пометов снижается с трех на фоновой территории до одного, редко двух на загрязненной.

Выживаемость особей рыжей полевки. Смертность полевок на фоновой и нарушенной территориях оценивали косвенным образом, привлекая данные об относительном обилии особей разных демографических групп, интенсивности размножения и динамике численности животных в течение бесснежного периода. Результаты расчетов показали, что в летне-осенний период относительная выживаемость молодняка на участках, подверженных техногенному загрязнению, составляет примерно 55 % от контроля ($p \leq 0,1$).

Для анализа выживаемости зверьков в течение зимовки рассматривали разность весенней и осенней (предшествующего года) численностей животных.

Оказалось, что к началу размножения в импактной зоне регистрируется в среднем 24 % животных, на фоновой территории выживает более 45 % особей. Повышенная элиминация из популяции сеголеток компенсируется более полным участием выживших в размножении. Известно, что в природных популяциях мышевидных грызунов низкая численность животных стимулирует процесс полового созревания сеголеток (Жигальский, Бернштейн, 1986; Шилов, 1988, 1991). С.И.Исаев и А.Д.Покаржевский (1978) показали, что при радиационном загрязнении происходит своеобразное «омоложение» популяции лесной мыши, и в размножение вступают более молодые и плодовитые особи. У полевок-экономок на участках с повышенным естественным радиационным фоном с увеличением плодовитости возрастает постэмбриональная смертность (Кудяшева и др., 2004; Крашанинина и др. 2005; Башлыкова, Ермакова, 2006). По мнению этих авторов, такие результаты свидетельствуют о радиационном гормезисе, который проявляется в повышенной интенсивности размножения и общей плодовитости. Платой за это является сокращение продолжительности жизни и репродуктивного периода (Зайнуллин и др., 2006).

Более быстрое половое созревание и высокая плодовитость в условиях токсического воздействия тяжелыми металлами отмечена у мокриц и ногохвосток (Донкером; цит. по Покаржевский и др., 2000). При этом жизнеспособность природных популяций мелких млекопитающих в условиях химического загрязнения среды определяется тем, в какой мере им удается компенсировать обусловленные токсическим влиянием повышенные потери репродуктивного цикла. Оказалось, что максимально высокими потерями на загрязненных участках характеризуются периоды постнатальной жизни зверьков. По нашим данным потери сеголеток до момента их вступления в размножение при высоком уровне загрязнения тяжелыми металлами достигают 80%, на фоновых территориях — не более 43%.

Таким образом, лишь малая часть первичных фолликулов завершает процесс оогенеза и, будучи оплодотворенной, успешно проходит стадии внутриутробного развития. Еще меньшая часть может реализоваться среди новорожденных и принять участие в размножении.

Сравнивая ход репродуктивных потерь на фоновом и импактном участках, отметим еще раз, что роль загрязнения тяжелыми металлами на этапах оогенеза и внутриутробного развития выражена слабо, что свидетельствует о незначительном токсическом действии поллютантов на организм самок. В наибольшей степени различия в репродуктивных потерях проявляются на этапе онтогенеза, прямо связанном с качеством местообитаний. Результатом деградации природной среды (прежде всего фитоценозов) является снижение количества участков, пригодных для обитания зверьков. Именно поэтому этапы постнатального развития сеголеток и их участие в размножении наиболее резко реагируют на загрязнение.

Наши оценки показывают, что 100 самок, дважды в течение сезона участвуя в размножении, потенциально могут дать на фоновой территории 274 прибылых самки, на загрязненных участках то же количество самок в силу более активного участия в размножении и несколько большей плодовитости

Примерная схема расчета годового восполнения численности популяций рыжей полевки на фоновой и загрязненной территориях (по Безель и др.,1998)

| Зона | Весеннее кол-во самок, шт | Участ- вуют в размно- жении, % | Кол-во самок- сеголеток, шт | Летняя выжива- емость, % | Доживают до осени, шт. | Зимняя выжива- емость, % | Доживают до весны, шт |
|-----------|---------------------------|--------------------------------|-----------------------------|--------------------------|------------------------|--------------------------|-----------------------|
| Фоновая | 100 | 47.5 | 274 | 80 | 219 | 45 | 100 |
| Импактная | 100 | 69.9 | 433 | 43 | 186 | 24 | 45 |

дадут 433 прибылых зверька. Основываясь на опубликованных ранее данных (Безель и др.,1998), можно оценить судьбу сеголеток в обоих случаях. В таблице 3.10 приведен примерный расчет возможности воспроизводства численности в каждой из локальных популяционных группировок, из которой видно, что весенняя численность полевков следующего года на импактной территории за счет снижения в зимний период будет более чем в два раза ниже фоновой.

Вместе с тем в природных популяциях животных популяционные механизмы направлены на поддержание необходимого уровня численности. В числе таковых отмечают увеличение интенсивности размножения у мелких млекопитающих в условиях радиационного загрязнения (Исаев, Покаржевский, 1978), сдвиги возраста достижения половой зрелости у рыб (Кошелев, 1984), индивидуальные и социальные формы поведения, в результате чего в размножение включаются обитатели пессимальных стадий обитания (Шилова, Шатуновский, 2005).

Таким образом, полученные оценки носят условный характер, не учитывающий возможность сложнейших популяционных механизмов поддержания стабильной численности, прежде всего за счет пополнения локальных популяционных группировок на загрязненных участках мигрантами со смежных территорий (Мухачева, Лукьянов,1997).

Следовательно, приспособление мелких млекопитающих к токсическим факторам среды реализуется на основе компенсаторных демографических реакций. Ключевая роль в этом принадлежит интенсификации воспроизводства и миграционным процессам, о которых речь идет ниже (гл. 3.4.2). Все это позволяет компенсировать повышенную гибель зверьков и поддерживать целостность популяционной структуры вида на загрязненных участках.

В то же время, согласно мнению С.А. Шиловой и М.И.Шатуновского (2005), высокая численность животных в зонах техногенных катастроф не может считаться достаточно надежным критерием благополучия популяции в целом. Подчас в репродуктивных и генетических показателях популяции происходят необратимые изменения, которые постепенно могут привести к медленному, но закономерному разрушению системы.

3.4.2. Роль эколого-генетической и пространственной гетерогенности популяции

3.4.2.1. Эколого-генетическая структура популяции

Понятие генетической гетерогенности природных популяций было сформулировано С.С.Четвериковым (1926). Совокупность данных современной популяционной генетики убедительно свидетельствуют о том, что природные популяции гетерогенны по любым признакам и свойствам, в том числе и по тем, которые прямо связаны с толерантностью организмов в условиях химического загрязнения среды (Глотов, 1983; Глотов, Тараканов, 1985).

Направленное изменение эколого-генетической структуры адаптационных процессов, позволяет популяции выполнять свои биогеоценотические функции в изменившихся условиях среды. Такая модификация структуры возникает в результате взаимодействия токсического фактора и исходного полиморфизма природных популяций.

В качестве примера приведем данные полученные в результате изучения луговых сообществ полевицы (*Agrostic stolonifera*), расположенных вблизи медеплавильного завода (Wu L.et. al.,1968). В качестве меры токсического проявления был использован так называемый корневой тест. Индекс толерантности растений определяли как отношение средней длины корней растений, культивируемых в питательном растворе с добавлением определенных количеств меди, к такому же показателю у растений, развивающихся в аналогичных условиях, но без добавок металла. Подобным методом были изучены растения, отобранные на лугах различного возраста. Почвы около завода были загрязнены медью настолько, что молодая трава, посеянная пятью годами ранее, не покрывала полностью поверхность земли. В то же время старые луга, возрастом до 70 лет, имели хорошо развитый покров с большим преобладанием полевицы над другими видами. Установлено, что растения из незагрязненных ценопопуляций были практически не толерантны к меди. С течением времени в ценопопуляции возросла доля растений, обладающих повышенным индексом толерантности к меди (рис. 3.32). По мере старения луга повышалась резистентность ценопопуляций этого вида. Средний индекс толерантности к 70 годам достиг 50-60% по сравнению с 25% при возрасте лугов до 4 лет. Этот индекс на незагрязненных территориях не превышал 4 — 6%. По мнению указанных авторов, в основе подобной адаптации лежит исходная разнокачественность ценопопуляций полевицы (рис. 3.33).

Для обоснования этого вывода был проведен морфологический и генетический анализ клональной структуры полевицы. Разнообразие различных клонов, установленное по отличию энзимограмм (отсутствие или наличие изоэнзимов эстеразы), подтвердило высокую гетерогенность исходной ценопопуляции полевицы.

Интересные данные по реакции другого вида полевицы (*Agrostic tenuis*) на медное загрязнение почвы приведены Т. Мак-Хайли (McHeilly, 1968). Тот же корневой тест был использован автором для расчета индекса толерантности взрослых растений, произрастающих на различном расстоянии от источ-

ника загрязнения, и толерантности семян тех же растений, определяемых по устойчивости к меди выросших из них взрослых особей (рис. 3.34). При слабом загрязнении почвы медью семена растений характеризуются большей толерантностью, чем родительские особи (речь идет о взрослых растениях, выросших из семян). Растения незагрязненных участков отражают исходный полиморфизм ценопопуляций, в том числе и наличие растений, толерантных к действию конкретного токсического фактора, генерируемых взрослыми растениями. При отсутствии токсического фактора или его слабой выраженности растения, обладающие толерантностью к меди, не проявляются в полной мере, обладая, по-видимому, меньшей приспособленностью к остальным природным факторам. Именно поэтому индекс толерантности взрослых растений по отношению к меди ниже, чем у растений выросших из их семян.

По мере приближения к заводу все большую роль в отборе играет токсический фактор. Устойчивые к нему растения в большей мере закрепляются, тем самым повышая общий уровень толерантности взрослых растений. На определенном расстоянии в ценопопуляциях полевицы индекс взрослых особей начинает превышать показатель для растений, выросших из семян родительских особей. Дальнейшее увеличение загрязненности почв ведет к резкому возрастанию средней толерантности.

Авторы предложили иную интерпретацию различий в устойчивости растений и семян на слабо загрязненных участках. Речь может идти о возможном переносе генов, ответственных за повышенную толерантность к меди, с участков, подверженных большему загрязнению и имеющих поэтому высокий средний индекс толерантности, на более чистые территории, обеспечивая тем самым устойчивость семян к токсическому фактору.

Видимо, нет смысла обсуждать правомерность каждого из приведенных аргументов. Важно отметить, что независимо от уровня загрязнения почв средний индекс толерантности семян, опреде-

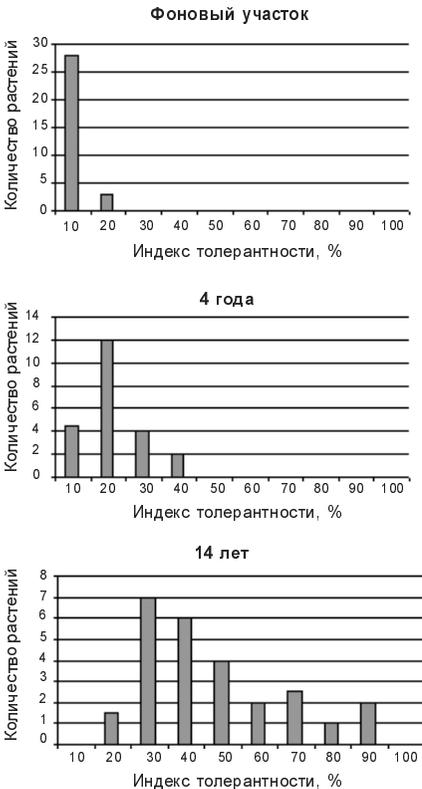


Рис. 3.32. Распределение растений полевицы по толерантности к меди на лугах различного возраста (по Wu et. al., 1968).

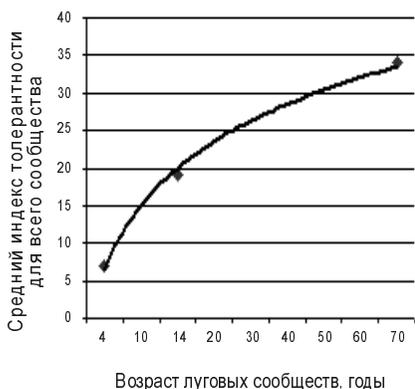


Рис. 3.33. Зависимость среднего индекса толерантности от возраста лугового сообщества (по Wu et. al., 1968)

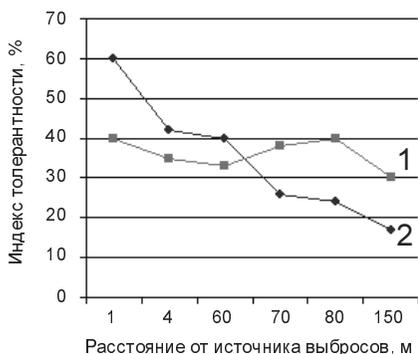
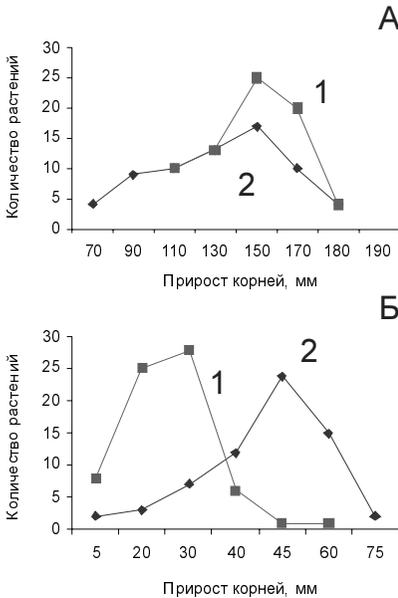


Рис. 3.34. Толерантность к меди семян (1) и родительских растений (2) полевицы на разном расстоянии от источника загрязнения (по McHeilly, 1968)

ляемый по толерантности выросших из них взрослых особей, на всех участках практически неизменен (примерно на уровне 40%), в то время как этот показатель для произрастающих на участках растений однозначно зависит от загрязнения почвы (см.рис. 3.34). Следовательно, при прекращении загрязнения полевицы будет происходить достаточно быстро.

Н.В.Алексеева-Попова с соавт.(1983, 1990, 1991) показали, что даже незначительное увеличение содержание металлов в почвах может вызвать внутривидовую дифференциацию ряда дикорастущих видов. Ими отмечена повышенная устойчивость к свинцу, цинку, меди ценопопуляций некоторых южноуральских видов растительности в районе медно-колчеданного рудопроявления.

Приведем распределение прироста корней в двух ценопопуляциях дикорастущей астры альпийской. Одна из них произрастает на фоновых территориях, другая — в районе с повышенным уровнем свинца в почвах. Распределение прироста корней растений из этих ценопопуляций в контрольном



растворе и в растворе, содержащем добавки солей свинца представлены на рис. 3.35. При отсутствии токсического элемента распределение корневых приростков в обоих случаях совпадает, а при содержании свинца в растворе ($3 \cdot 10^{-4}$ моль)

Рис. 3.35. Внутривидовая дифференциация астры альпийской под влиянием избытка свинца в среде без добавления металла (А); и в растворе со свинцом (Б). Растения с фоновой (1) и загрязненной (2) территорий (по Алексева-Попова и др., 1983; Алексева-Попова, 1990)

происходит дефференциация этих ценопопуляций. Более устойчивая к токсиканту популяция характеризуется большим приростом корневой системы.

Сегодня механизмы повышенной толерантности растений изучены недостаточно. Одним из возможных механизмов устойчивости к тяжелым металлам является уменьшение их транспорта в надземные части растений. Выше мы уже обсуждали подобное снижение корневого поступления металла, к которому адаптирована металлоустойчивая ценопопуляция. Это же отмечали другие авторы (McNeilly, 1968; Mathys, 1973).

Определенные ранее различия между формами одного вида *T. offic. officinale* по уровням накопления тяжелых металлов проявляются и в качественной гетерогенности их семенного потомства. Семена двух форм, взятые с площадок с различными уровнями загрязнения почвы, выращивали посейменно в рулонной культуре на дистиллированной воде. Для фоновой выборки средние значения всех критериев жизнеспособности (энергия прорастания, всхожесть, выживаемость проростков за 30 суток, количество растений с настоящим листом) у *T. off. f. pectinatiforme* были значительно выше, чем у *T. off. f. dahlstedtii*, что подтвердил и дисперсионный анализ ($p < 0.001$). На участках со средними уровнями загрязнения различия между формами оказались незначительными. Однако в максимально загрязненной зоне картина меняется на обратную. Средние показатели качества семян у *T. off. f. dahlstedtii* были достоверно выше, чем у *T. off. f. pectinatiforme*.

Изучение индивидуальной изменчивости растений по всем указанным параметрам показало, что разница средних величин формируется за счет различного соотношения в выборках растений с высококондиционным потом-

ством и низкокачественным (Жуйкова и др., 1998). Например, по выживаемости проростков во всех выборках условно можно выделить две группы особей с выживаемостью менее 50% и более. Соответственно отношение этих групп проростков у *T. off. f. dahlstedtii* на фоновом участке составляло 7:3, а у *T. off. f. pectinatiforme*. — 2:8. На импактном участке наблюдалось противоположное соотношение.

Таким образом, сравнение двух форм одуванчика позволило установить достоверные различия между ними по большинству показателей на минимально и максимально загрязненных участках, причем на фоновой площадке преимущество имела *T. off. f. pectinatiforme*, а на импактной — *T. off. f. dahlstedtii*.

Для выяснения механизмов адаптации необходимо знать, в какой степени качество семян форм *T. off. f. pectinatiforme* и *T. off. f. dahlstedtii* из разных по уровню загрязнения ценопопуляций определяет их металлоустойчивость. Для этого мы использовали провокационное воздействие раствора сульфата цинка ($ZnSO_4$). При его концентрации 300 мкг/г снижались посевные качества семян и темпы роста у обеих форм по сравнению с контролем, выращиваемым на дистиллированной воде (Жуйкова и др., 1999). Обнаружено достоверное различие реакции у двух форм одуванчика, а также зависимость эффекта от токсической нагрузки во время формирования семян. Показатели роста корней ($I_{корн}$ равно отношению длины корня у проростков на растворе $ZnSO_4$ к величине корней на воде) и развития листьев ($I_{лист}$ равно отношению числа растений с настоящим листом на растворе металла к этому же показателю на воде). Эти показатели у *T. off. f. pectinatiforme* с ростом токсической нагрузки на площадках повышались, а у *T. off. f. dahlstedtii* понижались (табл.3.11).

Полученные результаты свидетельствуют о двухвариантной стратегии адаптации в ценопопуляциях одуванчика к действию токсического стресса. В условиях максимального загрязнения *T. off. f. dahlstedtii* продуцирует более кондиционные семена, чем *T. off. f. pectinatiforme*, однако семенная генерация последней обладает более высокой устойчивостью к действию металлов (Позолотина и др., 2000).

Таблица 3.11

Влияние раствора $ZnSO_4$ на рост корней и развитие листьев одуванчика

| Токсическая нагрузка, отн.ед. | $I_{корн}$ | | $I_{лист}$ | |
|-------------------------------|-------------------------------|----------------------------------|-------------------------------|----------------------------------|
| | <i>T. off. f. dahlstedtii</i> | <i>T. off. f. pectinatiforme</i> | <i>T. off. f. dahlstedtii</i> | <i>T. off. f. pectinatiforme</i> |
| 1.0 | 0,67 | 0,65 | 0,78 | 0,47 |
| 3.7-4.0 | 0,59 | 0,55 | 0,63 | 0,59 |
| 7.1-8.4 | 0,31 | 0,72 | 0,43 | 0,84 |
| 33.0 | 0,23 | 0,87 | 0 | 0,16 |

Показано также (Семериков, Завьялова, 1990) влияние нефтяного загрязнения на изменчивость длины проростков семян канареечника, выращиваемых в нейтральной среде и на средах, содержащих стимулирующий или ингибирующий раствор. Если изменчивость длины проростков семян растений в различных средах рассматривать как отражение генотипической структуры его популяций, то можно сделать вывод, о том что нефтяное загрязнение способно существенно изменять генетическое разнообразие канареечника. При этом в условиях сильного загрязнения подобрались генотипы растений, мало отличающиеся друг от друга как по средним значениям длины проростка, так и по их реакции на среду.

Рядом авторов установлено (Лысенко и др.1999, 2000), что при хроническом облучении в ценопопуляциях растений происходит изменение генетической структуры, главным образом за счет элиминации некоторой части редких аллелей и увеличения доли других. Е.В.Ульянова с соавторами (2004) по данным аллозимного анализа ферментных систем одуванчика лекарственного из зоны с повышенным радиационным фоном пришли к выводу, что в условиях облучения у растений интенсивно идут рекомбинационные процессы, которые приводят к широкой изменчивости ферментных систем. Аналогичное изменение генетической структуры отмечено в ценопопуляциях арабидопсиса и василька за счет вариации доли редких аллелей (Кальченко и др., 1991; Лысенко и др., 1999, 2000). Выявленное под влиянием радиации высокое разнообразие ферментных систем, по мнению Е.В.Ульяновой и В.Н.Позолотиной (2004), служит материалом для естественного отбора и обогащает «адаптивный потенциал» популяции.

У сосны обыкновенной, произрастающей в условиях повышенного радиационного фона, обнаружены адаптивные процессы, в результате которых увеличивается изменчивость и повышается резистентность популяции (Гераськин и др.,2005). Авторы делают вывод о том, что отбор наиболее приспособленных генотипов в исследованных популяциях продолжается.

В ряде работ показано, что некоторые виды растений с коротким жизненным циклом способны эволюционировать к резистентным формам достаточно быстро, в течение нескольких поколений. Это показано для видов, обитающих в среде с высокими уровнями тяжелых металлов (Masnair, 1987; Pitelka, 1988) или при повышенном радиационном фоне (Алексахин и др., 1990; Позолотина, 2003; Черезанова, Алексахин, 1975; Шевченко и др., 1992).

В литературе имеются также данные о реакции на загрязнение популяций животных. Например, хищные многоножки (*Chilopoda*), отловленные в местах с повышенным содержанием цинка, кадмия, свинца, меди, более устойчивы к провокационному действию токсических факторов, чем животные с фоновых участков, если тех и других содержат на районах с повышенным содержанием перечисленных металлов (Hopkin, Martin, 1984). Наряду с возможным процессом адаптации организмов к действию токсических факторов (онтогенетический уровень), приведенные данные, скорее всего, говорят об эффектах популяционной адаптации. В силу исходной разнокачественности природных популяций происходит своеобразное их «обогащение» толерантными особями. Именно поэтому при экспериментальном содержании живот-

ных на рационах с высоким содержанием металлов эта группа многоножек характеризуется повышенной выживаемостью по сравнению с контрольной группой.

Различаются хромосомные нарушения у видов-двойников обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis*) при их совместном обитании в среде, загрязненной мутагенами. У тех же видов отмечено различие в возрастающей флуктуирующей асимметрии билатеральных краниометрических признаков (Гилева, Нохрин, 2001), а также разная реакция на стрессовое воздействие как на геномном, так и на онтогенетическом уровнях (Гилева и др., 2001, 2005).

А.В.Коросов и Б.К.Павлов (1988) сравнивали популяции лесных полевков на склонах Хамар-Дабана, подверженных длительному (в течение 18 лет) воздействию выбросов Байкальского целлюлозного комбината, с контрольными. При анализе фенотипических признаков скелета они установили, что длительное действие техногенного фактора привело к изменению генотипической структуры популяции, причем обнаруженные изменения не выходят за рамки сезонной изменчивости для каждой популяции.

Мелкие млекопитающие, обладающие разным функциональным статусом, также различаются по реакции к острому радиационному воздействию (Оленев, Григоркина, 1998). Наибольшую резистентность при облучении гамма-лучами имеют особи, принадлежащие к неразмножающейся в год рождения части популяции (второй тип онтогенеза по Оленеву, 1981, 2002).

Интересны данные Н.М. Калинкиной (2002, 2003), которая показала, что адаптация гидробионтов к стрессовым условиям существования, в том числе к повышенному солевому составу воды, эволюционно обусловлено. В градиенте химического загрязнения водоемов северной Карелии она изучала динамику численности, биомассы и структуры планктонных ракообразных. Согласно гипотезе о разных сроках вселения гидробионтов в пресные воды все виды делятся на следующие группы: давно вселившиеся (*палеолимнические*); в более поздние сроки (*мезолимнические*); недавно вселившиеся (*неолимнические*).

По мере освоения пресных вод виды заселяли сначала глубоководные озера с относительно постоянным газовым, солевым и температурным режимами. Далее — небольшие озера и в последнюю очередь — пересыхающие мелкие водоемы. При этом у пресноводных видов вырабатывались более глубокие адаптации к действию неблагоприятных факторов, характерных для временных водоемов (пересыхание, промерзание и т.д.). Наибольшая степень адаптации характерна для палеолимнических форм, способных выжить даже в пересыхающих водоемах. Автор считает, что адаптацию к обезвоживанию, нестабильности температурного и солевого режимов, наличию таких вредных газов, как сероводород и углекислый газ, следует рассматривать как преадаптацию к антропогенному фактору.

Приведем также данные Л.С.Некрасовой (1989), изучавшей толерантность по отношению к хлорофосу личинок комаров (*Anopheles dorsalis*). Выборки этих личинок из водоемов, расположенных на расстоянии 1 и 15 км от медеплавильного комбината, отличались по чувствительности к яду. Разнока-

чественность этих популяций проявляется также по скорости гибели личинок, помещенных в раствор хлорофоса. Установленные различия в сроках выживаемости двух групп могут свидетельствовать о наличии некоторых адаптивных механизмов популяционного ранга, обеспечивающих повышение общей неспецифической устойчивости популяции к действию токсических факторов различной природы, хотя возможные причины такой неспецифической толерантности не выявлены. Возможно, имеет место простой отбор по интенсивности фильтрации воды, приходящейся на единицу массы личинок, определяющий тем самым уровни поступления в организмы ядов любой природы. Можно предполагать и другие механизмы такого отбора. Характерно, что неспецифическая толерантность имеет место в популяциях, подверженных химическому загрязнению.

Обсуждаемая выше реакция живых организмов на действие токсического фактора основана на естественной эколого-функциональной гетерогенности природных популяций. Важно подчеркнуть, что реакции, которыми популяция отвечает на любой характер антропогенных экстремальных воздействий, принципиально не отличаются от приспособлений, выработанных эволюционно при регулярно и периодически изменяющихся «традиционных» условиях обитания, прежде всего погодно-климатических (Безель и др., 1994; Оленев, 2002). Согласно Г.В.Оленеву, (2002), происходит «несвоевременный запуск» такого механизма сохранения, который эволюционно свойственен виду (популяции) в качестве реакции на регулярные изменения среды.

3.4.2.2. Пространственно-функциональная структура популяции

Пространственная неоднородность территории определяет устойчивое существование популяции. Эколого-климатические факторы за счет своей прерывистости в пространственно-временных масштабах формируют некоторую экологическую мозаику среды обитания природных популяций. На эту естественную мозаичность природных биоценозов накладывается неоднородность полей загрязнения, вызванная спецификой воздушных потоков, особенностями рельефа местности и другими геофизическими параметрами территории. Вследствие независимого сочетания природных и антропогенных факторов наблюдаются не просто различие в уровнях накопления токсических веществ в отдельных элементах биоценозов, но и связанная с этим различная мера их деградации, что обуславливает мозаичную по условиям существования среду обитания живых организмов.

При рассмотрении пространственно-временных аспектов экологической токсикологии необходимо исходить из положения С.С.Шварца (1967) согласно которому популяция организмов представляет собой совокупность микропопуляций, связанных друг с другом общностью происхождения из единых популяционных стаций резервации. Поскольку нас интересует популяционный уровень организации, то ему должна соответствовать некоторая система пространственно-временных группировок организмов с малым или средним радиусами активности (например, популяции мелких млекопитающих).

Токсическое загрязнение лесных экосистем ведет к уменьшению плотности, полноты и запасов древостоя, снижению сомкнутости крон и плотности подроста, увеличению доли сухостоя, замещению лесных видов травянистых растений луговыми и эфемерентами и т.д. (Ахметшина, Хантемирова, 1994; Мухачева, Лукьянов, 1997; Михайлова и др., 2006).

На таких химически деградированных территориях у мелких млекопитающих, например, могут сохраняться локальные стаии, пригодные для существования ядра популяции. Группировки со стабильной структурой в этом случае поддерживают оптимальную плотность популяции за счет упомянутых выше авторегуляторных механизмов, обеспечивающую поддержание репродуктивного потенциала всей популяции. По концепции И. А. Шилова (1991) возможны также периферийные временные поселения преимущественно расселяющихся молодых зверьков, в которых не исключено частичное воспроизводство численности мелких млекопитающих. Остальная наиболее деградированная площадь биогеоценоза может стать местом временного, сезонного поселения, выполняющего функции транзитной территории. По мнению Е.Н.Панова (1983), даже в естественных условиях могут образовываться группировки животных с достаточно высокой численностью, но при отсутствии стабильного демографического состава, неспособные к размножению.

У организмов, обладающих широким радиусом активности или широкими сезонными миграциями в рамках территории токсически деградированных биоценозов, понятие стаии резервации лишено смысла. Е.А. Бельский в результате ежегодного мечения птиц-дуплогнездников установил, например, что население этих видов на загрязненных территориях ежегодно практически полностью возобновляется. В любом варианте существование природных популяций возможно лишь при стабилизирующем влиянии миграционных перемещений особей между стаиями, подверженным в различной мере токсической деградации.

Поскольку расселение или ненаправленное пространственное перемещение особей на определенных этапах жизненного цикла является важнейшим свойством биологических систем надорганизменного ранга, то именно миграционные процессы играют важную роль в популяционной адаптации к действию токсических факторов (Бигон др.,1989; Шилова, 1999; Лукьянов, 1988, 1991).

В результате токсического преобразования фитоценозов уменьшается емкость местообитаний мелких млекопитающих и птиц-дуплогнездников, сокращаются кормовые и защитные ресурсы. Такая пессимизация среды обитания существенно модифицирует естественный ход динамики численности изученных видов. Адаптация природных популяций к подобной трансформированной среде реализуется за счет адаптивной перестройки поло-возрастной структуры популяции..

Например, динамика численности в популяциях мелких млекопитающих на загрязненных или фоновых участках формируется разными способами. В естественных условиях нарастание обилия происходит за счет как пространственной экспансии, так и локального уплотнения населения. В хими-

чески загрязненных зонах большое значение имеет пространственная миграция. При этом обилие особей в сохранившихся благоприятных местообитаниях поддерживается на постоянном уровне (Лукьянова, Лукьянов, 1998). Показано возрастание миграционной активности рыжей полевки в градиенте химического загрязнения (Мухачева, Лукьянов, 1997). Эти процессы позволяют в кратчайшие сроки реколонизировать локальные нарушенные территории, что обеспечивает обилие зверьков в этих условиях (табл. 3.12).

Таблица 3.12

Обилие оседлых и мигрирующих особей рыжей полевки в местообитаниях разной степени химической деградации (Мухачева, Лукьянов, 1997)

| Показатели на 100 лов.сут. | Среднее расстояние от завода, км | | | |
|----------------------------|----------------------------------|------|-------|-------|
| | 1 | 2 | 4 | 20 |
| Обилие оседлых особей | 0 | 1.26 | 15.69 | 14.31 |
| Суточный поток мигрантов | 1.85 | 1.34 | 2.49 | 0.46 |
| Общее обилие особей | 1.85 | 2.6 | 18.18 | 14.77 |
| Доля мигрантов в населении | 100 | 51.5 | 13.7 | 3.1 |

Натурные наблюдения показывают, что по мере снижения качества среды обитания, вызванного токсическим загрязнением, возрастает доля расселяющихся особей в популяции. Наиболее отчетливо это проявляется в пессимальных условиях, в которых посредством миграционных процессов достигается заполнение животными локальных частично деградированных участков, что предопределяет возможность существования популяции в экстремальных условиях. С другой стороны, выживаемость мигрирующих особей в условиях ограниченного числа микростаций в деградированной среде в первую очередь определяется успешностью поиска подходящих микроучастков. На этой стадии расселения, по-видимому, и гибнет значительная часть мигрантов, как правило сеголеток (Лукьянов, 1999).

Обнаружены (Лукьянова, Лукьянов, 2002) морфофизиологические различия между оседлыми и мигрирующими особями рыжей полевки. Лучшее физическое состояние оседлых особей, выражается в более крупных размерах тела, быстрых темпах роста, меньшей степени стрессированности, а у мигрантов отмечено более раннее половое созревание. Выявлены статистически значимые различия комплекса метрических признаков черепа, косвенно указывающие на существенные генетические различия между этими категориями животных (Васильев и др. 1996).

Все отмеченное выше можно рассматривать при некотором упрощении ситуации (моделировании) на примере (Безель, 1987; Безель и др., 1994) популяции мелких млекопитающих. Территория их обитания состоит из резерваций, которые характеризуются ежегодной высокой интенсивностью размножения животных. Значительно большие площади имеют зоны сезонного режима пользования, размножение на которых происходит только в благо-

приятные годы и только в эти годы животные могут пережить там межсезонье и зиму. Имеются и транзитные территории, в летнее время заселенные неразмножающимися животными, но для размножения и переживания в них в межсезонье и зиму они не пригодны. Согласно изложенному, минимальная группировка животных, соответствующая популяционному рангу, должна включать не только население резерваций, но и все население производных от них временных поселений.

В неблагоприятных условиях (обильные дожди или засуха летом, наледи или малоснежные зимы и т.д.) площадь, освоенная мелкими млекопитающими, резко сокращается, ограничиваясь лишь локальными поселениями. По данным И.Е.Бененсона и О.Ф.Садыкова (1989), в неблагоприятные годы в горных тундрах пригодно для обитания красной полевки (массив г.Иремель Белорецкого района Башкортостана) около 1% всей территории (в благоприятные — до 20%), в горнолесной и подгольцовой зонах — 20 и 80% соответственно. По результатам мечения животных авторы оценивают общую площадь, соответствующую по своей структуре и функциям популяционному уровню организации для лесных полевков, равной 4–16 км². Естественно, что природно-климатические условия конкретного года могут существенно изменить площади, пригодные для обитания животных. Так, 11-летние наблюдения за популяцией красной полевки показали, что площади этих стадий в горной местности Южного Урала, пригодные для размножения летом и переживания зимой, могут изменяться в 20 раз.

Таким образом, резервации, соответствующие оптимальным условиям существования популяции, образуют сеть постоянных, ограниченных по площади опорных пунктов. Вокруг них формируются зоны, куда обитатели резервации регулярно выходят на кормежку, иногда образуя временные поселения, главным образом за счет прибылых особей. Эколого-климатические условия этих территорий и связанная с ними поло-возрастная структура популяций определяют важнейшие популяционные характеристики таких групп, в том числе выживаемость эколого-функциональных групп в летний и зимний периоды и т.д. Оценки этих параметров для популяций красных полевков, приводимые И.Е.Бененсоном и О.Ф.Садыковым (1989), выглядят следующим образом: если емкость благоприятных участков равна 40 экз/га, то во второстепенных зонах она снижается до 3 экз/га. Аналогично для тех же зон снижается и выживаемость молодняка с 55 до 30%, а половозрелых особей — с 90 до 75% за год.

Все эти оценки были использованы нами при имитации на математической модели популяционной динамики условий пространственной неоднородности территорий при ее химическом загрязнении (Безель и др., 1986 а). Результаты моделирования показали, что в зависимости от пространственного размещения стадий преимущественного обитания и полей максимального загрязнения последствия могут выходить за границы территории прямого токсического воздействия и оказывать значительное негативное влияние на смежные зоны. С другой стороны, проведенный анализ выявил особую значимость пространственно-функциональной гетерогенности природных популяций, позволяющую им поддерживать свою жизнеспособность даже в условиях интенсивного токсического загрязнения среды.

3.4.2.3. Химическое загрязнение среды и динамика численности популяции

Согласно современным представлениям о популяционной динамике численности следует ожидать, что токсическая деградация среды может существенно модифицировать ее естественный ход (Ивантер, 1975; Майер, 1968; Шварц, 1980; Шилов, 1977; и др.). Динамика численности популяций мелких млекопитающих на химически деградированных и фоновых территориях формируется по-разному. В естественных условиях нарастание численности происходит как за счет пространственных миграций со смежных зон, так и в результате уплотнения населения. Реакция популяции мелких млекопитающих на токсический фактор обусловлена, с одной стороны, уровнем химического загрязнения (содержание тяжелых металлов в пищевых рационах), с другой — изменением экологической емкости среды обитания. В первом случае речь может идти о прямом токсическом влиянии на животных, реализуемом через различие концентраций тяжелых металлов в организмах животных разных функциональных групп (половозрелые и неполовозрелые сеголетки, перезимовавшие особи). В силу их различной толерантности к поллютантам возможно изменение поло-возрастной структуры популяции и связанное с этим изменение динамики численности. Во втором случае мы имеем в виду состояние подверженных техногенной деградации фитоценозов, опосредованно влияющих на динамику численности через наличие мест для укрытий, обилие кормов и т.д. (деградационная сукцессия).

На различных фазах динамики численности, когда решающим является вклад в общее обилие зверьков различных функциональных группировок, при химическом загрязнении закономерно должна меняться и доля «пораженных» животных (Безель, Оленев, 1989). Выше мы уже отмечали, что токсическое поражение связано с нарушением репродуктивных функций, и доля таких особей отражает дифференцированное снижение плодовитости различных функциональных группировок и соответствующее уменьшение их вклада в общее обилие популяции.

Отметим еще одно обстоятельство, связанное с химической деградацией природной среды. На загрязненных участках в отличие от фоновых численность мелких млекопитающих не может достигать значительной плотности. По этой причине роль зависящих от плотности населения механизмов, ограничивающих плодовитость самок, сведена к минимуму. Только данным обстоятельством можно объяснить отмеченные выше меньшие эмбриональные потери у рыжей полевки на загрязненных территориях (Безель, Мухачева, 1995).

В фазу максимальной численности поражение популяции мелких млекопитающих может быть обусловлено главным образом токсическим воздействием на перезимовавших и неполовозрелых зверьков. Высокий процент «пораженных» среди этих групп животных приводит к тому, что в зиму до весны следующего года остается меньшая часть популяции. Снижение весенней численности компенсирует предшествующий высокий уровень обилия. Подобное явление в фазе максимума выступает в качестве дополнительного механизма снижения избыточного количества зверьков. В фазу спада чис-

ленности выход популяции из депрессии определяется сохранностью к осени полноценных молодых зверьков, которые после зимовки могут обеспечить подъем численности.

Согласно данным Л.Е. Лукьяновой и О.А. Лукьянова (1998), амплитуда общего обилия рыжих полевок между максимумом и минимумом ее численности на химически загрязненных территориях достигает 10-кратной величины при 8-кратном изменении этого показателя на фоновых. Если же в качестве характеристики динамики численности принять частное обилие как меру относительной численности зверьков только на заселенных, максимально пригодных к обитанию участках, то указанные различия имеют обратный характер. На загрязненных участках частное обилие изменяется меньше, чем на фоновых.

Рассмотрим также показатели заселенности (процент линейно расположенных ловушек, оказавшихся на участках, заселенных животными) и агрегированность населения (отношение частного обилия к заселенности территории). В табл. 3.13 приведены значения этих показателей на различных фазах динамики численности рыжих полевок на загрязненных и фоновых участках, иллюстрирующие различие в реакции населения полевок. Следует обратить внимание на то, что амплитуды изменения рассмотренных показателей на деградированных территориях могут изменяться в 8 – 10 раз (кроме частного обилия). Г.Д. Катаев с соавт. (Катаев et al., 1994) также отмечают, что в условиях воздушного промышленного загрязнения динамика численности мелких млекопитающих (рыжая, красная, красно-серая полевки) утрачивает периодичность и при интенсивной техногенной нагрузке может быть отнесена к разорванному типу, характерному для нестабильных временных поселений транзитных зверьков.

Таблица 3.13

Изменение показателей обилия и пространственной структуры населения рыжей полевки в разные фазы динамики численности на загрязненных и фоновых территориях (по: Лукьянова, Лукьянов, 1998)

| Показатели | Численность | | |
|--------------------------------|-------------|------------|------------|
| | депрессия | подъем | пик |
| Загрязненная территория | | | |
| Общее обилие, экз/100 лов.-сут | 0.8 ± 0.1 | 4.3 ± 0.5 | 7.7 ± 0.5 |
| Частное обилие, экз/лов.-сут | 24.2 ± 3.7 | 27.7 ± 3.4 | 27.5 ± 2.0 |
| Заселенность, % | 3.1 ± 0.5 | 15.6 ± 1.9 | 27.9 ± 1.7 |
| Агрегированность населения | 7.7 ± 1.2 | 1.8 ± 0.2 | 1.0 ± 0.1 |
| Фоновая территория | | | |
| Общее обилие, экз/100 лов.-сут | 5.7 ± 0.4 | 31.9 ± 1.4 | 46.5 ± 1.7 |
| Частное обилие, экз/лов.-сут | 25.4 ± 1.9 | 42.3 ± 1.9 | 51.3 ± 1.9 |
| Заселенность, % | 22.2 ± 1.7 | 75.3 ± 2.4 | 90.6 ± 1.6 |
| Агрегированность | 1.1 ± 0.1 | 0.6 ± 0.03 | 0.6 ± 0.02 |

Таким образом, в условиях химического загрязнения бореальных экосистем потоки тяжелых металлов через популяцию мелких млекопитающих в силу особенностей ее эколого-функциональной структуры способны воздействовать на ведущие демографические параметры (плодовитость и выживаемость зверьков), а через них — на ее возрастную структуру и динамику численности. Выраженность такого корректирующего воздействия качественно и количественно зависит от специфики конкретного поллютанта и уровня пессимизации среды обитания.

В заключение подчеркнем, что в условиях воздействия химического загрязнения реакция сообщества мелких млекопитающих не выходит за рамки общей концепции «экологически дестабилизированной среды» в результате действия факторов естественного генезиса (Залетаев, 1988, 1989). Согласно Л.Е. Лукьяновой и О.А. Лукьянову (2004), в обоих случаях в первую очередь могут изменяться такие «традиционные» ценогические характеристики, как показатели общего обилия видов и видового разнообразия.

3.4.2.4. Возрастная структура популяции

Возрастная структура популяций — важнейший биоиндикационный признак, отражающий ее общее функционирование: интенсивность воспроизводства, способность к самоподдержанию и устойчивость по отношению к действию неблагоприятных факторов среды.

Литературные данные не дают однозначного ответа на то, каким образом изменяется возрастной спектр популяции в различных условиях. Под влиянием химического стресса возможно ингибирование ростовых процессов, приводящих к задержке развития. С другой стороны, токсичность среды может ускорять процессы старения, способствуя элиминации из популяции генеративных особей. При загрязнении атмосферы тяжелыми металлами и сернистым газом в ценопопуляциях черники отмечено возрастание доли сенильных и субсенильных особей (Деева, Мазная, 1990; Deyeva, Maznaja, 1993). Аналогичное старение ценопопуляции горца змеиноного отмечено Е.В. Хантемировой (1996).

М.Р. Трубина и А.К. Махнев (1999) показали, что под влиянием воздушных выбросов криолитового производства (соединения фтора и сернистый газ) происходит старение ценопопуляции одного-двулетнего монокарпичного вида *Crepis tectorum* L. (скерда кровельная). На основании морфологических признаков и наблюдений за маркированными растениями генеративные особи были подразделены на следующие группы: 1) однолетние незимующие — прорастающие весной и отмирающие в конце вегетационного периода; 2) однолетние зимующие — прорастающие осенью и отмирающие в конце следующего вегетационного периода; 3) двулетние особи — находящиеся в стадии розетки весь первый вегетационный сезон и отмирающие в конце второго. В незагрязненных условиях возрастные спектры характеризуются резким преобладанием генеративных особей, по градиенту загрязнения отмечено увеличение доли прегенеративных растений (рис. 3.36), и в зоне максимального загрязнения они занимают доминирующее положение. Отмеченное выше свидетельствует о задержке темпов онтогенетического развития в условиях химического загрязнения среды (Трубина, 2005).

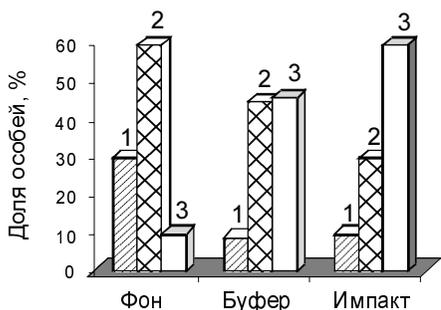


Рис. 3.36 Возрастной состав генеративных особей в популяциях *Crepis tectorum* L. в градиенте химического загрязнения (средние значения за все годы):

- 1 – незимующие однолетки;
 2 — зимующие однолетки;
 3 — двулетники (по: Трубина, Махнев, 1999).

На основании полученных данных о возрастной структуре скерды кровельной указанные авторы делают вывод о том, что одним из способов адаптации видов травянистых растений к длительному химическому влиянию является увеличение в составе популяций доли особей с невысокими темпами развития, обладающими повышенной резистентностью к хроническому загрязнению среды соединениями фтора и серы. Прямым следствием этого можно считать преобладание в адаптированной к загрязнению ценопопуляции двухлетних особей при практически полном исчезновении в отдельные годы однолетних незимующих особей. М.Р.Трубина (2005) предполагает возможность различных стратегий самоподдержания популяции данного вида: в условиях фона — за счет высокой семенной продуктивности и быстрой смены поколений, при химическом воздействии — за счет увеличения продолжительности жизни большинства особей при сниженной семенной продуктивности.

Трудно однозначно говорить о механизмах подобного изменения возрастной структуры ценопопуляций. Отмеченное многими авторами снижение скорости развития растений можно объяснить низкой скоростью метаболизма (Николаевский, 1979). Вместе с тем в ряде случаев потомство адаптированной к химическому загрязнению скерды, имеющее низкую скорость роста, характеризовалось, наоборот, более высокой интенсивностью фотосинтеза в расчете на единичный хлоропласт и единицу массы (Киселева и др., 2001).

Эколого-демографическая структура ценопопуляций *Taraxacum officinale* s.l. изучалась в течение трех вегетационных сезонов в зонах с различным содержанием металлов в почвах (Жуйкова и др., 2001). Ценопопуляции на всех участках отнесены к нормальным (по Работнову, 1950) с полночленным возрастным спектром (по Уранову, 1975). Фоновая популяция характеризовалась как молодая нормальная, способная к самоподдержанию семенным путем. Во все сезоны в этих ценопопуляциях подрост преобладал над старыми особями, на долю прегенеративной фракции приходилось от 71 до 79%.

При среднем уровне загрязнения зон во все периоды ценопопуляции были молодыми нормальными. Подрост преобладал над репродуктивной и состарившейся частью растений, среди генеративных преобладали молодые особи. Возрастные спектры ценопопуляций фоновых и буферных зон в течение всего периода наблюдений оставались относительно стабильными, являясь устойчивой основой фитоценоза.

На максимально загрязненном участке ценопопуляция может быть охарактеризована как старая нормальная. Преобладание особей генеративного и постгенеративного возрастных состояний над подростом, видимо, обусловлено некоторым усилением семенного возобновления и быстрым созреванием молодых особей. При этом в отличие от фоновых и буферных ценопопуляций импактная, являясь сукцессивной, характеризовалась динамичной сменой возрастного состава за период наблюдений (Жуйкова и др., 2001).

В том же градиенте химического загрязнения проведено наблюдение в течение 70 сут. над маркированными особями *Taraxacum officinale* различного возрастного состояния. Регистрировали доли погибших особей, перешедших в следующее возрастное состояние и долю одуванчиков, не изменивших свое состояние (рис. 3.37), так как эти показатели, в совокупности обеспечивающие воспроизводство в ценопопуляциях, прежде всего могут быть подвержены токсическому влиянию. Наибольшие различия отмечены между ювенильными особями фоновой и импактной зон. Доля погибших растений на чистых участках достигала 80%. (рис. 3.37, А). На импактной территории свыше 70% активно переходили в следующее имматурное состояние (рис. 3.37, Б). Все последующие возрастные состояния более активны в загрязненных условиях: погибает меньшая доля и больше особей завершает развитие на соответствующих этапах онтогенеза. Характерно, что наиболее консервативны на всех участках генеративные особи, большая доля которых (свыше 60%) в период наблюдений остается в неизменном возрастном состоянии (рис. 3.37, В).

«Омоложение» популяций эпифитного лишайника (*Hypogymnia physodes*) в градиенте химического загрязнения описано И.Н. Михайловой и Е.Л. Воробейчиком (1999). За основу для выделения возрастных состояний авторами была взята величина продуцирования талломом вегетативных диаспор, которую косвенно можно оценить по количеству сорелей, степени их развития и соотношению количества сорелей на лопастях разных типов. Логично предположить, что на начальном этапе развития сорелей продукция соредий минимальна, сорали на трубчатых лопастях занимают промежуточное положение, а на шлемовидных и губовидных лопастях с наибольшей площадью поверхности продуцируют максимальное количество соредий. Таким образом, талломы одного возрастного состояния характеризуются более или менее одинаковым вкладом в процесс воспроизводства популяции. Как и у высших растений, возрастные состояния у лишайников характеризуют биологический возраст экземпляра и связаны с его абсолютным возрастом лишь косвенно. Отчетливо выраженное смещение возрастного спектра при увеличении нагрузки (рис. 3.38) позволяет говорить о так называемом «омоложении» ценопопуляций в буферной и импактной зонах (еще раз подчеркнем, что речь идет только о биологическом возрасте). В результате данного процесса можно ожидать уменьшения общего потока диаспор *H. physodes* в экосистеме, что в свою очередь может быть одной из причин снижения обилия лишайников на загрязненных территориях.

Объяснения причины наблюдаемого смещения возрастного спектра, авторы высказывают два предположения:

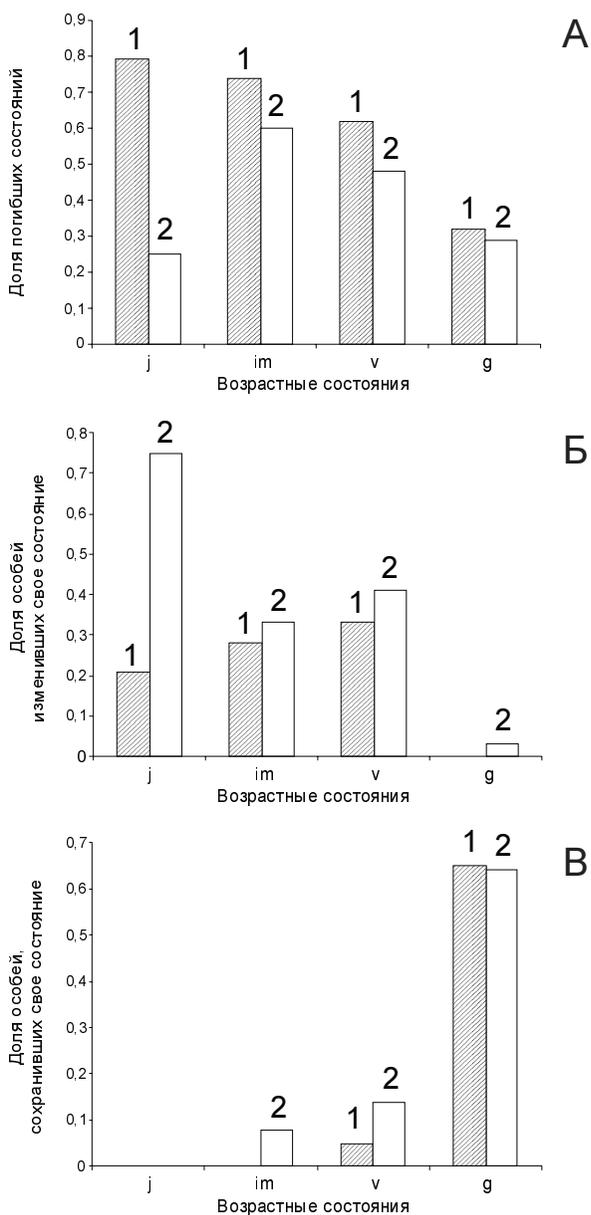


Рис. 3.37. Доля особей в ценопопуляциях одуванчика погибших (А), перешедших в следующее возрастное состояние (Б) и не изменивших свое состояние за время наблюдений (В) на фоновой (1) и импактной (2) территориях

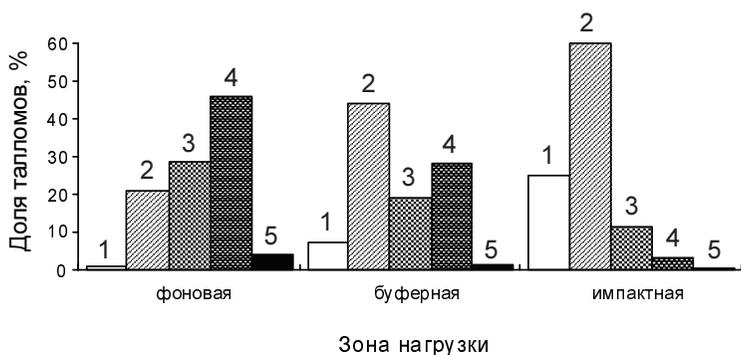


Рис. 3.38. Возрастной спектр популяций *H. physodes* в градиенте загрязнения.

Группы талломов («возрастные состояния»): 1, асоредиозные (as) — полное отсутствие сорелей; 2, крипсоредиозные (cs) — все сорели на начальном этапе развития; 3, гипосоредиозные (s1) — сорели на трубчатых и 1-2 на шлемовидных и/или губовидных лопастях; 4, мезосоредиозные (s2) — до 10 сорелей на шлемовидных и/или губовидных лопастях; 5, гиперсоредиозные слоевища (s3) — более 10 сорелей на шлемовидных и/или губовидных лопастях (по: Михайлова, Воробейчик, 1999)

1. Образование сорелей снижает резистентность талломов, так как при этом происходит, во-первых, потеря клеток фотобионта, что может существенно снизить фотосинтетическую активность, и, во-вторых, разрушение нижнего корового слоя, выполняющего защитную функцию. Таким образом, более соредиозные талломы могут быть менее резистентны к поллютантам, что обуславливает их повышенную смертность и последующую элиминацию.

2. Поллютанты ингибируют образование сорелей. Известно отрицательное влияние атмосферного загрязнения на темпы деления водорослей (Nash, Gries, 1991), что в значительной степени может уменьшить интенсивность процесса образования сорелий.

Таким образом техногенное «омоложение» популяций может быть ключевым процессом элиминации лишайников на импактных территориях.

Изменение возрастного состава популяций отмечено также у животных. При радиационном загрязнении происходит своеобразное «омоложение» популяции лесной мыши, и в размножение вступают более молодые и плодовитые особи. Интенсивное половое созревание в условиях токсического воздействия тяжелых металлов отмечена у ногохвосток и мокриц (Донкер и др цит., по Покаржевскому и др., 2000).

Таким образом, возрастная структура популяций, как отражение процессов онтогенеза, адаптивно реагирует на действие токсических факторов, способствуя поддержанию своего обилия. Однако следует отметить, что все изменения темпов онтогенетического развития и как следствие преобразование возрастной структуры популяций животных и растений не являются специфической реакцией на химическое загрязнение среды. Обсуждаемая выше

генотипическая, пространственно-функциональная и возрастная гетерогенность популяций — неотъемлемое свойство биологических систем надорганизменного ранга. Эта свойство природных систем обеспечивает их стабильное функционирование при изменении как естественных природно-климатических условий, так и стрессирующих факторов антропогенного происхождения, включая химическое загрязнение среды.

3.4.3. Популяционная адаптация к токсическим факторам среды

В многочисленных дискуссиях о судьбе природных объектов при химическом загрязнении среды часто обсуждается проблема возможной адаптации биологических систем к действию токсических факторов. В медицинской токсикологии явление адаптации — процесса приспособления живых организмов к неблагоприятным условиям среды — учитывается при оценке допустимых уровней воздействия.

В этой связи остановимся на понятиях компенсации и адаптации.

Понятие «*компенсация*» предполагает наличие некоторого уже состоявшегося нарушения биологической системы (применительно к организму — некоторой патологии), которое оказывается компенсированным, т.е. в прямом смысле этого слова — возмещенным.

Напротив, понятие «*адаптация*» (в прямом переводе — «приспособление») предполагает такую перестройку системы в ответ на длительное или повторяющееся воздействие какого-либо фактора, которая позволяет ей сохранять устойчивость и не дать развиться даже скрытым, компенсируемым нарушениям, т.е. перестройку, осуществляемую в рамках вариантов нормы, в тех рамках, в которых система еще не претерпевает качественных изменений (Кацнельсон, Безель, 1995).

Приведем пример из медицины. Утолщение стенки левого желудочка в результате длительных тренировок при различных физических нагрузках принципиально отличается от увеличения толщины той же стенки при митральном пороке не выраженностью этого эффекта (т.е. степени «напряжения защитных сил»), которое зависит от величины нагрузок в первом случае и от выраженности клапанного дефекта — во втором. В первом случае — это механизм приспособления к изменившимся условиям существования, т.е. типичный пример адаптации, во втором — механизм возмещения нарушенной внутрисердечной гемодинамики.

В экологической токсикологии, изучающей системы надорганизменного ранга, можно говорить о двух уровнях адаптации.

1. Приспособительные реакции в организмах, выраженные в разнообразных коррекциях определенных биохимических, физиологических и иных процессов, обеспечивающих их нормальное функционирование. Наличие подобных реакций у животных и растений широко подтверждается многочисленными данными медицинской токсикологии и не вызывает сомнения.

2. Приспособительные реакции надорганизменного характера, типичные для природных систем, подверженных длительному влиянию неблагоприят-

ных факторов. Под термином «адаптация» в этом случае подразумевается поддержание популяцией некоторого нормального уровня ее функционирования (за счет толерантности особей, их фертильности, плодовитости и т.д.), а также наличие генетической изменчивости, достаточной для того, чтобы посредством отбора адаптироваться к изменившимся условиям среды. Все это в предположении, что значения частот и амплитуд всех изменений не выходят за рамки вполне определенных границ.

В основе этого положения лежит заключение С.С.Четверикова (1926) о генетической гетерогенности природных популяций любого вида по разнообразным признакам и свойствам, что подтверждают современные многочисленные данные по изменчивости морфологических признаков, летальных эффектов, жизнеспособности организмов и другие (Глотов, 1983). Если следовать концепции нормы реакции генотипа, как проявления множества фенотипических значений при смене условий обитания, то реакция генетически гетерогенной природной популяции на стрессирующие факторы среды может быть выражена «распределением норм реакции составляющих ее генотипов» (Глотов, Тараканов, 1985)

Таким образом, в условиях химического загрязнения среды одним из важнейших проявлений адаптационных процессов является направленное изменение эколого-генетической структуры природных популяций, позволяющее ей выполнять свои биогеоценологические функции в изменившихся условиях среды. Такая модификация структуры возникает в результате взаимодействия токсического фактора и исходного полиморфизма природных популяций.

Далее остановимся на некоторых механизмах, определяющих возможности адаптации природных популяций к токсическим факторам среды.

3.4.3.1. Изменчивость популяционных параметров в качестве основы популяционной адаптации

Изменчивость морфофизиологических параметров организмов, составляющих природные популяции животных и растительные ценопопуляции, определяет их способность адаптироваться к условиям внешней среды, в том числе в случае химического загрязнения последней.

Часто при оценке варьирования признака используют коэффициент вариации (CV), определяемый как отношение среднеквадратичного отклонения признака к его среднему значению. Однако в случае возможной их взаимной корреляции этот показатель прямо не отражает величину возможных отклонений отдельных вариантов (a_i) от среднего значения (a). Для обсуждаемой нами проблемы решающее значение имеет абсолютное отклонение признаков (дисперсия s^2). С этих позиций рассмотрим связь между величиной показателя и размерности показателей проведем нормирование к соответствующим значениям, полученным на фоновом участке, т.е. на фоновом участке все величины (средние значения и их дисперсия) приняты равными единице. Показатели остальных участков выражены в долях от этого значения.

При строгой пропорциональности между показателями в относительных единицах имеет место линейная зависимость ($a = s^2$). Это значит, что вызванное токсическим действием увеличение или снижение средних показателей (a) сопровождается пропорциональным изменением их дисперсии (s^2). Точки, расположенные в области ниже этой линейной зависимости, означают, что изменение средних значений популяционных параметров сопровождается непропорционально меньшим изменением их варибельности. Наоборот, область, расположенная выше зависимости ($a = s^2$), описывает такие популяционные процессы, в результате которых изменение параметров сопровождается непропорциональным увеличением варибельности.

Подобное различие в ответе природных популяций на токсическое загрязнение среды подтверждают рассмотренные нами выше данные по жизнеспособности семенного потомства одуванчика. На рис. 3.39 представлена связь дисперсии показателей семенного воспроизводства и их средних значений в относительных единицах у обеих форм *T. officinale* s.l. Видно, что *T. off. f. pectinatiforme* при проращивании в дистиллированной воде характеризуется меньшими показателями энергии прорастания, всхожести, выживаемости одномесячных проростков, длины корня и показателя листообразования (количество проростков с настоящим листом в % от числа выживших) семенного потомства, собранных с растений на наиболее загрязненных участках. Вместе с тем во всем диапазоне токсической нагрузки дисперсии этих показателей остаются, как правило, выше линии $a=s$, т.е. при снижении показателей воспроизводства, вызванных увеличением загрязненности почв, непропорционально возрастает их варибельность (Жуйкова и др., 1999; Безель и др., 2001). Иная зависимость отмечена для формы *T. off. f. dahlstedtii*, у которой на наиболее загрязненных участках более высоко качество семян. Важно, что у этой формы дисперсия показателей непропорционально снижается по мере возрастания токсической нагрузки на родительские растения, обуславливая тем самым более узкий диапазон варибельности признаков (см. рис. 3.39).

Проблема адаптации живых организмов к токсическим факторам среды связана с популяционным характером зависимости «доза-эффект» (см. гл. I.2). Гетерогенность природных популяций, состоящих из системы физиологически и функционально различных субпопуляций, неизбежно проявляется в различной реакции этих группировок на действие токсических факторов (Безель и др., 1998а). Следствием этого является связь варибельности популяционных параметров с уровнем токсической нагрузки. В градиенте токсической нагрузки можно выделить три диапазона (рис. 3.40, А).

При низких уровнях воздействия различия в чувствительности внутрипопуляционных группировок несущественны. Сохраняются неизменными структура и жизнеспособность популяции, а варибельность популяционных параметров остается на уровне фоновой, отражающей ее приспособленность к условиям нормального функционирования.

При высоких уровнях токсической нагрузки наблюдаются сильное поражение всех групп организмов и элиминация пораженных особей. При этом варибельность признаков жизнеспособности минимальна. Наибольший ин-

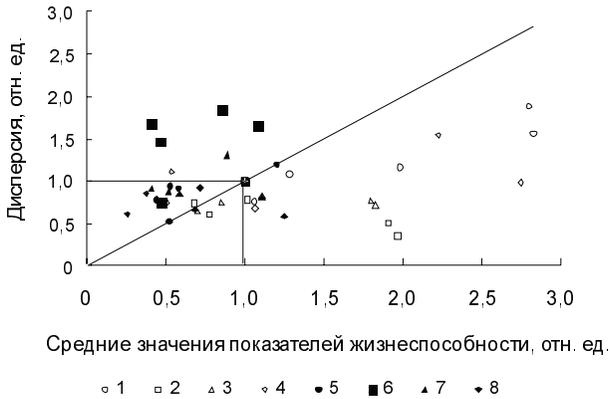


Рис. 3.39. Зависимость дисперсии показателей жизнеспособности семенного потомства *T. officinale* s.l от их средних значений.

1–4 — *T. off.* f. *dahlstedtii*: 1 – энергия прорастания, 2 – всхожесть семян, 3 – выживаемость, 4 – длина корня;
T. off. f. *pectinatiforme*: 5 – энергия прорастания, 6 – всхожесть семян, 7 – выживаемость, 8 – длина корня; (Безель и др.,2001)

терес представляет промежуточный диапазон токсических доз, при котором гетерогенность популяции, выраженная через различную толерантность организмов, проявляется в максимальной степени (рис. 3.40,Б). В этом диапазоне доз в силу отмеченной выше разнокачественности групп организмов лишь часть наиболее чувствительных к токсическому действию особей будет элиминироваться. В результате подобного отбора происходит адаптивное изменение структуры природных популяций. Изменение полового и возрастного состава может приводить к изменению динамики их численности. Таким образом, с ростом токсической нагрузки возможно увеличение дисперсии показателей, обусловленное различием чувствительности субпопуляционных группировок (рис. 3.40,Б).

Следует ли рассматривать вызванное токсическим влиянием изменение вариабельности в качестве проявления адаптации?

На фоновых участках при отсутствии или минимальном токсическом воздействии средние популяционные показатели и их естественная изменчивость, в том числе показателей воспроизводства, закреплены в результате длительного эволюционного развития. Это обеспечивает стабильность существования популяции, гарантирующую адекватную ее реакцию на колебания условий естественной среды. Чаще всего вариабельность популяционных параметров соответствует нормальному закону распределения. Рассматриваемое нами химическое загрязнение среды выступает в качестве дополнительного, постоянно действующего фактора. В то же время на загрязненных территориях не исключено влияние «традиционных» природных факторов,

постоянно влияющих на состав адаптированных к химическому стрессу популяции. В первом приближении можно считать, что при токсическом загрязнении среды результирующая вариабельность популяционных параметров состоит из дисперсии, связанной с влиянием токсического фактора $s_1^2(P)$ на гетерогенную по толерантности популяционную систему, и дисперсии, обусловленной вариабельностью условий внешней среды s_{cp}^2

$$S_e^2 = s_1^2(P) + s_{cp}^2$$

Можно показать, что $s_1^2(P)$ не монотонно зависит от уровня токсической нагрузки P . Дисперсия условий среды s_{cp}^2 при отсутствии токсического влияния остается постоянной. Отмеченное справедливо, если речь идет о прямом токсическом влиянии на организмы. В реальных условиях при достаточно высоких токсических нагрузках имеет место деградация природных экосистем, и прежде всего фитоценозов (Воробейчик, Хантемирова, 1994; Ахметшина, Хантемирова, 1994; Жуйкова и др. 2005, 2006; Безель, Жуйкова, 2006). С ней связана часто существенная пессимизация среды обитания различных видов (сокращение видового состава и обилия, общая инсуляризация участков и пр.). Этим обусловлен более широкий диапазон колебаний обычных природных условий обитания животных и растительных организмов. Вызванная химической деградацией среды изменчивость возрастает в градиенте токсического фактора, поэтому дисперсия, связанная со средой, также должна зависеть от уровня токсической нагрузки: $s_{cp}^2 = s_{cp}^2(P)$. На рис. 3.40, Б схематично представлены эти компоненты и общая дисперсия токсического эффекта как функция величины токсической нагрузки (уровня загрязнения среды).

Адаптивный ответ на такое совместное действие требует сохранности в популяционной структуре как особей, приспособленных к условиям обычной среды (не загрязненной), так и возросшей доли организмов, обладающих повышенной резистентностью по отношению к конкретному токсическому фактору. Необходимость выполнения этих условий неизбежно приводит к возрастанию изменчивости важнейших параметров, определяющих жизнедеятельность популяции. Подобное увеличение вариабельности может происходить как при снижении средних популяционных показателей, так и при их возрастании. Таким образом, необходимость сохранения жизнеспособности в любых условиях «вынуждает» популяцию и в случае влияния дополнительных экстремальных факторов (токсическое воздействие), приводящих к изменению средних показателей, сохранять в своем составе особи, соответствующие требованиям «нормальной» среды, искажая тем самым нормальное статистическое распределение значений параметров.

Можно считать, что адаптированная к токсическому влиянию популяция сохраняет тем большую способность адекватно реагировать на изменение «традиционных» природно-климатических условий, чем значительнее перекрываются частотные распределения параметров, характеризующих фоновую и подверженную загрязнению популяцию. При этом необходимо учесть, что наиболее ценными для жизнеспособности популяции, адаптированной к токсическо-

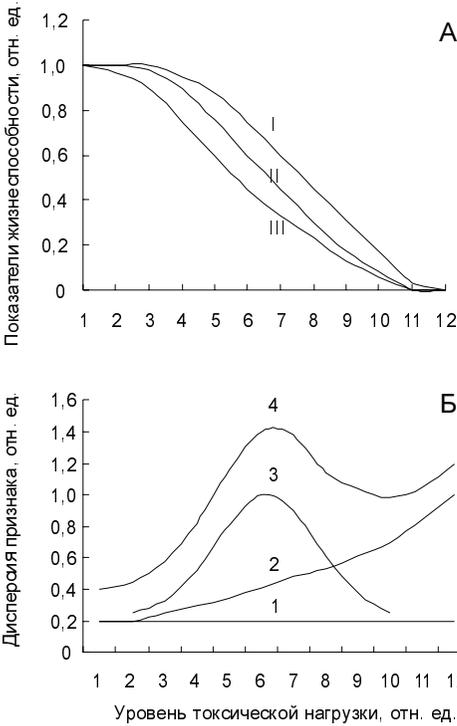
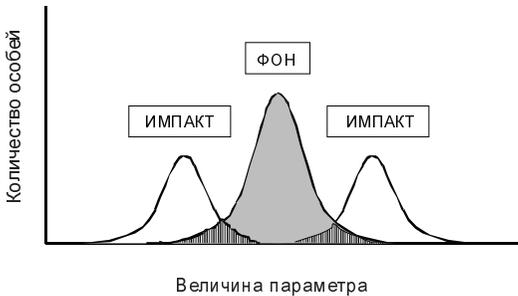


Рис. 3.40. Зависимость показателей жизнеспособности (А) и их дисперсий (Б) от уровня токсической нагрузки. I, II, III – субпопуляционные группы, обладающие различной резистентностью при действии токсического фактора; 1 – дисперсия признака при фоновых условиях; 2 – дисперсия, обусловленная химической деградацией среды; 3 – дисперсия, вызванная прямым токсическим влиянием; 4 – результирующая дисперсия признака

му стрессу, будут те особи, которые максимально близки к модальному классу вариационного ряда параметров фона. Схематически подобное перекрытие вариационных кривых иллюстрирует рис. 3.41 (Безель и др., 2005 б,в.).

Формально меру такой адаптированности к условиям обычно изменчивых природных факторов можно выразить как

$K = \sum (c_{\text{фон}} \cdot c_{\text{имп}})$. Суммирование выполняется по всем совпадающим для фоновой и загрязненной территорий классовым интервалам вариационных рядов; $c_{\text{фон}}$ и $c_{\text{имп}}$ – относительные частоты этих совпадающих классовых интервалов соответственно. Вводимый нами показатель K для максимально адаптированных популяций (полное совпадение вариационных кривых) равен: $K = \sum c_{\text{фон}}^2$ и $K = 0$ при отсутствии такой адаптации (отсутствует перекрытие вариационных кривых).



В качестве примера рассмотрим изменение вариационных кривых объемов яиц большой синицы и веса птенцов-слетков мухоловки – пе-

Рис. 3.41. Диапазон изменчивости популяционных параметров на фоновой и импактной территориях

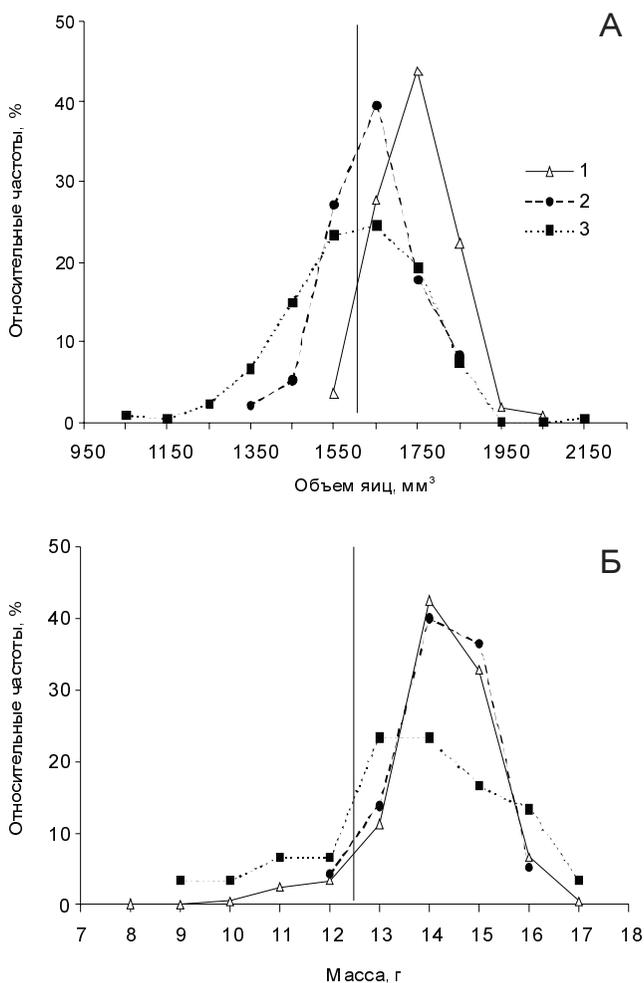


Рис. 3.42. Распределение объема яиц большой синицы (А) и массы мухоловки-пеструшки (Б) для фоновой и загрязненной территорий.

1 – фоновая, 2 – буферная, 3 – импактная территории; вертикальные линии соответствуют критическому объему яиц, достаточному для успешного проклеывания птенцов, или их критической массе, при которой слетки могут покидать гнездо

струшки, обитающих на фоновой, умеренно (буферная) и сильно (импактная) загрязненных территориях (Безель и др., 1998а, 2001, 2005 б,в). Из рис. 3.42 видно, что вариационные кривые в условиях токсического воздействия имеют левостороннюю асимметрию и частично перекрываются с фоновыми распределениями. Это позволяет оценить, в какой мере подобные изменения

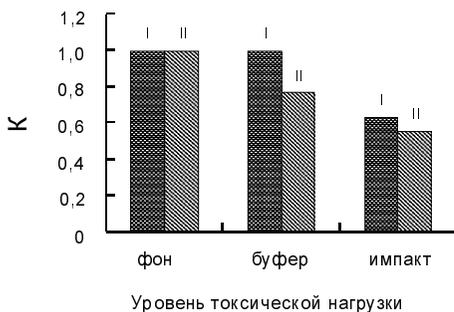


Рис. 3.43. Изменение показателей адаптированности (K) для слетков мухоловки-пеструшки (I) и яиц большой синицы (II)

параметров яиц и слетков, вызванные влиянием токсических факторов, соответствуют условиям фоновой территории.

Рассчитав показатель K для рассматриваемых участков, можно установить, что на импактной территории когорта слетков мухоловки-пеструшки примерно на 37% менее адаптирована к колебаниям естественных параметров среды, чем птенцы фоновой. В буферной зоне приспособленность не отличается от фона. Анализ объемов яиц у большой синицы показывает, что их соответствие условиям естественной среды снижается на буферном и импактном участках соответственно на 23% и 45% (рис. 3.43). Таким образом, под влиянием токсического стресса по мере снижения средних показателей объема яиц и массы слетков у птиц-дуплогнездников мы отмечаем уменьшение адаптированности по этим признакам к возможным колебаниям естественных погодно-климатических условий.

Вместе с тем в некоторых случаях в процессе такой адаптации отмечают достоверное улучшение ряда популяционных параметров, в том числе показателей воспроизводства. Ранее уже отмечалось, что по качеству семян две морфологические формы одуванчика лекарственного, составляющие единую ценопопуляцию, по-разному реагируют на влияние токсического фактора (Жуйкова и др., 1998, 1999; Позолотина и др., 2000). Энергия прорастания и всхожесть семян, выживаемость проростков, а также показатели листообразования и длины корней у *T. off. f. pectinatiforme* и *T. off. f. dahlstedtii* отличаются на участках, загрязненных в различной степени. Жизнеспособность семян первой формы по мере увеличения токсической нагрузки закономерно снижается, а варибельность показателей возрастает. У *T. off. f. dahlstedtii* показатели жизнеспособности семян с загрязненных участков характеризуются высокими значениями, при этом дисперсии этих показателей снижаются непропорционально (Жуйкова и др., 1998). Тот факт, что на загрязненных участках *T. off. f. dahlstedtii* не вытесняет полностью вторую форму, говорит о том, что последняя может оказаться более резистентной как к повышенным концентрациям металлов, так и к влиянию иных факторов среды.

Естественно, что вводимый нами параметр адаптации K , определенный для всей совокупности изученных показателей, должен изменяться по-разному для двух форм в градиенте токсической нагрузки (рис. 3.44). Средние зна-

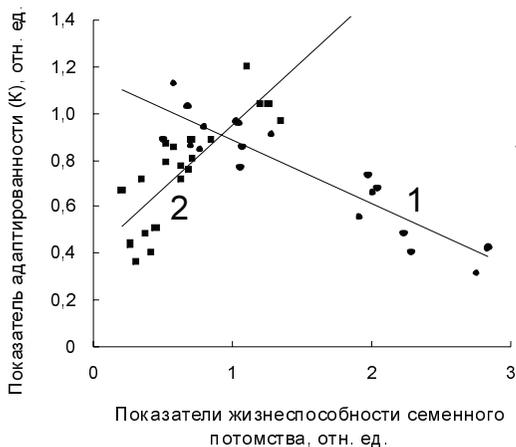


Рис. 3.44. Зависимость показателя адаптированности (K) от качества семенного воспроизводства *T. off. f. dahlstedtii* (1) и *T. off. f. pectinatiforme* (2)

чения показателей семенного воспроизводства и соответствующие им K на фоновом участке приняты равными единице. У *T. off. f. pectinatiforme* по мере уменьшения средних значений закономерно снижается и мера адаптированности растений к возможным колебаниям природных условий. У *T. off. f. dahlstedtii* увеличиваются практически все показатели жизнеспособности, однако и в этом случае адаптированность семенного потомства к изменениям «традиционных факторов» закономерно снижается.

Возможно, что адаптированные к загрязнению почв тяжелыми металлами растительные ценопопуляции менее устойчивы не только при смене природных условий, но и более чувствительны к дополнительной нагрузке антропогенным фактором иной природы (например, к гамма-излучению).

В качестве примера рассмотрим особенности ценопопуляций одуванчика лекарственного, длительно обитающих в условиях радиоактивного (зона Восточно-Уральского радиоактивного следа — ВУРСа) или химического (зона воздействия Нижнетагильского металлургического комбината — НТМК) загрязнения, в целях оценки их адаптивных возможностей, а также их преадаптации к токсическим факторам разной природы (Позолотина и др., 2006 а, б; Безель и др., 2006;).

Смесь семян одуванчика собирали с 50-70 растений на участках с разной степенью (буферная и импактная популяции) радионуклидного (зона ВУРСа) и химического (зона НТМК) загрязнения. Суммарный индекс токсической нагрузки возрастал в химическом градиенте в 8.4 и 33 раза, а доза радиации, накопленная за счет техногенных радионуклидов, увеличивалась в 4 и 240 раз соответственно. Фоновый участок находился вне зоны какого-либо техногенного воздействия и был сходным с другими площадками по геоботаническим характеристикам.

Анализ жизнеспособность семенного потомства одуванчика, сформированного в градиенте радиационной или химической нагрузки, показал, что

**Показатели жизнеспособности семенного потомства одуванчика
лекарственного из зон радиоактивного и химического загрязнения**

| Параметр | Фоновая | ВУРС | | НТМК | |
|---------------------------|----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| | | буферная | импактная | буферная | импактная |
| Доля выполненных семян, % | 87.2±7.4 | 87.6±6.3 | 77.6±15.0 | 89.6±8.2 | 88.6±13.0 |
| Всхожесть, % | 84.0±8.0 | 78.7±13.1 | 50.7±9.5 | 77.3±12.5 | 57.3±6.1 |
| Выживаемость, % | 84.0±7.5 | 78.7±6.3 | 50.7±12.4 | 76.0±10.4 | 53.3±7.8 |
| Листообразование, % | 67.9±5.8 | 68.6±7.8 | 44.2±8.1 | 61.4±9.2 | 41.6±6.4 |
| Длина корня, мм | 17.2±1.9 | 20.8±6.6 | 13.5±3.7 | 18.9±9.0 | 14.8±0.5 |

доли выполненных семян во всех выборках велики и практически одинаковы. Однако семенное потомство, сформировавшееся в импактных зонах, как химического, так и радиоактивного загрязнения, уступает фоновому по всхожести, выживаемости проростков и скорости ростовых процессов (табл.3.14) Данные по выживаемости проростков в градиенте химического и радионуклидного загрязнения можно аппроксимировать в виде уравнения:

$$y_m = -15.35x_m + 101.8, R^2 = 0.929; y_p = -16.65x_p + 104.43; R^2 = 0.866$$

y_m и y_p – выживаемость проростков из зон НТМК и ВУРСа соответственно, x_m и x_p – уровни нагрузки за счет тяжелых металлов и радионуклидов в почвах. Фактическое совпадение параметров уравнения свидетельствует о том, что независимо от особенностей действующих факторов и их интенсивности (радиационная нагрузка в зоне ВУРСа возрастает на порядок выше, чем химическая в зоне НТМК) реакции семенного потомства имеют сходный неспецифический характер. Аналогичные тренды получены по другим показателям. Эти данные хорошо согласуются с литературными. При сравнении экологических эффектов разных токсических агентов установлено (Fuma et al., 2003), что при γ -облучении дозы, вызывающие первые регистрируемые эффекты отличаются от доз, приводящих к полной деструкции системы, в 15 – 20 раз, а при действии тяжелых металлов для подобного перехода достаточно увеличения нагрузки в 2 – 10 раз.

Важнейшим показателем жизнеспособности проростков является длина корня. Каждая ценопопуляция помимо средних показателей длины корней может быть охарактеризована частотными распределениями этого признака

Анализ данных (проведено преобразование абсолютных значений путем извлечения квадратного корня) показал, что даже фоновая выборка гетерогенна, хотя распределение признака в ней наиболее близко к гауссовскому (рис. 3.45). Импактные выборки представлены левосторонне-асимметричны-

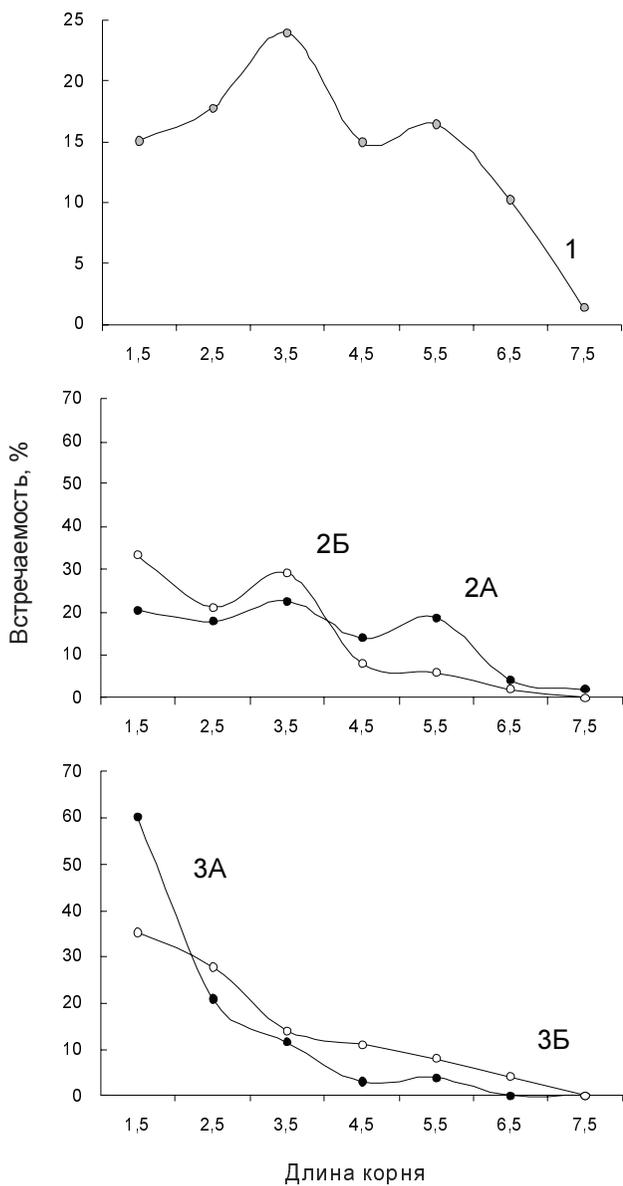


Рис. 3.45. Распределение длины корней проростков одуванчика из разных ценопопуляций:

1– фоновая; 2А– буферная ВУРС, 2Б– буферная НТМК; 3А– импактная ВУРС, 3Б– импактная НТМК

ми распределениями с ярко выраженным эксцессом особенно для импактной популяции ВУРСа (коэффициент эксцессивности равен 8.4). В буферных выборках частотные распределения, как правило, имели две вершины, что свидетельствует о неоднородности ценопопуляций по этому показателю.

Основываясь на корневом тесте, проростки каждой ценопопуляции можно условно разделить на две группы: первая имеет корни длиной менее 4.5 усл. ед., вторая — более этой средней величины (см. рис. 3.45). В фоновой ценопопуляции проростков с короткими корнями было 71%, на буферном участке, загрязненном металлами, их доля возросла до 92%. На буферном радиационном участке сохранилось соотношение форм, близкое к фоновому (74%), а на импактных участках она еще возрасла: 93 и 85 % соответственно в зоне ВУРСа и НТМК.

Таким образом, по мере увеличения токсической нагрузки уменьшается количество, а затем полностью исчезают проростки второй группы. Этот показатель отражает меру угнетения семенного потомства на каждом участке. Оценивая состояние ценопопуляций по подобному корневому тесту, можно представить для выбранных нами участков следующий градиент токсической нагрузки: фоновая ценопопуляция < буферный участок ВУРСа < импактный участок НТМК < буферный участок НТМК = импактная ценопопуляция ВУРСа.

Отметим, что оценка токсической нагрузки по корневому тесту (доля короткокорневых проростков) более адекватно отражает состояние ценопопуляции, чем оценка по содержанию металлов или радионуклидов в почвах (Позологина и др., 2006, Безель и др., 2006-6).

Устойчивость семенного потомства рассмотренных нами ценопопуляций к дополнительному воздействию тяжелых металлов изучали в эксперименте путем проращивания семян из всех выборок на загрязненной почве с импактного участка. Для оценки радиочувствительность семена из всех ценопопуляций облучали γ -квантами ^{60}Co в дозе 250 Гр, выбранной на основании анализа кривой «доза-эффект», полученной в предварительном опыте. Затем сравнивали эффекты провокационного воздействия с контролем, т.е. с собственной выборкой, не подвергавшейся дополнительному стрессу. Именно этот показатель дает наиболее четкое представление об адапционном потенциале семенного потомства в каждой ценопопуляции.

Семена из фоновой выборки в условиях провокации оказались менее приспособленными к дополнительному действию металлов, но в то же время они были довольно устойчивы к острому облучению. Это свидетельствует о различии механизмов действия двух разных по природе факторов на семенное потомство, не испытывавшее ранее какого-либо токсического стресса. Подобный эффект был ожидаем (Растения ..., 1983; Гродзинский, 1989; Гераскин и др., 1996). Относительно фоновой популяции можно утверждать, что примерно четверть семян в случайно отобранной выборке может выдерживать дополнительное острое облучение, но в ней практически отсутствуют растения, способные расти на почвах, загрязненных тяжелыми металлами.

Адаптивный потенциал у семенного потомства из буферных ценопопуляций, испытывавших длительное время умеренный либо токсический, либо

радиационный стресс, оказался принципиально иным по сравнению с фоновой выборкой. Очевидно, что в семенном потомстве достаточно велика доля растений, устойчивых к разным по природе техногенным агентам. Специфика провокационных факторов проявилось четко лишь по выживаемости проростков: при действии металлов она резко снижалась, а при облучении этот показатель оставался в течение месяца высоким. Однако данный критерий еще не определяет в полной мере жизнеспособность проростков, поскольку он не отражает сохранность меристемных тканей. Именно ростовые показатели (листообразование и длина корня) позволяют определить долю растений, способных к дальнейшему развитию. По этим критериям не установлено специфичности в ответной реакции на привычный и новый для растений факторы. По-видимому, у проростков вслед за первыми эффектами, отражающими специфику действующего фактора, развиваются вторичные физиологические процессы, определяющиеся уже особенностями самих растений. На рис. 3.46 в качестве меры токсического воздействия принята ценопопуляционная выборка короткокорневых проростков. В подобном градиенте не наблюдается достоверного различия по корневому тесту у проростков при провокации металлами и излучением. Максимальная жизнеспособность при обоих видах провокации отмечена в ценопопуляциях, у которых доля проростков с короткими корнями составляет 0.87-0.92. При большей доле таких корней наблюдается снижение корневых тестов.

Таким образом, оценка адаптационных возможностей семенного потомства из популяций, испытывающих длительное время умеренный химический или радиационный стресс, выявила неспецифичность ответа как на действие привычного, так и нового фактора. В фоновой ценопопуляции, напротив, специфичность реакции на оба фактора провокации проявилась очень четко.

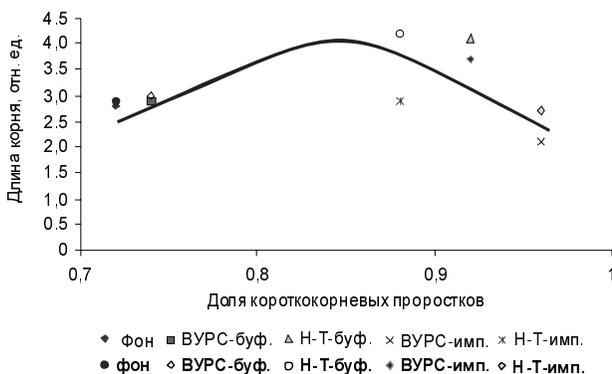


Рис. 3.46. Длина корней проростков при провокации металлами и излучением (жирный шрифт)

Установлено, что одним из механизмов, обеспечивающих высокую адаптивность природных популяций животных и растений к химическому загрязнению среды обитания, является изменение вариабельности важнейших популяционных параметров. Отмеченное в популяциях птиц-дуплогнездников и ценопопуляциях одуванчика лекарственного увеличение вариабельности как результат химической пессимизации среды способствует сохранению особей, максимально приспособленных к изменению естественных условий. С другой стороны, снижение вариабельности параметров означает частичную потерю популяцией способности к адекватной реакции при колебаниях природно-климатических факторов.

3.4.3.2. Элиминация из популяции ослабленных особей

В результате обусловленного токсическим влиянием изменения вариабельности важнейших популяционных параметров может произойти элиминация из популяции маргинальных особей, не отвечающих требованиям среды и, следовательно, не способствующих поддержанию популяционной численности. В этих случаях можно говорить о наличии некоторого диапазона значений, выход за критические границы которого приводит к изъятию из популяции части неполноценных особей. Такой отсев крайних вариантов отмечен многими исследователями: для яиц большой синицы, полярной крачки (Мянд, 1988), грача (Болотников и др., 1985). Известно, что мелкие яйца часто не проклеваются, а вылупившиеся из них птенцы отстают в развитии. Трудности заключаются в выявлении конкретного порога, за которым яйцо можно считать полноценным. При изучении влияния размеров яиц на рост птенцов у большой синицы Л.Шифферли (Schifferli, 1973) делил яйца на мелкие (<1.7 г) и крупные (> 1.7г) и установил, что птенцы из более крупных яиц обладают преимуществом в росте и развитии. По нашим расчетам, 1,7 г эквивалентны примерно объему в 1600 мм³. На рис. 3.42-А. эта граница показана вертикальной чертой. Если воспользоваться установленным критическим уровнем, то можно оценить долю мелких яиц (объемом менее 1600 мм³). У большой синицы она закономерно возрастает в градиенте токсической нагрузки от 3.6 ± 1.8 % на фоновой территории до 35.4 ± 4.9% в буферной зоне и 48.7 ± 3.3% в импактной (различия достоверны при $p < 0.001$). У других птиц (мухоловка-пеструшка, москковка) доля мелких яиц также увеличивается с ростом токсической нагрузки (Безель и др., 1998,а; Бельский, Безель, 2004).

Из популяции элиминируют также птенцы, низкие весовые характеристики которых на момент вылета из гнезда не позволяют им продолжать самостоятельную жизнь (Бельский и др., 1995а,б; Безель и др., 1998, 2001). По нашим данным, масса птенцов, достигающих возраста слетков, но не сумевших вылететь из гнезда, у мухоловки-пеструшки приходится на классовые интервалы 7.5 — 12.7 г, а у большой синицы — 12.0 — 15.6г.(рис. 3.42,Б). Следовательно, птицы, масса, которых укладывается в эти интервалы, принадлежат к «группе риска» с меньшими шансами на выживание. Доля таких птенцов у мухоловки-пеструшки составляет в импактной зоне 31.3 ± 11.6% при 10.6 ± 1.7% на контрольном участке ($p < 0.05$), а у большой синицы — 21.34.3 % и 7.4 ± 3.6 % соответственно ($p < 0.05$).

Отметим одно обстоятельство, частично компенсирующее негативное влияние загрязнения среды. В условиях ограниченности кормовых ресурсов наряду с прямым токсическим действием, характерным для зоны сильного загрязнения, гибель ослабленных птенцов способствует выживанию оставшихся в выводке. По нашим данным (Безель и др., 1998), в импактной зоне масса птенцов мухоловки-пеструшки из малых выводков (менее 4 птенцов в гнезде) равна 14.72 ± 0.19 г, что достоверно превышает показатель для средних и крупных выводков (4 и более птенцов), средняя масса в которых равна 13.63 ± 0.33 г (Бельский и др., 1995а,б).

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

У растений изменение доли полноценных семян отмечено в потомстве *T. officinale* s.l. на загрязненных участках. Посемейный анализ развития проростков до стадии настоящего листа показал, что в различных вариантах доля таких семей колеблется от 0 до 72 %. Можно условно выделить семьи с низким (менее 20%) и высоким (более 20 %) показателями листообразования. В семенной генерации *T. off. f. dahlstedtii* на фоновом участке отношение семей с такими уровнями листообразования составляло 6:4, у *T. off. f. pectinatiforme* — 3:7. На загрязненных участках наблюдали противоположную картину: более высокие показатели за счет элиминации из семенного потомства слабых проростков отмечены у *T. off. f. dahlstedtii* и подавление листообразования — у второй формы (Позолотина и др., 2000). Аналогичные результаты получены при посемейном анализе длины корней проростков.

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

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

3.4.3.3. Энергетическая стоимость популяционной адаптации

Процесс «очищения» от неполноценных особей позволяет оценить важную характеристику адаптации — популяционные потери в условиях воздействия экстремальных факторов среды. Чаще всего влияние неблагоприятных природных и антропогенных факторов можно оценить по количеству семян, проростков или особей других возрастных состояний, элиминируемых в процессе онтогенеза из популяции. Несмотря на то, что подобный подход характеризует качество популяционного воспроизводства, он не отражает общих репродуктивных усилий материнских растений или родительских пар животных, направленных на поддержание численности популяции. Последнее можно оценить через количество энергии, затрачиваемой в процессе воспроизводства.

Известно, что общие энергетические затраты растений, включающие дыхание, прирост биомассы, производство семенного потомства и др., зависят от условий произрастания. Мы попытались оценить затраты только на семенное воспроизводство в изменяющихся погодных условиях и в зависимости от уровня загрязнения, т.е. лишь ту часть энергии, которая содержится в пластическом веществе семян.

В полевые сезоны 2000–2003 гг. были исследованы описанные выше ценопопуляции модельного вида одуванчика лекарственного *Taraxacum officinale* s.l. (Определитель..., 1994), произрастающего на участках с различным уровнем химического загрязнения и представленного двумя морфологическими формами *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme*.

Переход к энергетическим единицам возможен при учете калорийности семян. Наши измерения этого показателя у одуванчика показали, что энергетическая ценность выполненных и невыполненных семян равна 4.54 и 4.11 ккал/г соответственно, что близко к данным других авторов (Дольник, Постников, 1990).

Общие энергетические затраты. В качестве общих энергетических затрат растений на семенное воспроизводство, на наш взгляд, можно принять суммарную энергию, затраченную на формирование пластического вещества всех выполненных и невыполненных семян отдельного материнского растения. В этом случае большие энергетические затраты на формирование семенного потомства на загрязненных участках можно рассматривать в качестве необходимой компенсации за возможность в этих условиях обеспечить постоянство численности ценопопуляции. У семенных растений этот показатель зависит от количества генеративных побегов у особи, числа семян на каждом из них и от жизнеспособности потомства.

Ранее мы показали, что по мере возрастания токсической нагрузки на исследуемые ценопопуляции у растений увеличивается количество генеративных побегов. Поскольку количество семян в корзинке одуванчика на участках с различным уровнем загрязнения практически не меняется, то общее количество семян на особь достоверно выше у *T. off. f. pectinatiforme* и возрастает у обеих морфологических форм одуванчика в градиенте токсической нагрузки.

Реальные энергетические затраты на семенную продуктивность. Общая семенная продуктивность отражает энергетические затраты растения на полное семенное воспроизводство, однако лишь часть ее может реализоваться в виде полноценных (выполненных) семян, способных прорасти и дать жизнеспособные проростки. Энергия, затраченная на производство невыполненных семян, соответствует потерям на этапе формирования семенного потомства. По данным ряда авторов (Осколков, 1988; Ставрова, 1990а; Савинов, 1998), по мере увеличения уровня химического загрязнения почв доля недоразвитых семян возрастает

В нашем случае в градиенте химического загрязнения возрастает не только количество невыполненных, но и выполненных семян у каждого растения. Следовательно, энергия, затраченная на формирование только полноценного потомства, составляет лишь часть общих энергетических затрат: для *T. off. f. dahlstedtii* на фоновом участке — это 87 % общих затрат, для *T. off. f. pectinatiforme* — 82 %. На наиболее загрязненном участке эта доля для первой формы изменяется мало, для второй снижается до 78%. (Безель и др., 2004с, 2005в).

Очевидно, что на величину энергетических затрат влияют погодные условия. В благоприятный год энергетические потери на пустые семена у обеих форм составляют 2 – 9 %, достигая 21 % у импактных растений *T. off. f. pectinatiforme*. В неблагоприятном 2001 г. эти затраты у обеих форм были выше и варьировали от 26 до 53 %. При чем при разных погодных условиях под влиянием токсической нагрузки у *T. off. f. dahlstedtii* энергетические затраты возрастают. У *T. off. f. pectinatiforme* влияние токсической нагрузки проявляется только в благоприятный год, а в 2001 г. этот показатель оставался неизменным. Средние значения таких оценок приведены в табл.3.15.

Полученные оценки позволяют определить стоимость каждого выполненного семени, выраженную через энергетические затраты на его производство. Поскольку в градиенте загрязнения увеличение подобных затрат сопровождается ростом численности выполненных семян, то средние энергетические затраты материнского растения, идущие на их формирование, возрастают незначительно (рис. 3.47).

Влияние токсической нагрузки и погодных условий на величину энергетических затрат было проанализировано методом двухфакторного дисперсионного анализа (табл. 3.16), который показал достоверное влияние токсической нагрузки на общие энергетические затраты, а также затраты на одно выполненное семя у обеих форм одуванчика. Роль погодных условий достоверна для обеих форм при расчете общих энергетических затрат. Различие между формами проявилось в том, что погодные условия не оказали влияния на энергетические затраты в расчете на одно семя у *T. off. f. pectinatiforme*. Следует отметить также достоверное взаимодействие факторов при формировании выполненных семян.

Энергетические потери при всхожести семян и выживаемости проростков определяли экспериментально при культивировании семян в чашках Петри на почвах из мест произрастания материнских растений. Почву увлажняли

Таблица 3.15

Оценки энергетических затрат ценопопуляций *T. officinale* s.l.

| Год | Товарная нагрузка, отн. ед. | Количество семян на растение, шт. | | | Масса семян на растение, мг | | | Энергетические затраты, ккал/растение | | | Доля потерь (невыполненные семена) | Энергетические затраты на выполнение семян, ккал/семя |
|----------------------------------|-----------------------------|-----------------------------------|-------------|---------------|-----------------------------|---------------|--------|---------------------------------------|---------------|-------|------------------------------------|---|
| | | общее | выполненных | невыполненных | Выполненных | Невыполненных | общая | Выполненных | Невыполненных | общие | | |
| <i>T. off. f. dahlsiedtii</i> | | | | | | | | | | | | |
| 2000 г | 1,00 | 1498,0 | 1323,0 | 175,0 | 370,44 | 35,0 | 405,44 | 2,112 | 0,199 | 2,315 | 0,09 | 0,00175 |
| | 3,65-4,03 | 1080,0 | 978,0 | 102,0 | 391,20 | 20,4 | 411,60 | 2,230 | 0,116 | 2,350 | 0,05 | 0,0024 |
| | 6,46-8,38 | 1820,3 | 1754,0 | 65,4 | 666,86 | 11,77 | 678,63 | 3,801 | 0,067 | 3,875 | 0,02 | 0,00221 |
| | 33,00 | 2278,5 | 1869,0 | 409,5 | 803,67 | 886,00 | 889,67 | 4,581 | 0,491 | 5,080 | 0,09 | 0,0027 |
| 2001 г | 1,00 | 422,8 | 229,6 | 213,2 | 89,54 | 42,64 | 132,18 | 0,511 | 0,243 | 0,755 | 0,323 | 0,0034 |
| | 3,65-4,03 | 985,3 | 536,9 | 448,4 | 252,34 | 89,68 | 324,02 | 1,441 | 0,512 | 1,953 | 0,262 | 0,0036 |
| | 6,46-8,38 | 1292,0 | 752,4 | 539,6 | 376,20 | 134,90 | 511,1 | 2,148 | 0,770 | 2,918 | 0,264 | 0,0039 |
| | 33,00 | 799,2 | 297,0 | 502,2 | 106,92 | 120,53 | 227,45 | 0,611 | 0,688 | 1,300 | 0,530 | 0,0044 |
| <i>T. off. f. pectinatiforme</i> | | | | | | | | | | | | |
| 2000 г. | 1,00 | 1428,3 | 1255,8 | 172,5 | 339,07 | 27,60 | 366,67 | 1,936 | 0,158 | 2,094 | 0,075 | 0,001667 |
| | 3,65-4,03 | 1475,5 | 1352,0 | 123,5 | 473,20 | 17,91 | 491,11 | 2,702 | 0,102 | 2,804 | 0,036 | 0,002074 |
| | 6,46-8,38 | 2104,5 | 1989,5 | 115,0 | 835,59 | 21,85 | 875,44 | 4,771 | 0,125 | 4,896 | 0,025 | 0,002461 |
| | 33,00 | 2548,2 | 1726,2 | 822,0 | 725,00 | 197,28 | 922,28 | 4,140 | 1,126 | 5,266 | 0,214 | 0,003051 |
| 2001 г. | 1,00 | 1307,2 | 577,6 | 729,6 | 213,71 | 145,92 | 359,63 | 1,221 | 0,822 | 2,053 | 0,406 | 0,003555 |
| | 3,65-4,03 | 1571,4 | 704,7 | 866,7 | 303,02 | 199,34 | 502,36 | 1,730 | 1,138 | 2,868 | 0,397 | 0,004071 |
| | 6,46-8,38 | 1224,0 | 684,0 | 540,0 | 314,64 | 118,8 | 433,44 | 1,800 | 0,678 | 2,475 | 0,274 | 0,003618 |
| | 33,00 | 1399,2 | 589,6 | 809,6 | 200,46 | 194,30 | 394,77 | 1,145 | 1,109 | 2,254 | 0,492 | 0,003823 |

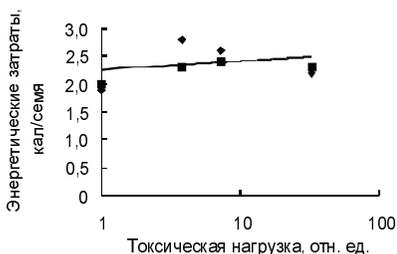


Рис. 3.47. Энергетические затраты материнского растения на формирование отдельного выполненного семени обеих форм одуванчика

Таблица 3.16

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа энергетических затрат растений *T. off. f. dahlstedtii* (1) и *T. off. f. pectinatiforme* (2) в зависимости от погодных условий и уровня токсической нагрузки

| Источник изменчивости | Форма одуванчика | Число степеней свободы | Энергетические затраты, ккал/семя | | |
|-------------------------|------------------|------------------------|-----------------------------------|---------------------|-----------------------|
| | | | общие | на выполненное семя | на невыполненное семя |
| Токсическая нагрузка | 1 | 3; 79 | 7,89*** | 7,63*** | 0,92 |
| | 2 | | 7,16*** | 11,24*** | 2,89* |
| Погодные условия | 1 | 1; 79 | 170,34*** | 15,29*** | 4,34* |
| | 2 | | 81,26*** | 2,93 | 2,56 |
| Взаимодействие факторов | 1 | 3; 79 | 4,47** | 6,79*** | 1,42 |
| | 2 | | 2,39 | 4,28** | 1,68 |

Примечание: $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

дистиллированной водой, кислотность которой была близкой к рН модельных участков.

Как в экспериментальных, так и в природных условиях не все семена способны прорасти, а проростки выживать и формировать настоящий лист, т.е. переходить к автотрофному питанию. Это значит, что на этих этапах онтогенеза будет потеряна еще какая-то часть материнской энергии, потраченной на семенное воспроизводство.

Энергетические потери в прегенеративном возрастном периоде. Этапы онтогенеза, характеризующие переход проростков через ювенильное, имматурное и виргинильное возрастные состояния в генеративное, также сопровождаются частичным отмиранием растений, т.е. потери энергии, затраченной родительскими растениями на формирование семенного потомства фактически продолжают возрастать.

Для оценки этих потерь на участках регулярно-случайным методом (через 5 м) было заложено по 9 учетных площадок размером 0,25 м², на которых маркировалось по 20 растений одуванчика лекарственного. Наблюдения за маркированными растениями проводили через равные интервалы времени в течение 70 суток. У каждой особи определяли возрастное состояние на момент исследования. Выделение онтогенетических состояний *T. officinale* s.l. основывалось на диагнозах и ключах, разработанных И.М. Ермаковой (1983, 1990).

Установлено, что общий баланс численности каждой возрастной группы у *T. officinale* s.l. в градиенте токсической нагрузки в большей степени обусловлен процессами элиминации особей, чем онтогенетическим развитием (переход в следующее возрастное состояние). Полное доминирование процессов отмирания характерно для всех возрастных групп одуванчика на фоновом, буферном и импактном участках (Безель и др., 2004с, 2005в).

Предположим, что в нашей выборке каждого возрастного состояния за время наблюдений погибает постоянная доля имматурных растений (K_1) и постоянная их доля переходит в следующее возрастное состояние (K_2). Аналогично изменяется численность виргинильных растений. Часть растений оставалась в исходном возрастном состоянии на протяжении всего периода наблюдений. Всего на фоновом участке погибло 62,5 % имматурных растений и 12,5 % перешло в виргинильное состояние (табл. 3.17).

Если предположить, что в последующий период, завершающий вегетативный сезон, погибает и переходит в следующее возрастное состояние та же доля растений, то можно оценить общую за весь период смертность имматурных и виргинильных растений на фоновом и импактном участках (табл. 3.18).

Энергетические потери на стадии имматурного возрастного состояния определяются лишь погибшими растениями, а особи, перешедшие на следующий онтогенетический уровень, могут сохраняться в популяции или погибать с интенсивностью, характерной уже для виргинильного возраста.

Несмотря на существенное упрощение реальной ситуации, можно считать, что на фоновом участке за вегетационный сезон способны перейти в следующее возрастное состояние около 16% имматурных растений. На импактном участке таких растений будет 10%. Из виргинильных растений способны перейти в генеративное состояние лишь 30 % на фоновом участке и 34 % на загрязненном.

Таблица 3.17

Доля погибших (K_1) и перешедших (K_2) в следующее возрастное состояние растений за 70 суток

| Возрастное состояние | Зона | | | |
|----------------------|---------|-------|-----------|-------|
| | фоновая | | импактная | |
| | K_1 | K_2 | K_1 | K_2 |
| Имматурное | 0,625 | 0,125 | 0,625 | 0,075 |
| Виргинильное | 0,663 | 0,290 | 0,573 | 0,300 |

Таблица 3.18.

Доля, погибших, оставшихся без изменения и перешедших в следующее возрастное состояние растений

| Период наблюдений | | Осталось | Перешло | Погибло |
|---------------------------|------------------------|---------------------|-----------------------|-----------------------|
| 70 суток | | $1 - K_1 - K_2$ | K_1 | K_2 |
| Весь вегетационный период | | $(1 - K_1 - K_2)^2$ | $K_1 (2 - K_1 - K_2)$ | $K_2 (2 - K_1 - K_2)$ |
| Фоновая территория | Имматурное состояние | 0,062 | 0,157 | 0,781 |
| | Виргинильное состояние | 0,002 | 0,304 | 0,694 |
| Импактная территория | Имматурное состояние | 0,090 | 0,097 | 0,812 |
| | Виргинильное состояние | 0,016 | 0,338 | 0,648 |

Общие энергетические затраты растений в онтогенезе. Рассмотренный выше в градиенте химического загрязнения почв расход энергии, затраченной материнскими растениями на семенное воспроизводство — от момента формирования семян до достижения молодыми особями генеративного состояния, можно представить поэтапно (Рис. 3.48).

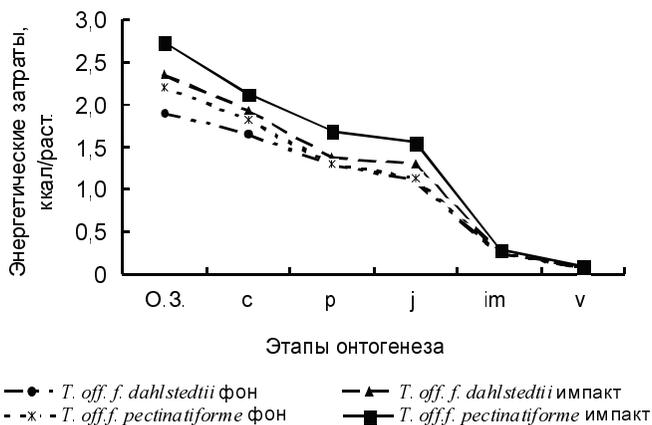


Рис. 3.48. Энергетические затраты растений на различных этапах онтогенеза на фоновом (1,2) и импактном (3,4) участках

О.3.— общие энергетические затраты материнских растений на воспроизводство. Количество энергии, реализуемой на различных этапах онтогенеза: с — на стадии семян, р — проростков, j — ювенильных, im — имматурных и v — виргинильных растений

На стадии молодых генеративных растений во всех исследуемых ценопопуляциях реализуется практически одинаковый ресурс первоначальных энергетических затрат материнских растений, равный 3,4–4,0 % (0,076–0,1 ккал/раст.). Видимо, этой «полезной» энергии достаточно для поддержания необходимого уровня численности. Следовательно, избыточные по отношению к фоновым условиям энергетические затраты материнских растений на формирование необходимого семенного потомства на загрязненных участках следует рассматривать в качестве неизбежной компенсации за возможность обеспечивать достаточное семенное воспроизводство (Безель и др. 2004с, 2005в).

Анализ дифференциальных потерь на каждом этапе онтогенеза позволяет выделить наиболее энергозатратные стадии (Рис. 3.49). К таковым следует отнести этап формирования полноценного потомства, в течение которого отмечен значительный отход невыполненных семян. Максимальные энергетические потери наблюдаются также на стадии имматурных растений из-за повышенной гибели.

С другой стороны, в онтогенезе имеются стадии, на которых гибель растений минимальна, а следовательно, незначительны энергетические потери. Это относится к периоду от момента выживания проростков до перехода их к автотрофному питанию (ювенильные растения), а также к виргинильному возрастному состоянию.

Таким образом, анализ последовательных этапов онтогенеза *T. officinale* s.l. показал, что на каждом из них происходит гибель части первоначального семенного материала, выраженной через количество неполноценных семян, погибших проростков, молодых прегенеративных растений. Используемый нами энергетический подход позволяет в рамках единой размерности (ккал/

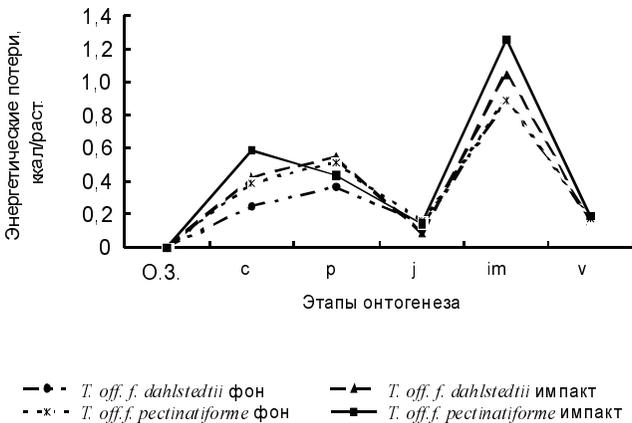


Рис. 3.49. Энергетические потери на отдельных этапах онтогенеза (Обозначения см. на рис. 3.48)

особь) анализировать перечисленные выше процессы расходования репродуктивных усилий материнских растений.

Несмотря на более высокие энергетические затраты растений обеих форм на загрязненных участках, на конечном этапе — достижение генеративного состояния дочерними растениями — расходуется примерно равная энергия независимо от содержания металлов в почвах. Этот уровень затрат, вероятно, достаточен для стабильного воспроизводства *T. officinale* s.l. при химическом загрязнении среды.

Можно предположить, что рассмотренная нами структура энергетических затрат растений на семенное воспроизводство и их распределение по отдельным этапам онтогенеза способна адекватно реагировать на смену условий внешней среды, в том числе на химическое загрязнение почвы. При этом сохраняется неизменным условие стабильного функционирования ценопопуляции — воспроизводство минимально необходимого количества молодых генеративных растений (Безель и др. 2005с, 2005в).

Видимо, в период вегетации создается некоторый энергетический ресурс, предназначенный для воспроизводства семенного потомства, величина которого зависит от погодных условий вегетационного сезона. В неблагоприятных погодных условиях затраты на формирование выполненного семени возрастают, и упомянутый ресурс может обеспечить лишь низкую семенную продуктивность.

Вместе с тем мы отмечали, что в качестве адаптационной реакции на химическое загрязнение среды в ценопопуляциях одуванчика можно рассматривать присутствие значительной доли высокопродуктивных растений. Это означает, что погодные условия определяют величину их энергетического ресурса, предназначенного для семенного воспроизводства, а токсическая нагрузка «диктует» тактику его использования. Однако остается открытым вопрос, почему на загрязненных территориях формируются ценопопуляции с более высоким семенным потенциалом по сравнению с фоновым участком. По нашим оценкам (Безель и др. 2004с, 2005в) такая избыточность семенного потомства необходима для компенсации последующих потерь на стадиях прорастания семян, формирования проростков и далее при достижении молодыми особями генеративного состояния

Оценка энергетических потерь в гнездовой период у птиц-дуплогнездников. Процесс «очищения» от неполноценных особей и в случае птиц-дуплогнездников также позволяет оценить важную характеристику адаптации — популяционные потери в условиях воздействия экстремальных факторов среды, выраженные в единых энергетических единицах.

На рис. 3.50 представлены оценки энергетических потерь мухоловки-пеструшки в гнездовой период. Количество элиминированных яиц и птенцов пересчитывали в биомассу и получали среднюю для фоновой территории массу яиц и птенцов в возрасте 14 суток. Беря за основу энергетическое содержание яиц и птенцов воробьиных, соответственно равное 1.1 и 1.7 ккал/г сырой массы (Популяционная экология..., 1982), вычисляли энергетические потери на гнездо. При этом не учитывали энергию синтеза биомассы и затраты на сбор корма родителями. В анализе использованы только успешные

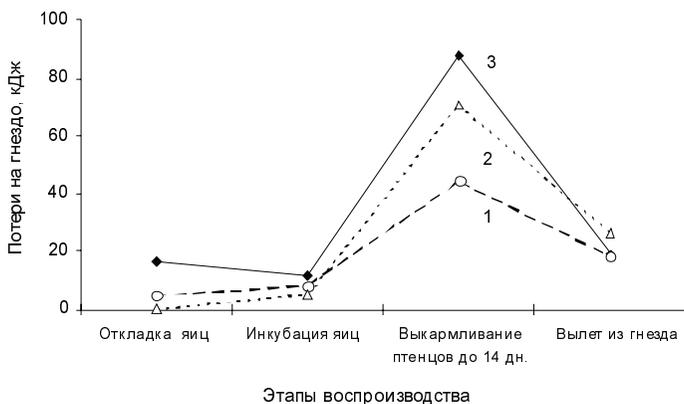


Рис. 3.50. Энергетические потери в процессе размножения мухоловки-пеструшки на фоновой (1), буферной (2) и импактной (3) территориях

гнезда. Потери на стадии откладки яиц в загрязненных зонах рассчитывали от среднего размера кладки на фоновой территории. Этот показатель на стадии инкубации в каждой зоне определяли, вычитая среднее количество вылупившихся птенцов из среднего для данной зоны размера кладки. Потери на стадии выкармливания рассчитывали как разность между количеством вылетевших и вылупившихся птенцов, в период перехода к самостоятельной жизни — по доле птенцов с массой менее 12,5 г. Такая масса указывает на истощение птенцов и низкую вероятность их выживания (Бельский и др., 1995; Безель и др., 1998а; 2005в).

По нашим данным энергетические потери в локальной группировке мухоловки-пеструшки на загрязненной территории оказались в 1,5 раза выше, чем на фоновой. С учетом брошенных кладок в импактной зоне этот показатель еще больше. Повышенная элиминация яиц и птенцов фактически означает плату локальной группировки за возможность выращивания качественного потомства. Говоря о «качестве», мы упрощенно принимаем во внимание только массу птенцов, не учитывая влияние накопленных в организме токсиантов. Эта «плата за качество потомства» не означает «плату за возможность воспроизводства» локальной группировки. Как уже отмечалось выше, количество слетков у ряда видов (в частности, у мухоловки-пеструшки) недостаточно для воспроизводства численности на нарушенных территориях. Существование таких видов в зоне сильного техногенного воздействия поддерживается за счет ежегодных миграций.

В качестве примера рассмотрим также максимальные репродуктивные возможности локальных популяционных группировок мухоловки-пеструшки, обитающих в стациях различного качества, включая их химическую деградацию. Мы рассчитали продуктивность локальных гнездовых группировок. Этот показатель учитывает как плотность гнездящихся пар в разных стациях, так и биомассу потомков, производимую в среднем одной парой в данной ста-

ции. Обилие было оценено на основании маршрутных учетов (Бельский, Ляхов, 2003). Биомассу слетков на гнездо определяли как произведение среднего количества слетков на среднюю их массу в данной станции, затем ее выражали в кДж (Популяционная экология..., 1982). Произведение плотности гнездящихся пар на среднюю продуктивность одной пары дает величину продуктивности конкретной гнездовой группировки. Оказалось, что в оптимальных местообитаниях (лиственный лес) этот вид может произвести максимальное количество потомков, эквивалентное по энергетическим возможностям почти 20 тыс. кДж / км².год (в хвойном лесу — не более 10 тыс).

Химическое загрязнение подобных станций ведет к закономерному снижению репродуктивных возможностей, при чем различия между местообитаниями практически исчезают. Отметим, что подобное снижение репродуктивных возможностей связано не только с прямым токсическим воздействием на потомство птиц, но и с химической деградацией среды, в результате чего снижаются плотность гнездящихся пар и продукция потомства.

Подобно травянистым растениям, в локальных популяционных группировках птиц-дуплогнезdnиков наличие интенсивного химического загрязнения среды существенно нивелирует различие между станциями обитания. В хвойном и лиственном местообитаниях энергетические возможности таких группировок для поддержания своей численности на импактных территориях практически совпадают (рис. 3.51).

Таким образом, установлено, что одним из механизмов, обеспечивающих высокую адаптированность природных популяций животных и растений к

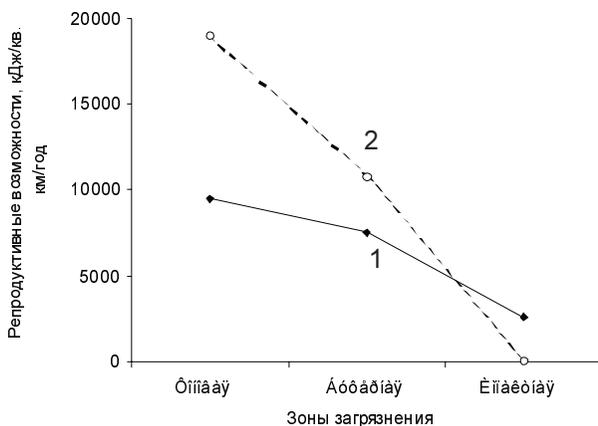


Рис. 3.51 Репродуктивные возможности локальных популяций мухоловки-пеструшки в градиенте химического загрязнения среды обитания в хвойном (1) и лиственном (2) лесу

химическому загрязнению среды обитания, является изменение вариабельности важнейших популяционных параметров.

Проблема популяционной адаптации, несомненно, центральная в экологической токсикологии. Стремление рассматривать ее только в прикладном аспекте, имея ввиду сохранность природных систем, подверженных химическому загрязнению, неизбежно ограничивает общебиологическую значимость тех процессов, которые обеспечивают стабильное существование популяции.

В природных популяциях, адаптированных к периодическим изменениям естественных факторов, при дополнительных химических нагрузках реализуются механизмы, способствующие поддержанию их стабильности. Несомненно, что подобная реакция не выходит за рамки популяционной нормы реакции, включающей реакции сложной гетерогенной структуры. Вместе с тем выявление этих механизмов и оценка их роли в стабилизации возможны в случае дополнительного внешнего воздействия, в нашем случае – химического стресса, стремящегося вывести популяцию из состояния равновесия.

3.4.4. Популяционный подход к человеку

Актуальность проблемы химического загрязнения природной среды способствовала широкому тиражированию в обществе терминов «экология» и «экологическая токсикология», в том числе и по отношению к человеку. С одной стороны, именно человек оказался первым из живых организмов, испытавшим негативные последствия загрязнения среды обитания химическими соединениями. С другой, социальная уникальность человека не позволяет проводить последовательный популяционный подход, при реализации которого определяющим является не судьба отдельного человека, а сохранность некоторой группировки населения, рассматриваемой в качестве популяционной. Неизбежная в этом случае гетерогенность населения конкретного региона определяется разными уровнями токсического воздействия либо возможным различием резистентности отдельных групп населения (возрастных, половых, профессиональных). Например, более чувствительным к повышенным уровням металлов в воздухе будет детское население, более высокие уровни воздействия на рабочий контингент в производственных условиях и т.д.

Таким образом, популяционный подход к человеку должен исходить из гетерогенности рассматриваемого населения по уровням токсического воздействия и чувствительности к действующему токсическому фактору.

Рассмотрим упрощенную ситуацию. Предположим, что проведен сплошной анализ содержания свинца в крови населения некоторого населенного пункта. Если содержание этого металла в окружающей среде повышено, то распределение полученных концентраций может быть описано логнормальным законом (рис. 3.53, кривые 2,3). Напомним, что нормальное распределение соответствует, как правило, фоновым уровням токсического воздействия (рис. 3.52, кривая 1).

С позиций альтернативности токсического эффекта можно говорить о некоторой критической концентрации металла в крови $C_{кр}$. Этот уровень не носит диагностического характера, поскольку у отдельных лиц содержание свинца может превышать критическое значение, но отсутствуют признаки по-

ражения. Возможно обратное, когда при низких концентрациях металла наблюдаются признаки поражения. Вводимый критический уровень отражает групповую (популяционную) реакцию.

Если полная площадь под кривой распределения соответствует общей численности обследованного населения, то площадь, превышающая критическую концентрацию металла (заштрихована), означает количество лиц, у которых возможно проявление признаков поражения. В этом случае популяционную оценку эффекта поражения можно представить в виде отношения этих площадей или долей (частотой) возможных случаев заболеваемости обследованного контингента.

Подобный подход соответствует широко обсуждаемой в настоящее время концепции приемлемого риска (см., например, Радиация..., 1988). В нашем примере снижение уровня риска можно достичь как за счет улучшения санитарно-гигиенических условий (введение, например, более жестких ПДК или ограничение контингента, контактирующего с токсическими факторами), так и путем внедрения новых более современных технологий (установка фильтров, переход на новое сырье и т.д.). В этом случае возможно смещение кривых распределения в сторону меньших концентраций и, следовательно, снижение возможной доли случаев поражения.

В концепции оценки риска принято, что низкий уровень риска порядка 10^{-6} (один случай на миллион) не вызывает особого беспокойства у населения, поскольку он соответствует обычному уровню неблагоприятных природных событий. Если риск составляет 10^{-5} , то частота таких событий активно обсуждается обществом. Более высокий уровень (10^{-4}) требует принятия незамедлительных мер безопасности (устанавливаются ограждения, предупреждающие плакаты и пр.). Высоким считается риск на уровне 10^{-3} . В соответствии с привоимой шкалой следует соотносить и уровень риска для населения, вызванного загрязнением коммунальной и производственной среды.

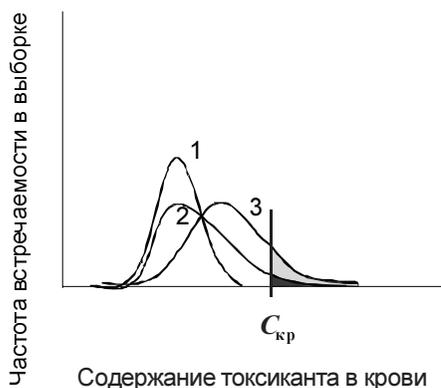


Рис.3.52. Распределение концентраций токсиканта в выборке ($C_{кр}$ – критический уровень токсиканта в крови).
 1 – выборка лиц, не контактирующих с токсическим агентом;
 2 – лица имеющие ограниченный контакт с токсикантам;
 3 – выборка рабочих, профессионально контактирующих с токсическим фактором

При всей условности подобного подхода, основанного на аналогах популяционных оценок, возможна экономическая оценка эффективности мероприятий по снижению уровня токсического воздействия на население.

В основе ее лежит стоимостное выражение ценности человека, создающего в течение трудового стажа определенный объем продукта. Лица, оказавшиеся в числе «пораженных», не могут в полной мере участвовать в создании материальных ценностей. Кроме того, общество несет затраты на лечение этого контингента. Таким образом, возможна экономическая оценка потерь общества в результате загрязнения окружающей среды, которая может быть сопоставлена с необходимыми затратами на улучшение ее качества путем изменения технологий, установки фильтров и пр.

3. 5. Биоценотический уровень экотоксикологических эффектов

Биогеоценоз (БГЦ) — это участок поверхности с совокупностью растений, животных, грибов и микроорганизмов, связанных между собой и образующих «жизненное пространство». По определению В.Н.Сукачева (1972), это *«комплекс живых, биокосных и косных компонентов, образующих БГЦ, связан воедино обменом вещества, энергии и отделен от соседних таких же комплексов какой-либо существенной границей: биоценотической, микроклиматической, гидрологической, геоморфологической или геохимической»*. БГЦ — элементарная составная часть биосферы — энергетически не замкнут, обмен между соседними БГЦ осуществляется в газообразной, твердой и жидкой фазах, а также в форме переноса живого вещества.

По С.С.Шварцу (1976) биогеоценоз можно считать «хорошим», если:

- продукция (биомасса) всех трофических уровней достаточно высока, превышение фитомассы над зоомассой не должно быть резко выражено;
- имеет место высокая продуктивность, необходимая для быстрой компенсации потерь биомассы на отдельных трофических уровнях;
- разнородность трофических уровней и структурированность популяций обеспечивают их стабильность;
- скорость биологической самоочистки максимальна за счет большой скорости обмена веществ и энергии;
- имеет место высокая резервная активность, характеризующая способность к быстрой перестройке.

Если БГЦ способен в изменившихся условиях поддерживать себя как систему в оптимальном состоянии — это означает, что степень антропогенного воздействия не превышает возможности биологической системы, не подрыгает возможности ее гомеостаза (Шварц, 1976).

Согласно В.И.Вернадскому (1954), особенности эволюции биосферы в современных условиях проявляются в изменении ранее установленных биоценологических связей, упрощении структуры пищевых цепей, преобразовании почв и микроклимата, возникновении и деформации потоков биогенной миг-

рации и обусловленное этим изменение биогеохимических циклов. Химическое загрязнение среды и связанные с ним экотоксикологические последствия полностью укладываются в эту общую концепцию современной эволюции биосферы и ее отдельных биогеоценозов. Все эти изменения происходят в рамках постоянно действующих факторов органической эволюции.

Популяционные эффекты, характеризующие состояние лишь отдельного компонента ценоза, не могут в полной мере отражать состояние биогеоценотического уровня. Судьба биогеоценоза, как комплекса живых, биокосных и косных компонентов в условиях антропогенного воздействия, определяется тем, в какой мере такая система способна поддерживать необходимый уровень обмена вещества и энергии внутри себя и по отношению к смежным биогеоценозам.

Ниже мы остановимся на некоторых экотоксикологических эффектах биоценотического уровня, вызванных химическим загрязнением. Можно говорить о следующих проявлениях процесса химической деградации БГЦ.

3.5.1. Накопление химических элементов трофическими уровнями биогеоценоза

Недостаток наших сведений о динамике биомассы и продуктивности отдельных звеньев ценоза, их опосредованного влияния на геохимические циклы вынуждает нас часто ограничиваться лишь данными о концентрации химических элементов в их биомассе. Это в значительной мере оправдано, поскольку распределение последних по отдельным звеньям трофических цепей является важнейшей характеристикой участия того или иного уровня в общем биогенном круговороте химических элементов. В то же время в условиях химического загрязнения среды отмеченное распределение токсикантов по уровням отражает возможные экотоксикологические эффекты в природных системах в целом и их отдельных компонентах.

Содержание в живых организмах жизненно необходимых макро- и микроэлементов достаточно жестко регулируется механизмами внутреннего гомеостаза и по этой причине уровень таких элементов в тканях обычно не зависит от их содержания в окружающей среде. Остальные химические элементы, в том числе выступающие в качестве токсических агентов, вовлекаются в биологический круговорот, и их накопление фактически определяется потребностями в поддержании баланса энергии и вещества. (Покаржевский, 1985; Безель, 1987; Криволуцкий, Покаржевский, 1988; Покаржевский и др., 2000). Это относится также к упомянутым выше необходимым элементам, если их концентраций в окружающей среде значительно превышают кларковые. Последнее обстоятельство особенно важно, поскольку характеризует способность химических элементов преодолевать биологические барьеры в виде корневой системы растений, желудочно-кишечной стенки животных, выводиться из организма и депонироваться в тканях.

Рассматривая распределение химических элементов по трофическим уровням экосистем в качестве биоиндикационного признака, необходимо иметь в виду следующие обстоятельства:

1. Защитная функция реализуется у растений в виде корневого барьера, который, с одной стороны, за счет активного транспорта обеспечивает поступление из почвы необходимого количества физиологически значимых микро— и макроэлементов, с другой — при их избыточном содержании, а также при токсическом загрязнении почв ограничивает поступление токсических соединений в вегетативные и генеративные ткани растений.

2. У животных барьерную функцию выполняет желудочно-кишечный тракт, контролирующий всасывание физиологически необходимых химических элементов и ограничивающий поступление чужеродных веществ. Уровень всасывания зависит от химических свойств соединений, поступающих в организм. Для ионной формы большинства тяжелых металлов этот показатель не превышает 5 — 10 % (Общая токсикология, 2002), и в этом случае при переходе от низших трофических уровней к высшим не наблюдается возрастания концентраций металлов, даже возможно их снижение. Иначе обстоит дело с органическими соединениями металлов, способными всасываться в желудочно-кишечном тракте на 90% и более (например, метил— и диметилртуть, метилированный свинец, мышьяк и др.), при этом резко возрастает содержание металлов у животных высших трофических уровней.

3. Распределение химических элементов в природных экосистемах зависит от экологической специфики тех видов, которые рассматриваются в качестве модельных для соответствующего трофического уровня. Роль экологических факторов определяется прежде всего своеобразием пищевых рационов: их положением в системе трофических связей, содержанием в них химических элементов, уровнем токсического загрязнения стадий обитания и т.д.

Таким образом, содержание химических элементов в организмах различного трофического уровня выступает в качестве важнейшей экотоксикологической характеристики состояния природных экосистем.

В настоящее время получен большой фактический материал по накоплению в отдельных компонентах природных экосистем таких химических элементов, как радионуклиды (Криволицкий, 1983; Криволицкий и др., 1989), макро— и микроэлементы, включая тяжелые металлы (Grimshaw et al., 1958; Кабата-Пендиас, Пендиас., 1989; Лебедева, 1997, 1999), а также при техногенном загрязнении среды (Безель, 1987; Sawicka-Karupsta et al., 1986; Мухачева, Безель, 1995; Nyholm, 1995; Черненкоова, 2002). Однако значительно меньше работ посвящено миграции тяжелых металлов по пищевым цепям экосистем (Покаржевский и др., 2000; Grimshaw et al., 1958; Лебедева, 1997, 1999; Dmowski, Karolewski et al., 1979; Lindquist, Block, 1997). Кроме того, некоторые авторы ограничивают последовательность рассматриваемых трофических уровней, в частности, сообществом почвенных беспозвоночных (Бутовский, 1994, 2001). Очевиден недостаток данных по накоплению тяжелых металлов в «полных» пищевых цепях (начиная с почвы и заканчивая консументами высших трофических уровней), в особенности для лесных экосистем Урала, испытывающих мощное техногенное загрязнение.

Нами рассмотрены закономерности накопления тяжелых металлов разными компонентами экосистемы южной тайги Урала, представляющими всю совокупность трофических уровней: депонирующие среды (почва, лесная

подстилка), продуценты (растения) и консументы трех уровней (от беспозвоночных фитофагов и хищников до насекомоядных птиц). Процессы миграции тяжелых металлов по трофическим цепям изучали как при низких (на уровне регионального фона) уровнях тяжелых металлов в среде, так и в условиях интенсивного химического загрязнения.

Работы проведены в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода (г. Ревда, Свердловская обл.) в 1998 — 2000 гг. (см. гл. I) на площадках в трех зонах токсической нагрузки: импактной (до 2,5 км от завода в западном направлении), буферной (до 15 км от завода) и на территории с фоновым уровнем промышленных выпадений (> 15 км). Эти зоны были выделены по результатам анализа проб снега, почвы, а также по состоянию фитоценозов (Воробейчик и др., 1994).

В каждой зоне загрязнения были заложены постоянные площадки с искусственными гнездовьями для птиц и линии ловушек для учета мелких млекопитающих. Вблизи наиболее часто заселяемых птицами гнездовий собирали пробы почвы (гумусовый горизонт А0) и лесной подстилки, по три в каждой точке. Сроки отбора большинства проб — август 1998 г. Подстилка, собранная в этот период, состоит из растительных остатков, пролежавших не менее одного года.

На этих же площадках собирали листовые пластинки: горца змеиногорца (*Polygonum bistorta*), кровохлебки лекарственной (*Sanguisorba officinalis*), черники (*Vaccinium myrtillus*), малины (*Rubus idaeus*), березы повислой (*Betula pendula*), осины (*Populus tremula*) и ели (*Picea obovata*). Эти виды выбраны как массовые в районе исследований и представленные на всем градиенте токсической нагрузки. Кроме того, они представляют разные жизненные формы: первые два вида относятся к травянистым растениям, черника и малина — к кустарничкам и кустарникам, остальные — к древесным растениям (Безель и др., 2004).

Беспозвоночных собирали энтомологическим сачком и руками. Для анализа химического состава птиц в отдельных гнездах мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* брали по одному птенцу накануне вылета из гнезда (в возрасте 14 сут.). Для анализа отделяли перья, печень, почки, легкие, кости задних конечностей, часть грудных мышц, содержимое кишечника.

Концентрации подвижных форм тяжелых металлов в почве и лесной подстилке определяли в вытяжках 5 %-ной HNO_3 . Навески остальных субстратов озоляли на водяной бане в концентрированной HNO_3 . Концентрации тяжелых металлов (Cu, Zn, Pb и Cd) в пробах определяли в пламени на атомно-абсорбционном спектрофотометре ААС-3.

Содержание элементов в теле птиц рассчитывали на основании данных по отдельным органам. Концентрации металлов во всех пробах приведены в мкг/г воздушно-сухой массы (Безель и др. 2004).

Содержание тяжелых металлов в почве и подстилке лесных экосистем.

Основой биогеохимических циклов в природных экосистемах являются содержания подвижных форм химических элементов в почве — их основным и долговременным депо. Замкнутость почвенного биогеохимического обмена

в значительной мере определяется скоростью возврата в верхние горизонты почвы с растительным опадом химических элементов, в том числе тяжелых металлов антропогенного происхождения. Накопление последних в подстилке и скорость их минерализации определяют в конечном счете уровень биохимических циклов всех трофических звеньев. Соотношение концентраций подвижных форм химических элементов в подстилке и верхнем почвенном горизонте характеризует интенсивность биогеохимического обмена на продукционном уровне природных экосистем.

В табл.3.19 приведены содержания подвижных форм тяжелых металлов в почве и подстилке в различных зонах. Видно, что содержание металлов в

Таблица.3.19

Содержание металлов в почвах и подстилке (Безель и др., 2004), мкг/г

| Субстрат | Зона загрязнения | n | Cu | Zn | Pb | Cd |
|-----------|------------------|----|----------------|---------------|---------------|------------|
| Почва | Фоновая | 32 | 86,9 ± 7,6 | 135,2 ± 18,3 | 67,3 ± 4,9 | 2,0 ± 0,2 |
| | Буферная | 42 | 862,4 ± 63,9 | 366,0 ± 34,2 | 283,2 ± 14,1 | 8,0 ± 0,8 |
| | Импактная | 47 | 3769,6 ± 151,9 | 241,8 ± 11,8 | 639,1 ± 43,2 | 6,4 ± 0,4 |
| Подстилка | Фоновая | 47 | 53,8 ± 0,4 | 449,4 ± 3,5 | 63,9 ± 0,3 | 2,8 ± 0,0 |
| | Буферная | 32 | 1000,3 ± 30,2 | 864,8 ± 7,3 | 404,3 ± 7,8 | 12,0 ± 0,2 |
| | Импактная | 32 | 5497,6 ± 24,3 | 1200,2 ± 11,2 | 1562,2 ± 48,0 | 28,1 ± 0,3 |

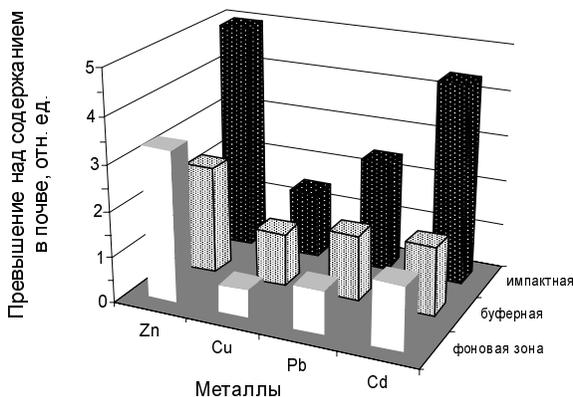


Рис. 3.53. Зависимость концентраций металлов в подстилке от их содержания в почве в зонах различной токсической нагрузки.

подстилке на загрязненных участках тем больше, чем выше мера химического загрязнения территории (рис. 3.53).

Характерно, что на фоновой территории только содержание цинка в подстилке превышает более чем в 3 раза его уровень в почвах. Концентрации остальных металлов на этих участках в обеих депонирующих средах примерно равны. На всех загрязненных участках концентрации элементов в подстилке выше, что свидетельствует о прямом поступлении металлов из атмосферы. При этом подстилка играет роль фильтра, частично препятствующего включению элементов в биогенные циклы.

Прямым следствием возросшей концентрации тяжелых металлов в лесной подстилке на максимально загрязненных территориях является подавление в ней деструкционных процессов и связанное с этим увеличение общей ее массы и соответственно общего запаса металлов в данном компоненте ценоза (Кайгородова, Воробейчик, 1996).

Накопление тяжелых металлов растениями.

В нашей постановке проблемы растения различных жизненных форм рассматриваются в качестве важнейшего первичного звена трофической структуры биоценоза, обеспечивающего вовлечение в биологические циклы химических элементов непосредственно из почвенных горизонтов. С другой стороны, продуценты являются кормовыми объектами для следующего трофического уровня (фитофагов). Последнее обстоятельство определило выбор видов растений и их органов. В табл. 3.20 приведены концентрации определяемых нами химических элементов в листьях растительности травянистого, кустарникового и древесного ярусов. Приводимые уровни металлов в растениях, произрастающих в зонах с различной токсической нагрузкой, примерно соответствуют данным большинства авторов, исследовавших накопление этих элементов на фоновых и химически загрязненных территориях (зоны воздушных выбросов металлургических производств, обочины автомобильных дорог и пр.).

Характерно также, что определенная нами последовательность концентраций тяжелых металлов ($Zn > Cu > Pb > Cd$) соответствует данным других авторов. В.П.Фирсова с соавт.(1997) установили подобную закономерность для сельскохозяйственных культур. Аналогичные результаты приводятся для хвои (Добровольский, 1988) и луговых растений (Семенюк, Семенюк, 1986; и др.). Из общей закономерности выпадают данные по содержанию в хвое ели металлов, уровень которых ниже, чем в листьях других древесных, травянистых и кустарничковых видов, хотя именно хвоя чаще всего используется с целью биоиндикации химического загрязнения. С другой стороны, для большинства фитофагов хвоя не относится к преимущественным кормовым объектам. Поэтому вклад хвойных видов в трофическую передачу химических элементов на следующий уровень для рассматриваемых нами видов-фитофагов не столь значителен.

Поскольку в условиях химического загрязнения природных экосистем можно ожидать изменения их трофической структуры, то особенности накоп-

Концентрации металлов в листе растений (Безель и др., 2004), мкг/г

| Вид | Зона загрязнения | n | Cu | Zn | Pb | Cd |
|--------------------------|------------------|----|-------------|---------------|-------------|------------|
| Травянистые | | | | | | |
| Горец змеиный | Фоновая | 3 | 5,8 ± 2,3 | 49,6 ± 34,3 | 1,9 ± 1,5 | 0,1 ± 0,1 |
| | Буферная | 5 | 13,5 ± 0,9 | 102,8 ± 47,8 | 3,5 ± 0,5 | 1,3 ± 0,2 |
| | Импактная | 5 | 31,4 ± 10,1 | 328,8 ± 120,9 | 19,0 ± 7,5 | 3,6 ± 0,8 |
| Кровохлебка | Фоновая | 5 | 4,5 ± 0,1 | 32,4 ± 4,0 | 1,8 ± 0,2 | 0,1 ± 0,01 |
| | Буферная | 6 | 5,6 ± 0,6 | 121,2 ± 17,8 | 4,4 ± 1,6 | 0,3 ± 0,04 |
| | Импактная | 5 | 26,1 ± 8,9 | 168,4 ± 29,0 | 38,8 ± 10,4 | 1,6 ± 0,4 |
| Кустарнички и кустарники | | | | | | |
| Малина | Фоновая | 3 | 5,4 ± 0,8 | 49,7 ± 15,7 | 2,1 ± 0,9 | 0,1 ± 0,03 |
| | Буферная | 2 | 8,3 | 54,9 | 1,7 | 0,4 |
| | Импактная | 6 | 53,0 ± 12,1 | 150,8 ± 43,2 | 49,3 ± 15,9 | 4,0 ± 0,8 |
| Черника | Фоновая | 5 | 6,7 ± 0,5 | 9,5 ± 16,7 | 5,4 ± 1,0 | 0,3 ± 0,06 |
| | Буферная | 5 | 12,2 ± 1,7 | 32,0 ± 4,0 | 8,2 ± 2,6 | 0,4 ± 0,06 |
| | Импактная | 3 | 24,0 ± 11,6 | 61,5 ± 3,6 | 4,4 ± 13,5 | 1,6 ± 0,5 |
| Деревья | | | | | | |
| Береза бородавчатая | Фоновая | 10 | 6,0 ± 0,4 | 246,7 ± 14,8 | 5,2 ± 0,4 | 0,3 ± 0,03 |
| | Буферная | 10 | 6,2 ± 0,2 | 392,7 ± 8,5 | 8,1 ± 0,5 | 0,5 ± 0,02 |
| | Импактная | 10 | 10,4 ± 0,9 | 285,0 ± 31,8 | 18,7 ± 1,9 | 1,1 ± 0,1 |
| Осина | Фоновая | 10 | 6,3 ± 0,6 | 249,4 ± 25,1 | 4,5 ± 0,2 | 2,0 ± 0,2 |
| | Буферная | 10 | 7,7 ± 0,3 | 330,0 ± 28,0 | 14,5 ± 2,4 | 3,0 ± 0,2 |
| | Импактная | 10 | 13,2 ± 1,6 | 331,6 ± 16,1 | 13,4 ± 1,6 | 2,6 ± 0,6 |
| Ель | Фоновая | 6 | 4,6 ± 0,9 | 41,6 ± 5,3 | 1,7 ± 0,9 | 0,3 ± 0,1 |
| | Буферная | 7 | 6,0 ± 0,3 | 53,9 ± 5,1 | 3,0 ± 0,9 | 0,3 ± 0,1 |
| | Импактная | 5 | 8,8 ± 0,7 | 58,7 ± 7,7 | 5,9 ± 1,4 | 0,4 ± 0,1 |

ления растениями тяжелых металлов по мере увеличения токсической нагрузки имеют особое значение. В нашем случае градиент загрязнения представлен тремя зонами, в которых содержание металлов в растениях закономерно увеличивается (табл. 3.20). Подобное явление очевидно и отмечается большинством авторов (Черненко, 2002; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989 и др.). Из Рис. 3.54А следует, что по мере увеличения содержания меди в почвах ее уровни в листьях травянистых и кустарниковых видов возрастает более чем в 3–4 раза. Накопление этого элемента в листьях древесных видов достоверно ниже. В отличие от меди содержание цинка в листьях осины и березы в градиенте загрязнения почв этим металлом интенсивно увеличивается и превышает таковое в растениях других жизненных форм (рис. 3.54Б). Аналогичный рост концентраций свинца по мере возрастания загрязнения

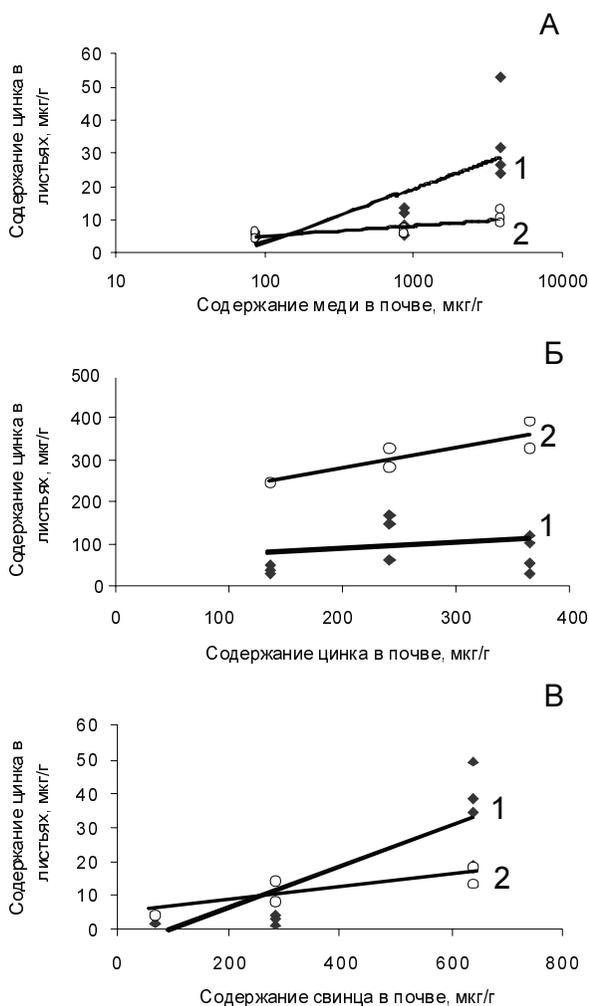


Рис. 3.54. Содержание металлов (А – меди, Б – цинка, В – свинца) в листьях растений.

1 – травянистые и кустарниковые; 2 – древесные растения в зависимости от их концентраций в почве

почв этим металлом отмечено для всех рассматриваемых форм растений (рис. 3.54В). Накопление растениями кадмия подобно накоплению меди: в градиенте токсической нагрузки резко возрастают концентрации металла в листьях травянистых и кустарничковых видов, менее – в листьях осины и березы. В целом уровни металлов в растительности на наиболее загрязненном участке

соответствуют многочисленным данным других авторов для различных условий загрязнения природной среды (Черненкова, 2002; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Семенюк, Семенюк, 1986; Swicboda, Kalembe, 1985; Tyler, 1972; Безель, Жуйкова, 2007 и др.).

Выше мы подробно обсуждали, что содержащиеся в растительных объектах металлы входят в состав рационов животных-фитофагов. Микроэлементный анализ содержимого желудочно-кишечного тракта рыжих полевок (Безель и др., 1995б, 2006а,б) показал, что на тех же участках в рационах животных концентрации изучаемых нами металлов возрастают в градиенте токсической нагрузки и превышают таковые в травянистой и кустарничковой растительности. Очевидно, наряду с общим уровнем металлов в растительности видовой состав пищевых рационов фитофагов может выступать в качестве фактора, корректирующего (усиливающего или ограничивающего) переход металлов на уровень консументов.

Содержание металлов у беспозвоночных.

Наиболее сложную и разветвленную систему трофических взаимоотношений представляет население беспозвоночных. Концентрации металлов в беспозвоночных разных отрядов показаны в табл. 3.21. Приведенные значения представляют собой величины, усредненные по семействам конкретного отряда. В случае, если семейства данного отряда различаются по пищевой специализации, приведены данные по трофическим группам. В нашем случае речь идет о 28 семействах, относящихся к 14 отрядам (Безель и др. 2004 а,б). Несмотря на сложность определения состава пищевых рационов приводимых видов, достаточно условно их можно отнести к двум трофическим уровням (консументы I и II порядков). Выделена также группа кровососущих членистоногих, которые условно могут быть отнесены к консументам III уровня. Сложность анализа всей совокупности беспозвоночных заключается в неравном представительстве различных семейств консументов в зонах с разной токсической нагрузкой. Наиболее полно представлены семейства беспозвоночных в буферной зоне: консументов I уровня — 13 таксонов, II — 15.

Анализируя накопление конкретных элементов у представителей разных отрядов беспозвоночных, можно отметить следующее. Фоновые уровни металлов и способность их биоаккумуляции в организме в градиенте токсической нагрузки существенно различаются у представителей разных таксонов и трофических групп (табл. 3.21, 3.22). На фоновой территории минимальные концентрации меди регистрируются у хищных перепончатокрылых (муравьев), цинка и кадмия — у растительноядных полужесткокрылых, свинца — у чешуекрылых. Максимальные концентрации меди отмечены у клопов, цинка и кадмия — у хищных перепончатокрылых, свинца — у кровососущих двукрылых. На импактной территории минимальные уровни меди отмечены у бабочек, а остальных металлов — у хищных жесткокрылых (жуков). В этой же зоне максимальные концентрации меди зарегистрированы у хищных жуков, цинка и кадмия — у кровососущих двукрылых, свинца — у хищных перепончатокрылых.

Таблица 3.21

Средние концентрации металлов в беспозвоночных разных отрядов из разных зон загрязнения (Безель и др. 2004), мкг/г.сух.веса

| Отряд | Трофический уровень | Зона загрязнения | Количество семейств | Металлы* | | | |
|---|---------------------|------------------|---------------------|----------|-------|------|------|
| | | | | Cu | Zn | Pb | Cd |
| <i>Aranei, Opiliones</i> - Пауки, сенокосцы | II | Фоновая | 0 | - | - | - | - |
| | | Буферная | 2 | 67,3 | 398,6 | 15,4 | 12,7 |
| | | Импактная | 0 | - | - | - | - |
| <i>Lepidoptera</i> – Чешуекрылые | I | Фоновая | 3 | 18,0 | 257,2 | 1,9 | 2,0 |
| | | Буферная | 5 | 25,3 | 252,5 | 14,2 | 2,6 |
| | | Импактная | 4 | 39,3 | 552,1 | 10,5 | 4,9 |
| <i>Coleoptera</i> - Жесткокрылые | I | Фоновая | 5 | 57,0 | 130,0 | 4,4 | 1,5 |
| | | Буферная | 2 | 45,3 | 112,2 | 4,9 | 0,6 |
| | | Импактная | 4 | 124,6 | 211,7 | 33,4 | 5,5 |
| | II | Фоновая | 3 | 18,5 | 129,9 | 3,4 | 1,3 |
| | | Буферная | 3 | 97,0 | 176,5 | 12,0 | 1,5 |
| | | Импактная | 2 | 148,5 | 110,0 | 8,1 | 1,8 |
| <i>Hemiptera</i> - Полужесткокрылые | I | Фоновая | 1 | 67,0 | 106,8 | 2,5 | 0,8 |
| | | Буферная | 1 | 52,4 | 227,3 | 7,1 | 3,2 |
| | | Импактная | 1 | 64,3 | 214,3 | 31,3 | 6,5 |
| | II | Фоновая | 0 | - | - | - | - |
| | | Буферная | 1 | 52,0 | 458,8 | 8,2 | 4,07 |
| | | Импактная | 0 | - | - | - | - |
| <i>Diptera</i> - Двукрылые | II | Фоновая | 0 | - | - | - | - |
| | | Буферная | 1 | 61,0 | 183,5 | 4,9 | 0,2 |
| | | Импактная | 0 | - | - | - | - |
| | III | Фоновая | 2 | 23,7 | 370,7 | 8,1 | 7,7 |
| | | Буферная | 4 | 26,5 | 346,7 | 16,3 | 9,1 |
| | | Импактная | 1 | 46,5 | 632,4 | 29,1 | 18,8 |
| <i>Hymenoptera</i> - Перепончатокрылые | I | Фоновая | 0 | - | - | - | - |
| | | Буферная | 2 | 31,9 | 137,1 | 33,9 | 4,2 |
| | | Импактная | 0 | - | - | - | - |
| | II | Фоновая | 1 | 13,3 | 584,9 | 2,8 | 16,4 |
| | | Буферная | 2 | 55,4 | 273,6 | 23,2 | 9,3 |
| | | Импактная | 1 | 68,8 | 624,8 | 50,0 | 15,3 |
| <i>Homoptera</i> - Равнокрылые | I | Фоновая | 1 | 28,7 | 193,1 | 2,4 | 2,6 |
| | | Буферная | 1 | 39,5 | 129,7 | 6,0 | 10,6 |
| | | Импактная | 0 | - | - | - | - |
| <i>Orthoptera</i> - Прямокрылые | I | Фоновая | 0 | - | - | - | - |
| | | Буферная | 1 | 62,7 | 163,2 | 11,5 | 0,9 |
| | | Импактная | 1 | 127,5 | 280,1 | 21,0 | 4,4 |
| <i>Neuroptera</i> - Сетчатокрылые | II | Фоновая | 0 | - | - | - | - |
| | | Буферная | 1 | 6,51 | 25,7 | 0,8 | 0,32 |
| | | Импактная | 0 | - | - | - | - |
| <i>Odonata</i> - Стрекозы | II | Фоновая | 0 | - | - | - | - |
| | | Буферная | 1 | 35,2 | 93,2 | 9,6 | 2,0 |
| | | Импактная | 0 | - | - | - | - |

* Прочерк означает отсутствие данных.

**Средние концентрации металлов в беспозвоночных (мкг/г.сух.вес)
консументах разных трофических уровней**

| Трофический уровень | Зона загрязнения | Количество отрядов | Металл | | | |
|---------------------|------------------|--------------------|--------|-------|------|------|
| | | | Cu | Zn | Pb | Cd |
| Фитофаги | Фоновая | 4 | 42,7 | 171,8 | 2,8 | 1,7 |
| | Буферная | 6 | 42,9 | 170,3 | 12,9 | 3,7 |
| | Импактная | 4 | 88,9 | 314,5 | 24,0 | 5,3 |
| Хищники | Фоновая | 2 | 15,9 | 357,4 | 3,1 | 8,8 |
| | Буферная | 7 | 53,5 | 230,0 | 10,6 | 4,3 |
| | Импактная | 2 | 108,6 | 367,4 | 29,0 | 8,5 |
| Паразиты | Фоновая | 1 | 23,7 | 370,7 | 8,1 | 7,7 |
| | Буферная | 1 | 26,5 | 346,7 | 16,3 | 9,1 |
| | Импактная | 1 | 46,5 | 632,4 | 29,1 | 18,8 |

Концентрации элементов в теле беспозвоночных с ростом загрязнения территории сильно варьировали. Наибольшее увеличение концентраций было отмечено для свинца: до 18 раз по сравнению с контролем у хищных перепончатокрылых. Максимальное увеличение в градиенте токсической нагрузки уровней меди и кадмия было примерно одинаковым (около 8 раз) и зарегистрировано у хищных жуков и клопов-фитофагов соответственно. В наименьшей степени в градиенте загрязнения изменялось содержание цинка: его концентрации в импактной зоне превышали фоновые не более чем в 2,1 раза (у чешуекрылых).

При рассмотрении трофических групп в целом можно выделить следующие закономерности (см. табл. 3.22). В естественных условиях (на фоновой территории) минимальные уровни цинка, свинца и кадмия были характерны для консументов первого порядка (фитофагов), и лишь уровни меди у консументов второго порядка (хищников) были в среднем самыми низкими. У консументов третьего порядка (паразитов) концентрации большинства металлов были выше, чем у остальных трофических групп. В зоне сильного загрязнения это соотношение концентраций в целом сохраняется: минимальные средние уровни цинка, свинца и кадмия отмечены у консументов первого порядка, максимальные — у консументов третьего порядка (за исключением меди).

Различия в накоплении тяжелых металлов консументами I и II уровней четко видны при сравнении доли изученных нами семейств беспозвоночных, содержание металлов в организмах которых превышает определенный, задаваемый нами уровень. Так более 60% консументов II уровня имеют содержание меди более чем 40 мкг/г. Среди консументов I уровня таких семейств лишь 30%. Содержание меди выше 60 мкг/г имеют 50% семейств консументов II уровня и лишь 20% I уровня. (рис. 3.55А). Аналогичные данные получены при анализе содержания свинца (рис. 3.55Б) и других металлов в организмах беспозвоночных обоих уровней.

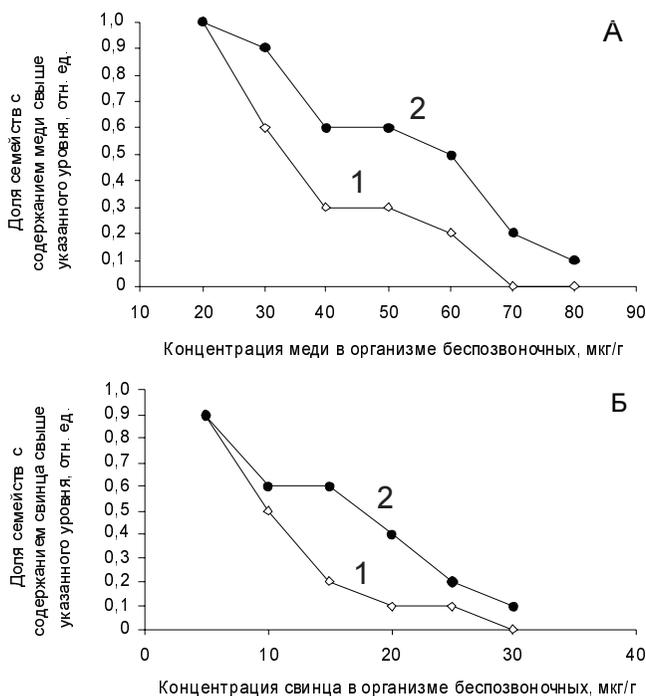


Рис. 3.55. Доля консументов первого (1) и второго (2) уровней в общей выборке на буферной территории, содержащих различные концентрации меди (А) и свинца (Б)

На основании рассмотренных выше данных можно сделать вывод о том, что на фоновых участках и при загрязнении среды тяжелыми металлами беспозвоночные виды животных, относящиеся к консументам II уровня, накапливают более высокие уровни металлов по сравнению с консументами I уровня.

Накопление тяжелых металлов птицами.

Важнейшим компонентом наземных экосистем являются птицы, широко используемые в биоиндикации загрязненных территорий (Лебедева, 1999; Добровольская, 2002). Некоторые виды птиц имеют особое значение в силу их положения в системе трофических связей подзоны южной тайги. Особый интерес связан с накоплением элементов у птиц — консументов третьего трофического уровня. В качестве таковых выбран представитель насекомоядных птиц — мухоловка-пеструшка *Ficedula hypoleuca*. Химический анализ особей этого модельного вида был проведен дифференцированно по органам. При последующих расчетах удалось установить общее количество депонированных в организме металлов и определить их средние концентрации в теле птиц. Содержание металлов в большинстве органов птиц отражает их уровни

Таблица 3.23
**Концентрации тяжелых металлов в отдельных органах и в тушке мухоловки-пеструшки
 в целом (Безель и др., 2004), мкг/г**

| Орган | Зона | n | Cu | Zn | Pb | Cd |
|-----------|-----------|----|--------------|----------------|-----------------|---------------|
| Перья | Фоновая | 17 | 12,6 ± 1,0 | 158,5 ± 4,0 | 4,4 ± 1,5 | 0,67 ± 0,09 |
| | Буферная | 10 | 12,3 ± 0,7 | 164,5 ± 2,6 | 9,3 ± 1,8* | 0,53 ± 0,1 |
| | Импактная | 11 | 19,8 ± 1,9** | 174,9 ± 7,3 | 19,2 ± 1,6** | 0,79 ± 0,19 |
| Скелет | Фоновая | 14 | 4,3 ± 0,2 | 198,1 ± 7,1 | 16,8 ± 2,4 | 0,46 ± 0,09 |
| | Буферная | 9 | 4,3 ± 0,4 | 245,2 ± 22,2* | 53,3 ± 6,2** | 0,79 ± 0,15 |
| | Импактная | 11 | 5,2 ± 0,4* | 242,6 ± 14,2** | 128,0 ± 14,8*** | 0,51 ± 0,12 |
| Печень | Фоновая | 17 | 21,8 ± 1,6 | 107,3 ± 9,8 | 10,4 ± 1,2 | 1,44 ± 0,22 |
| | Буферная | 9 | 15,6 ± 1,0 | 136,4 ± 14,2 | 8,5 ± 1,3 | 0,91 ± 0,18 |
| | Импактная | 11 | 25,2 ± 2,9** | 151,9 ± 15,2* | 15,6 ± 1,9* | 2,39 ± 0,34* |
| Почки | Фоновая | 17 | 21,9 ± 1,2 | 84,5 ± 17,0 | 22,7 ± 3,4 | 1,86 ± 0,45 |
| | Буферная | 9 | 19,0 ± 1,1 | 60,5 ± 5,6 | 27,1 ± 6,6 | 2,47 ± 0,55 |
| | Импактная | 11 | 23,1 ± 1,5 | 81,7 ± 8,0 | 22,4 ± 4,3 | 7,47 ± 2,11* |
| Легкие | Фоновая | 16 | 5,5 ± 0,4 | 68,8 ± 2,0 | 2,7 ± 0,8 | 1,65 ± 0,33 |
| | Буферная | 10 | 6,9 ± 0,4 | 71,5 ± 5,0 | 3,3 ± 1,6 | 4,41 ± 0,77** |
| | Импактная | 11 | 7,2 ± 0,9* | 85,7 ± 5,3* | 4,5 ± 1,9 | 2,02 ± 0,60 |
| Мышцы | Фоновая | 17 | 14,1 ± 0,4 | 41,6 ± 3,0 | 3,1 ± 0,4 | 0,20 ± 0,05 |
| | Буферная | 9 | 13,5 ± 0,5 | 35,3 ± 1,0 | 1,9 ± 0,4 | 0,27 ± 0,08 |
| | Импактная | 10 | 15,3 ± 0,6 | 45,2 ± 3,7 | 3,4 ± 0,6* | 0,18 ± 0,09 |
| Вся тушка | Фоновая | 17 | 7,2 ± 0,5 | 76,4 ± 4,7 | 4,1 ± 0,3 | 0,41 ± 0,03 |
| | Буферная | 13 | 9,8 ± 1,8 | 84,1 ± 4,7 | 7,3 ± 0,8*** | 0,46 ± 0,04* |
| | Импактная | 11 | 8,5 ± 0,6 | 98,0 ± 7,2* | 20,0 ± 2,6*** | 0,92 ± 0,16** |

* Отличия от фонового показателя достоверны при $p < 0,05$. ** $p < 0,01$. *** $p < 0,001$.

во внешней среде (табл. 3.23). Это наиболее характерно для скелета и перьев, а из металлов — для свинца. В то же время количество металлов в мышцах мухоловки-пеструшки статистически не различалось в градиенте загрязнения. Средние концентрации большинства металлов (Zn, Pb, Cd) в тушках птиц в зоне сильного загрязнения достоверно превышали контрольные.

Необходимо отметить, что для птиц характерны различия в накоплении физиологически значимых и токсических элементов. На импактном участке концентрации цинка и меди в основных депонирующих органах возрастают несущественно в отличие от свинца и кадмия, концентрации которых возрастают в 4 — 7 раз.

Содержание тяжелых металлов в организме мелких млекопитающих

В качестве модельных видов фитофагов-млекопитающих рассмотрены рыжие полевки, отловленные в тех же зонах. Ранее мы отмечали, что уровни тяжелых металлов, депонированных в организмах животных, определяются их содержанием в пищевых рационах зверьков.

Известно (Безель, 1987; Мухачева, Безель, 1995), что в условиях хронического воздействия рассматриваемые токсиканты имеют тенденцию накапливаться в больших количествах в органах-депо с возрастом. Логично ожидать, что максимальные уровни тяжелых металлов будут обнаружены в органах и тканях перезимовавших животных (особенно это касается свинца в относительно метаболически инертном скелете). Повышенные концентрации токсикантов возможны и в органах половозрелых сеголеток, у которых уровень энергетических затрат более высок по сравнению с неполовозрелыми прибылыми особями, а значит, и повышено потребление корма, содержащего металлы. Это подтверждается данными о содержании элементов у зверьков, обитающих в зонах максимального загрязнения, согласно которым у полевок первых двух групп отмеченные уровни металлов в 1.1 — 2.2 раза выше, чем у неполовозрелых.

Следует отметить различия в уровнях физиологически необходимых элементов (цинка и меди) по сравнению с токсическими (свинцом и кадмием). Рассмотрим это на примере перезимовавших животных. Увеличение содержания меди в рационе зверьков из буферной зоны в 4.4 раза, импактной — 9 раз, а цинка в 1.2 и 2.2 раза соответственно не привело к аналогичному возрастанию уровня этих элементов в тканях животных (скелет, печень). Здесь мы имеем дело с естественным биологическим барьером на уровне стенки желудочно-кишечного тракта, обеспечивающим внутренний гомеостаз физиологически необходимых цинка и меди. Вероятно, содержание этих элементов в рационах, достигающее в среднем 135.3 — 230.9 мкг/г сухого веса для цинка и 56.5-115.3 мкг/г для меди, не столь велико, чтобы преодолеть этот барьер.

Иначе обстоит дело с токсическими элементами (свинцом и кадмием). Рост концентрации свинца в рационах полевок из буферной зоны в 1.2 раза, импактной — в 1.9 раза, а кадмия в 2.6 и 5.4 раза соответственно приводит к существенному повышению их уровня в изучаемых тканях. Отсутствие по отношению к этим металлам физиологических барьеров обуславливает их свободное поступление через стенку желудочно-кишечного тракта и объясняет повышенные их уровни в тканях животных.

Подробно рассмотрено накопление химических элементов млекопитающими, принадлежащими к различным трофическим уровням наземных экосистем (Безель и др. 2006б). Изучены два вида, принадлежащих к разным таксономическим и трофическим группам: преимущественно растительноядная европейская рыжая полевка и насекомоядная средняя бурозубка. Выбор объектов определялся доминирующим положением видов в составе сообществ мышевидных грызунов и мелких насекомоядных, обитающих в окрестностях крупного медеплавильного комбината и на незагрязненных (фоновых) территориях (Средний Урал). Данные мультиэлементного анализа приведены выше (табл.2.5).

Отмеченная выше барьерная функция ЖКТ, препятствующая поступлению химических элементов в организмы животных, изучена достаточно подробно в рамках экспериментальной токсикологии: большинство тяжелых металлов у млекопитающих всасывается в пределах 5 – 10% от количества поступающего (Общая токсикология, 2002).

Кроме процессов онтогенетического уровня, интенсивность накопления химических элементов контролируется системой экологических барьеров, включающих состав пищевых рационов и уровень их загрязнения. При химической деградации среды можно ожидать изменения видового состава и обилия как растений (пищевых объектов животных-фитофагов), так и консументов более высокого уровня (кормовых объектов плотоядных видов). Частичное «очищение» рационов у бурозубок на загрязненном участке (см. табл.2.10, рис. 2.17) прежде всего связано со сменой пищевых объектов. Основной пищевой рацион средней бурозубки являются паукообразные, напочвенные жесткокрылые (представители таких семейств, как *Carabidae*, *Elateridae*, *Staphylinidae*), личинки двукрылых, клопы, дождевые черви, обитающие в напочвенно-подстильном слое (Ивантер, Макаров, 2001). В импактной зоне происходят кардинальные изменения в населении почвенной мезофауны (Воробейчик и др., 1994). Одни группы (*Lumbricidae*, *Enchytraeidae*, *Diplopoda*, *Mollusca*) выпадают полностью, численность других (*Carabidae*, *Staphylinidae*, *Arachnidae*, *Diptera*) резко уменьшается. Характерной чертой населения импактных участков является увеличение доли личинок шелкоунов с 0.7–4.0 (фон, 30 км) до 35–50%, сопровождающееся ростом показателей обилия. На этих же участках прослеживается также тенденция перемещения педобионтов из почвы в подстилку. Так, если на фоновой территории в подстилке сосредоточено 10 – 30% от общей численности, то на удалении 1–2.5 км от факела выбросов этот показатель увеличивается до 50–80%.

Таким образом, вследствие техногенной трансформации населения беспозвоночных рацион бурозубок импактной зоны существенно изменяется в сравнении с фоновыми территориями. Большую роль в питании зверьков загрязненных участков играют представители отряда *Coleoptera* (в том числе *Elateridae*, *Staphylinidae*, *Carabidae*), для которых характерна пониженная биоаккумуляция элементов.

Полученные данные позволяют оценить роль экологических факторов в накоплении химических элементов млекопитающими, принадлежащими к разным звеньям трофических цепей. На рис. 3.56 представлены кратности

увеличения концентраций химических элементов в рационах и печени животных по сравнению с фоновыми значениями для рыжей полевки и средней бурозубки. Видно, что на загрязненной территории с ростом концентрации элемента в рационе пропорционально увеличивается его содержание в депонирующей среде (в нашем случае — в печени), и это свидетельствует о прямой, без ограничения транслокации элемента на следующий трофический уровень. Если же величины концентрации элемента расположены ниже биссектрисы, то его переход на следующий трофический уровень ограничивается барьером на уровне желудочно-кишечного тракта.

Для рыжей полевки большинство химических элементов, в том числе токсических (V, Cr, Mn, Ni, Pb) и ряда физиологически значимых элементов, дискриминируются этим барьером, и переход от уровня продуцентов (растительный рацион) к уровню первичных консументов ограничен (см. рис 3.56А). Повышенное в сравнении с рационом концентрирование элементов отмечено у полевок для типичных токсикантов (As и Cd). У плотоядных (средняя бурозубка) ограниченный переход элементов на уровень вторичных консументов отмечено лишь для Cu, Zn, As, Y (рис 3.56Б). Расположение большинства элементов на плоскости выше биссектрисы означает, что в организмах бурозубок происходит избыточное их накопление по сравнению с рационом.

Таким образом, в транслокации химических элементов по трофическим уровням млекопитающих особое положение занимают животные-фитофаги. За счет экологии этих видов (специфика пищевых рационов) и наличия желудочно-кишечного барьера при химическом загрязнении среды переход элементов к консументам последующих уровней ограничен. В этих же условиях рассмотренные нами плотоядные (средние бурозубки) в сообществе млекопитающих играют роль концентраторов некоторых химических элементов, содержание которых в организме этого вида возрастает по сравнению с их уровнями в рационах.

Накопление элементов в трофической цепи лесных экосистем Среднего Урала.

Рассматривая распределение химических элементов по трофическим уровням природных экосистем, часто пользуются коэффициентами концентрирования (коэффициентами накопления, биоаккумуляции и подобными), определяемыми по отношению концентрации элемента более высокого трофического уровня к предшествующему. Несмотря на формальный характер подобных оценок и известную их примитивность, эти показатели дают общее представление о распределении химических элементов по трофическим уровням.

Известно, что растения выступают в роли своеобразного фильтра, предотвращающего поступление избытка металлов в пищевую цепь. Для свинца, кадмия и меди наиболее ярко выражено снижение концентраций в растениях по сравнению с почвой. Возрастание «барьерной» роли растений по мере увеличения загрязнения территории прослеживается для всех металлов в буфер-

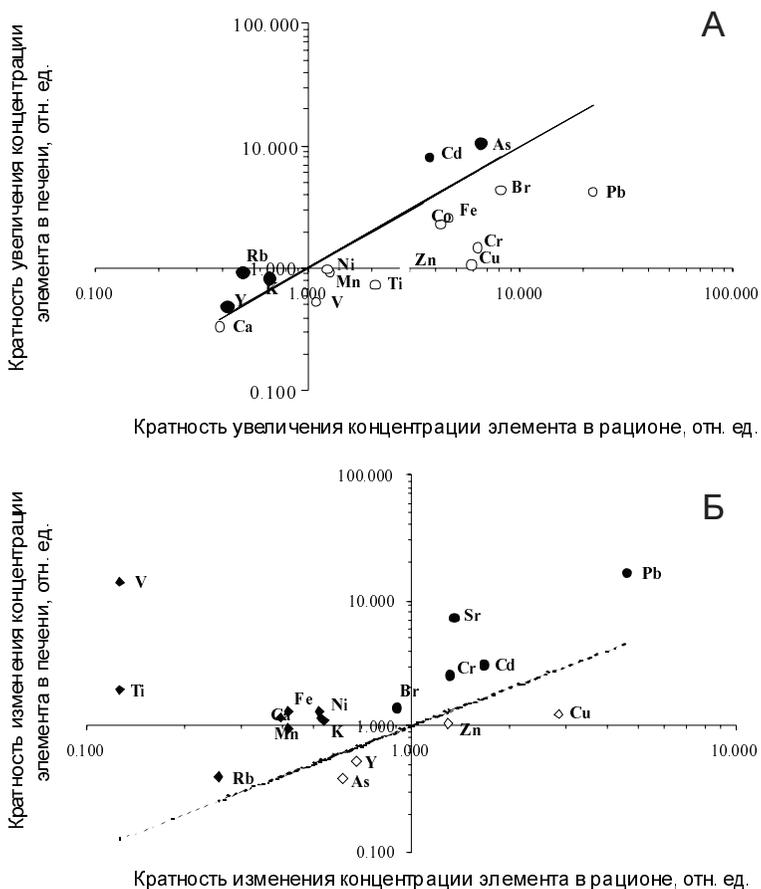


Рис. 3.56. Изменение микроэлементного состава печени мелких млекопитающих разных трофических групп в зависимости от концентрации элементов в их рационе рыжей полевки (А) и средней бурузубки (Б) на Среднем Урале (Безель и др., 2007А)

ной зоне, а в импактной — только для меди: коэффициент перехода этого металла из почвы в растения (П-Пр) снижается в 7 раз.

В ряду продуценты — беспозвоночные консументы 1-го, 2-го и 3-го порядков происходит постепенное увеличение концентраций металлов (табл 3.24) По терминологии Д.А. Кривошукского (1983), эти организмы следует рассматривать в качестве накопителей (содержат элемент в большей концентрации, чем в пищевом субстрате). Однако на уровне позвоночных — консументов третьего порядка (у насекомоядных птиц) — концентрации вновь снижаются, происходит «очистение» пищевой цепи от исследуемого элемен-

та. Лишь на фоновой территории наблюдается накопление на этом трофическом уровне свинца. В зоне техногенного загрязнения сохраняются описанные выше закономерности: накопление металлов увеличивается в ряду беспозвоночных консументов 1–3-го уровней и снижается у насекомоядных птиц (рис. 3.57).

О накоплении элементов во всей пищевой цепи «почва — консументы третьего уровня» свидетельствуют коэффициенты перехода «П-КЗ». С увеличением концентраций тяжелых металлов в трофической цепи в градиенте загрязнения эти коэффициенты перехода уменьшаются, причем меньшими темпами, чем поступление элементов в экосистему (увеличение содержания их в почве в градиенте загрязнения). Так, поступление свинца в почву в градиенте загрязнения изменяется в 10 раз, а коэффициент перехода «П-КЗ» — лишь в 2 раза. Таким образом, в условиях химического загрязнения среды миграция тяжелых металлов по трофическим цепям возрастает.

Полученные нами данные по миграции тяжелых металлов по пищевым цепям лесных экосистем показывают сложность этого явления. Традиционное представление о накоплении загрязнителей в пищевых цепях, в результате чего наибольшее токсическое воздействие испытывают представители высших трофических уровней, в ряде случаев не подтверждается. Для всех изученных нами металлов первичные продуценты выступают в качестве мощного фильтра, предотвращающего поступление их избытка в биогенный цикл. На последующих трофических уровнях поведение разных металлов специфично. В естественных условиях цинк и кадмий накапливаются в ряду продуцентов — консументы 1-го и 2-го уровней, медь у беспозвоночных — фитофагов, т.е. на промежуточных трофических уровнях. Лишь свинец способен аккумуляроваться у высших консументов (позвоночных), что связано с наличием у этих животных минерального скелета — депо этого остеотропного элемента. Химическое загрязнение выступает в роли фактора, модифицирующего поведение тяжелых металлов в пищевой цепи. В целом хищные беспозвоночные сохраняют свою роль «критического звена», в котором происходит накопление этих элементов. На уровне высших консументов (позвоночные) происходит «очищение» пищевой цепи. Тем не менее в условиях химического загрязнения среды миграция тяжелых металлов по трофическим уровням лесных экосистем возрастает.

В заключение отметим, что полученные данные по концентрациям тяжелых металлов в организмах различного трофического уровня в полной мере не определяют участие этого уровня в биогенном минеральном обмене. Объемы металлов, вовлекаемых в подобные биогеохимические циклы, зависят не только от общего их содержания в биомассе трофического уровня, но и от скорости прохождения элементов через данное звено ценоза за счет желудочно-кишечного транзита, растительного и животного опада. Вместе с тем рассматриваемые нами концентрации тяжелых металлов в системе трофических уровней имеют диагностическую ценность, поскольку позволяют выделить те звенья ценоза, содержание металлов в которых максимально и на которых прежде всего следует ожидать проявления токсических эффектов. Наблюдаемое распределение концентраций металлов по трофическим уровням на

**Средние концентрации металлов в объектах разных трофических уровней
и коэффициенты перехода для зоны южной тайги Среднего Урала**

| Звено пищевой цепи [количество проб] | между звеньями | Коэффициенты перехода в разных зонах | | |
|---|-------------------|--------------------------------------|----------|-----------|
| | | фоновая | буферная | импактная |
| Свинец | | | | |
| Почва (П) [121] | П - Пр | 0,05 | 0,02 | 0,05 |
| Растения (Пр) [113] | Пр - К1 | 0,81 | 1,92 | 0,83 |
| Беспозвоночные- | К1 - К2 | 1,10 | 0,24 | 1,21 |
| Беспозвоночные хищные (К2) [61] | К2 - К3 | 1,32 | 2,55 | 0,69 |
| Насекомоядные птицы (К3) [41] | П - К3 | 0,06 | 0,03 | 0,03 |
| Кадмий | | | | |
| Почва (П) [121] | П - Пр | 0,26 | 0,12 | 0,38 |
| Растения (Пр) [113] | Пр - К1 | 3,42 | 3,76 | 2,19 |
| Беспозвоночные- фитофаги (К1) [78] | К1 - К2 | 5,10 | 1,17 | 1,60 |
| Беспозвоночные хищные (К2) [61] | К2 - К3 | 0,05 | 0,10 | 0,11 |
| Насекомоядные птицы (К3) [41] | П - К3 | 0,21 | 0,05 | 0,14 |
| Медь | | | | |
| Почва (П) [121] | П - Пр | 0,07 | 0,01 | 0,01 |
| Растения (Пр) [113] | Пр - К1 | 7,38 | 4,81 | 3,37 |
| Беспозвоночные- фитофаги (К1) [78] | К1 - К2 | 0,37 | 1,25 | 1,22 |
| Беспозвоночные хищные (К2) [61] | К2 - К3 | 0,45 | 0,13 | 0,08 |
| Насекомоядные птицы (К3) [41] | П - К3 | 0,08 | 0,01 | 0,002 |
| Цинк | | | | |
| Почва (П) [121] | П - Пр | 0,82 | 0,47 | 0,91 |
| Растения (Пр) [113] | Пр - К1 | 1,54 | 0,99 | 1,42 |
| Беспозвоночные- фитофаги (К1) [78] | К1 - К2 | 2,08 | 1,35 | 1,17 |
| Беспозвоночные хищные (К2) [61] | К2 - К3 | 0,21 | 0,35 | 0,27 |
| Насекомоядные птицы (К3) [41] | П - К3 | 0,56 | 0,22 | 0,41 |

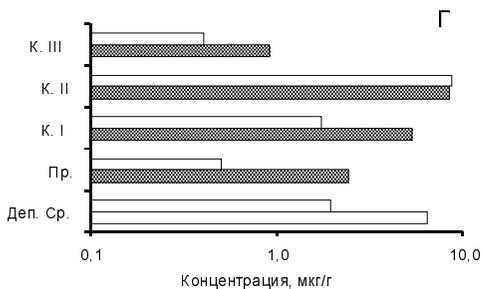
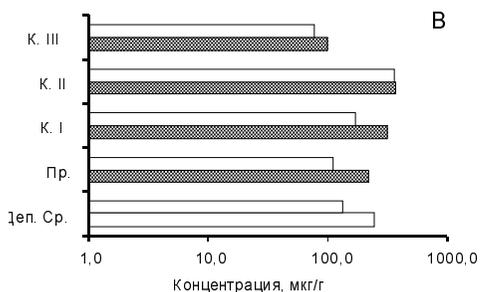
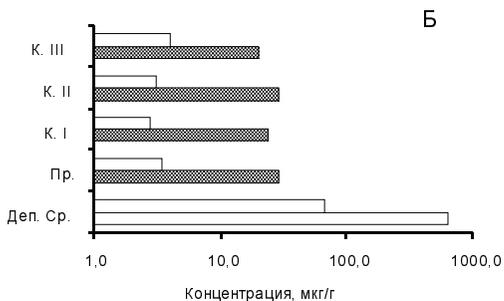
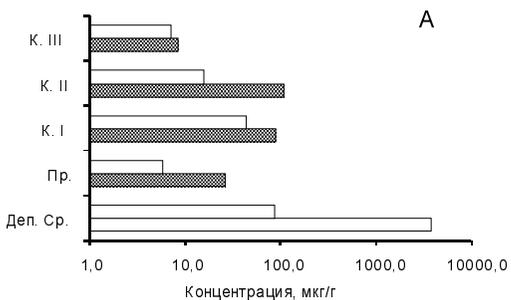


Рис. 3.57. Накопление металлов (А – медь, Б – свинец, В – цинк, Г – кадмий) в пищевой цепи в импактной (1) и фоновой (2) зонах лесных экосистемах Среднего Урала (деп. ср. – почва, пр. – продуценты, КI, КII, КIII – консументы различных уровней)

▨ – Импактная зона
□ – Фоновая зона

фоновой территории и деформацию этой системы, вызванную химическим загрязнением среды, следует рассматривать в качестве экотоксикологического эффекта биоценологического уровня.

Виды живых организмов с максимальной вероятностью накопления токсиантов могут быть использованы в качестве видов-индикаторов в системе мониторинга природной среды.

3.5.2. Химическое загрязнение и видовая структура биогеоценозов

Понятие *биологического разнообразия* как фундаментального свойства биосферы и как результат глобальной неоднородности пространства и времени можно рассматривать в соответствии с уровнями организации биологических систем:

Внутривидовое разнообразие (внутрипопуляционная гетерогенность и межпопуляционная дифференциация) как результат приспособления вида к существованию в разнообразных условиях среды. Выше мы подробно обсуждали роль гетерогенности природных популяций в их адаптации в условиях химического стресса.

Видовое разнообразие (флора и фауна ландшафтов, регионов), как результат взаимодействия видов в процессе видообразования и истории развития биоты при определенных констиляциях природно-климатических факторов. Различие в толерантности отдельных видовых популяций по отношению к действующему токсическому фактору выражается в изменении структуры видовых сообществ в качестве реакции на химическое воздействие.

Известно, что сообщества любых видов, которые сформировались в ходе естественного эволюционного процесса в конкретных условиях физико-географической среды и характеризуются определенным набором и долевым участием отдельных видов, наиболее полно осваивают ресурсы среды. В этих условиях химическая деградация биогеоценозов представляет собой не только потерю их биологического разнообразия и устойчивости, но и более глубокие последствия, связанные с утратой естественной эволюционной перспективы.

Как правило, в условиях загрязнения *выживают более мелкие виды с меньшей продолжительностью жизни.*

Часто выпадение некоторых видов дает преимущество развитию других. Например, при уменьшении видового разнообразия верхнего яруса лесной растительности при загрязнении атмосферы благодаря увеличению освещенности происходит разрастание кустарничкового яруса и травянистой растительности. При этом демаскировка гнездовых может привести к повышенной гибели птенцов. Деградация фитоценоза может привести к более широкому спектру стадий обитания и, как следствие, к увеличению разнообразия видов. Часто доминантные виды могут постепенно терять свой статус, а их место занимают вселяющиеся или ранее второстепенные виды.

Не всегда повышение биологического разнообразия следует рассматривать как благо. Например, освоение коренных тундр ведет к их олуговению и,

как следствие, к увеличению разнообразия травянистой растительности. Однако с точки зрения биогеохимических циклов степень замкнутости биогенных потоков, определяемой по круговороту углерода, в коренных сообществах нарушается (Добринский и др., 1983). Это может привести к нарушению углеродного баланса северных биогеоценозов.

Отмеченные выше закономерности подтверждает изменение видового состава травянистой растительности в градиенте химического загрязнения почв металлами в районе Нижнего Тагила (Безель, Жуйкова, 2007; Жуйкова и др., 2004, 2006; Жуйкова, Мордвина, 2003, 2005).

В составе флоры исследуемых территорий выделено 24 семейства, включающих 76 родов и 91 вид. Доминируют семейства Asteraceae и Poaceae, совместно охватывающие 32% общего видового списка флоры. Основу флоры составляют 10 семейств, на долю которых приходится 80,3 % всех видов: Asteraceae, Poaceae, Fabaceae, Rosaceae, Lamiaceae, Scrophulariaceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Apiaceae, Rubiaceae. Такое высокое представительство девяти из десяти перечисленных семейств (исключение составляет Rubiaceae) отмечали как в исследованиях синантропной флоры (Мартыненко, 1994; Третьякова, Мухин, 2001), так и на территориях с экстремальными условиями развития растительного покрова (Толмачев, 1974).

Участки фоновой зоны характеризуются высоким видовым богатством — 49 видов, относящихся к 41 роду. В остальных зонах число видов закономерно уменьшается. Минимальное количество видов (17) и родов (15) отмечено на участках с высокой токсической нагрузкой (рис. 3.58).

Следует подчеркнуть, что на всех участках речь идет о стабильных, функционирующих в течение многих лет травянистых фитоценозах. При этом с

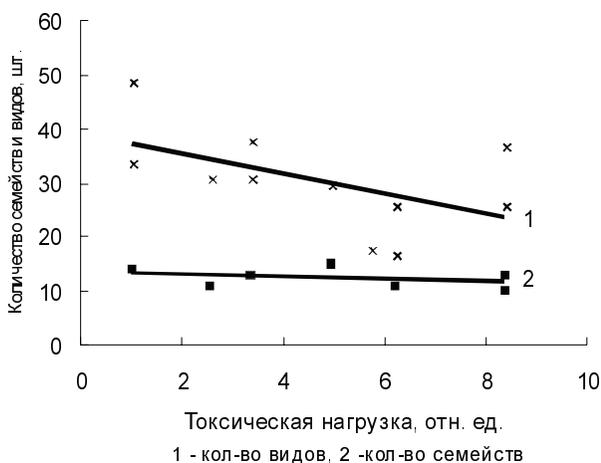


Рис. 3.58. Количество видов (1) и семейств (2) травянистой растительности в градиенте химического загрязнения

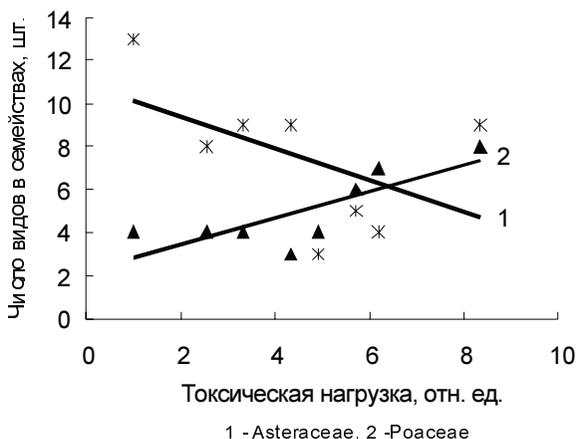


Рис. 3.59. Изменение числа видов ведущих семейств исследованной флоры

увеличением токсической нагрузки количество семейств, практически, не изменяется. Возможно, что виды растений в рамках отдельных семейств в биогеоценозе выполняют конкретные, специфические биогеоценозические функции, стабилизирующие систему. В этом случае отмеченное выше снижение в градиенте химического загрязнения количества видов не будет существенно влиять на судьбу сообщества, если сохраняется при этом сочетание семейств растений, необходимых для стабильного функционирования фитоценоза.

Установлено, что представители семейств Asteraceae, Fabaceae, Poaceae, Rosaceae, Umbelliferae, Scrophulariaceae, Caryophyllaceae, Plantaginaceae, Ranunculaceae, Labiatae входят в состав практически всех исследуемых фитоценозов. Такие семейства, как Chenopodiaceae, Geraniaceae, Boraginaceae, Cruciferae, встречаются только в фоновом фитоценозе. Семейства Rubiaceae, Juncaginaceae, Surraceae входят в состав растительных сообществ химически загрязненных участков и не обнаружены в фоновой зоне. Представители семейства Equisetaceae отмечены только в наиболее загрязненной зоне.

Наиболее многовидовыми являются семейства Asteraceae, Fabiaceae, Rosaceae, Poaceae. Значительные изменения видового состава в градиенте техногенной нагрузки происходят в семействах Asteraceae и Poaceae. Количество видов в семействе Asteraceae уменьшается с 15 (29,4%) на фоновой территории до 5 (17,9%) на максимально загрязненном участке (рис. 3.59).

Такие виды, как *Tanacetum vulgare*, *Erigeron canadensis*, *E. acris*, *Cirsium cetosum*, *Sonchus arvensis*, *Tripleurospermum inodorum*, и *Lepidoteca suaveolens*, выпадают из сообщества уже в буферных зонах. Отсутствуют в выборках на импактном участке *Leucantemum vulgare*, *Tussilago farfara*, *Solidago virgaurea*. Можно предположить, что в нашем случае наибольшей чувствительностью к химическому загрязнению обладают представители семейства Asteraceae.

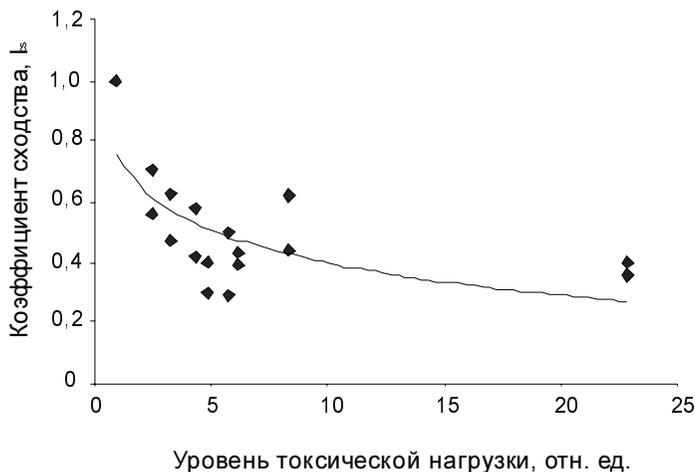


Рис. 3.60. Динамика коэффициента видового сходства I_{cs} в градиенте токсической нагрузки

Слабо реагируют на тяжелые металлы виды семейства Роасаеа, число которых даже возрастает с увеличением токсической нагрузки. Ряд видов, встречающихся на максимально загрязненных участках, отсутствуют в сообществе фоновой зоны (*Dactylis glomerata*, *Bromopsis inermis*, *Festuca pratensis*). Увеличение доли злаков в условиях химического загрязнения, возможно, связано со снижением конкурентных отношений и выпадением из сообществ наиболее загрязненных зон чувствительных видов, освобождающих место для злаков.

Для анализа сходства видового состава исследуемых фитоценозов нами были вычислены коэффициенты Чекановского-Сьеренсена:

$$I_{cs} = \frac{2a}{(a+b)+(a+c)}$$

где a — число общих видов в двух фитоценозах; b — число видов в первом описании; c — число видов во втором описании.

Следует отметить закономерное снижение этого коэффициента в градиенте химического загрязнения: чем выше токсическая нагрузка на участке, тем ниже его видовое сходство с фоновым участком (рис. 3.60).

Одним из параметров растительных сообществ, реагирующих на изменение среды, может выступать высота травянистых подъярусов. На исследуемых участках в первый подъярус входят злаки *Pimpinella saxifraga*, *Carum carvi*, *Leucanthemum vulgare* и другие растения. Высота этого подъяруса во всех зонах находится в пределах 70 — 100 см. Высота второго подъяруса (*Taraxacum officinalis*, *Leontodon autumnalis*, различные виды клеверов и подорожников и др.) в разных зонах изменялась в пределах 20–60 см (рис. 3.61), а высота тре-

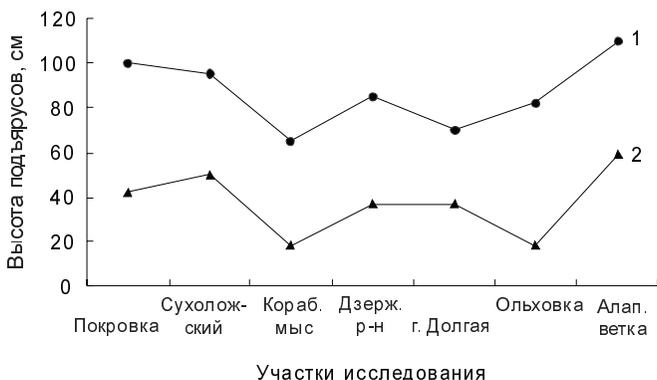


Рис. 3.61. Высота первого (1) и второго (2) подъярусов травянистой растительности

тьего подъяруса (мхи) — везде 1,5–3 см. Таким образом, в градиенте токсической нагрузки не отмечено достоверного изменения высоты травянистого яруса.

Многие авторы (см. напр. Черноусова, 2001; Ермаков, 2004; Юдакин и др., 1996) отмечают, что в сообществах мелких млекопитающих, птиц, земноводных и беспозвоночных в градиенте химического загрязнения среды на фоне закономерного снижения численности изменяется соотношение видов, появляются виды, не характерные для естественных экосистем данной географической зоны, происходит дробление сплошного ареала вида и прочие изменения. В качестве примера отметим изменение видового состава почвенной мезофауны в районе действия атмосферных выбросов в зоне северной тайги (Влияние промышленных загрязнений..., 1990). На рис. 3.62 по этим данным приведены основные показатели состояния фауны почвенных беспозвоночных. Выявленные изменения четко коррелируют со степенью нарушения травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов.

В градиенте загрязнения среды выбросами медеплавильного завода на Среднем Урале отмечено не только уменьшение динамической плотности жу-желиц, но и изменение видового состава и соотношения жизненных форм (Ермаков, 2004). Интересно, что при этом не нарушается принцип организации карабидоценозов и сохраняется структура доминирования.

Интересные данные по динамике почвенной фауны в лесах вокруг Чернобыля приводит Д.А.Кривоуццкий (1996). При поверхностном загрязнении почв радионуклидами в апреле-мае 1986 г. через два месяца наблюдалась полная катастрофа в зооценозах почвы, когда погибло более 90% видов беспозвоночных — обитателей почвы. По мере радиоактивного распада уже к 1987 г. доза облучения снизилась в десятки раз, и началось медленное восстановление популяций и сообществ. Общая численность микроартропод восстановилась через 2–3 года, однако их биоразнообразие достигло только 50% от контрольного значения (рис. 3.63). С 1993 по 1995 г. началось восстановление био-

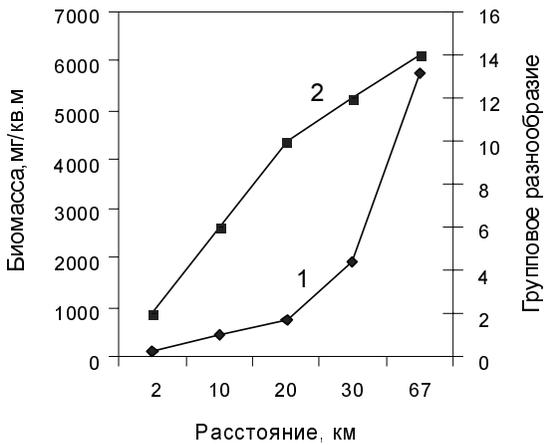


Рис. 3.62. Биомасса (1) и групповое разнообразие (2) почвенной мезофауны на различном расстоянии от источника аэрогенных выбросов в лесах Кольского полуострова

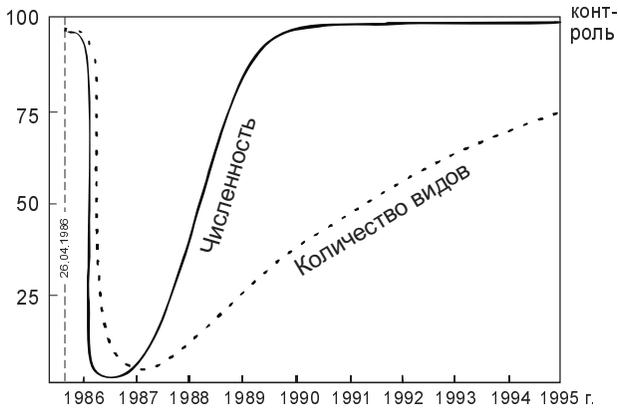


Рис. 3.63. Динамика плотности населения и видового разнообразия почвенной микрофауны в 3 км от Чернобыльской АЭС (Криволицкий, 1996)

разнообразия у поверхностно обитающих видов, которые стали обильны в почвах, а количество видов во всех горизонтах почвы составило уже 75 – 80% от контроля. Приводимые данные иллюстрируют редкий случай анализа механизмов и темпов реабилитации антропогенно загрязненных территорий.

В тех же зонах радиационного загрязнения отмечено (Глазко, 2005. цит Померанцева и др., 2006). изменение генетической структуры и плодовитости

крупного рогатого скота, выявлены сдвиги генофонда в сторону древней примитивной породы. Авторы делают вывод, что относительно небольшие дозы радиации, вызывая повышенную гибель, могут изменить генетическую структуру потомства скота. В результате имеет место преимущественное воспроизводство наиболее устойчивых, но наименее специализированных особей

С другой стороны, увеличение видового разнообразия может свидетельствовать о вызванной загрязнением среды деградации природных биогеоценозов. В этом случае в ценозе появляются «нетипичные» животные, приуроченные к открытым местообитаниям, или синантропные виды.

Сообщества мелких млекопитающих формируются в ходе естественного эволюционного процесса в конкретных условиях физико-географической среды и могут быть охарактеризованы долевым участием видов, позволяющим сообществу наиболее полно использовать ресурсы среды (Лукьянова, Лукьянов, 1998; Лукьянова и др., 1994). Как правило, загрязнение оказывает токсическое воздействие прежде всего через видоспецифическую элиминацию из сообщества наиболее чувствительных к токсикантам видов, а также опосредованное влияние через изменение качественных и количественных характеристик местообитаний. Если в первом случае можно ожидать сокращения видового разнообразия, то во втором в силу возросшего разнообразия и мозаичности среды трансформации сообщества в сторону увеличения его видового разнообразия. При этом в результате совокупного влияния (прямого и опосредованного) токсической нагрузки на исходное видовое сообщество возможно снижение роли доминирующих видов и возрастание обилия редких видов, т.е. увеличение видового разнообразия и выравнивание видового состава.

В работах О.А. Лукьянова с соавт. (Лукьянова, Лукьянов, 1998; Лукьянов, 1999) показано, что токсическое загрязнение среды влияет на видовой состав и обилие мелких млекопитающих. Значительный вклад вносит опосредованное влияние химического загрязнения, главным образом через деградацию темнохвойных лесов — основной лесобразующей формации таежной зоны Урала. В связи с этим изменяются как видовой состав, так и доленое участие в обилии видов мелких млекопитающих. Роль доминирующего по численности вида — рыжей полевки — существенно снижается, его место занимают сателлитные виды — приверженцы антропогенных ландшафтов. По данным же этих авторов различие в видовом составе населения мелких млекопитающих в зонах интенсивного загрязнения среды тяжелыми металлами обусловлено исчезновением на токсически деградированных участках красно-серой полевки (*Cl. rufocanus*) — типичного представителя хвойных коренных лесов ненарушенных естественных ландшафтов Среднего Урала. Одновременно здесь появились такие типичные представители антропогенного ландшафта, как полевая мышь и обыкновенная полевка. (Лукьянов, 1999). Во многом сходные результаты получены А.А. Герасимовым и С.В. Мухачевой (1994) в тех же ландшафтных зонах. На рис. 3.64 представлена доля различных видов в сообществе мелких млекопитающих на химически деградированных и фоновых территориях

Следует подчеркнуть, что в градиенте токсической нагрузки возросшая деградация природной среды имеет следствием не просто увеличение разнообразия местообитаний, благодаря чему создаются условия для большего

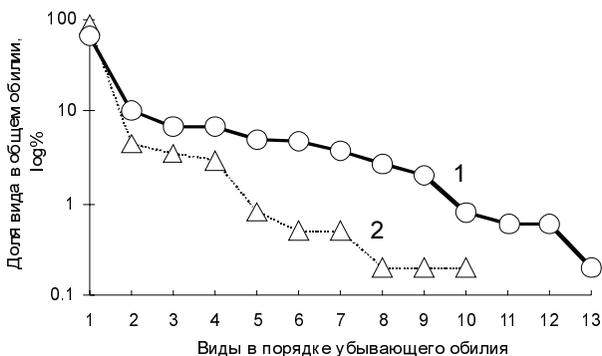


Рис. 3.64. Доля участия видов в сообществах мелких млекопитающих на загрязненной (1) и фоновой (2) территориях (по Лукьяновой и др., 1994).

Техногенные территории: 1 – *Clethrionomys glareolus*, 2 – *Cl. rutilus*, 3 – *Apodemus sylvaticus*, 4 – *Sorex caecutiens*, 5 – *S. araneus*, 6 – *Microtus oeconomus*, 7 – *Ap. agrarius*, 8 – *M. agrestis*, 9 – *M. arvalis*, 10 – *Neomus fodiens*, 11 – *Sicista betulina*, 12 – *Sorex minutus*, 13 – *S. Isodon*.

Фоновая территория: 1 – *Clethrionomys glareolus*, 2 – *Sorex araneus*, 3 – *Cl. rufocanus*, 4 – *Sorex caecutiens*, 5 – *S. isodon*, 6 – *Cl. rutilus*, 7 – *Microtus oeconomus*, 8 – *Apodemus sylvaticus*, 9 – *Sorex minutus*, 10 – *M. agrestis*

видового разнообразия. Одновременно по мере снижения общего обилия населения мелких млекопитающих может происходить упрощение видового состава их сообществ. При сравнении сообществ мелких млекопитающих, обитающих в подзоне северной тайги Кольского полуострова, подверженной токсическим выбросами комбината «Североникель», с заповедными территориями отмечено закономерное снижение видового состава сообщества этих видов по мере увеличения токсических нагрузок (Катаев et al., 1994). Выпадение видов мелких млекопитающих из импактных сообществ обусловлено прежде всего деградацией кормовых ресурсов (эпифитных лишайников и зеленых мхов) для рыжей и красной полевки, а также почвенных беспозвоночных — для бурузубок. Вместе с тем эти данные свидетельствуют о более высокой мобильности и большей способности к структурным перестройкам сообществ мелких млекопитающих в зонах оптимального обитания (умеренные широты) и потенциальной их нестабильностью в пессимальных условиях границы ареала (экстремальные условия Заполярья)

В общем случае в видовых сообществах с исходно высоким уровнем доминирования одного из видов в условиях химического загрязнения слабой или умеренной интенсивности может отмечаться увеличение видового разнообразия за счет возрастания мозаичности среды, изначально гомогенной. При значительных нагрузках разнообразие данных сообществ вновь сокращается, причем возможно появление иных видов-доминантов. Если же исходное сообщество не обладает высокой степенью доминирования, что отражает высокую сте-

пень гетерогенности ненарушенной среды, то по мере увеличения токсической нагрузки видовое разнообразие сообщества будет закономерно снижаться.

В.А. Юдакин с соавт. (1996) отмечают, что техногенная трансформация ландшафтов на территории нефтегазового комплекса, не связанная со строительством поселков, улучшает трофические условия для большинства насекомоядных птиц и мелких млекопитающих-фитофагов, чем объясняется большее количество животных на этих участках, чем в аналогичных ненарушенных экосистемах.

В качестве примера приведем данные о трансформации структуры сообществ птиц в условиях химического загрязнения среды по некоторым зонам бореальных лесов Европы (Бельский, Ляхов, 2003). Основные закономерности техногенной динамики птиц совпадают во всех районах. При максимальном токсическом воздействии общее количество видов птиц снижается по сравнению с региональным фоном (рис. 3.65А). Аналогично уменьшается и плотность гнездового населения (рис. 3.65Б). Наиболее резкое снижение отмечено в северной тайге — в 7.7 раза (Гилязов, Катаев, 1990).

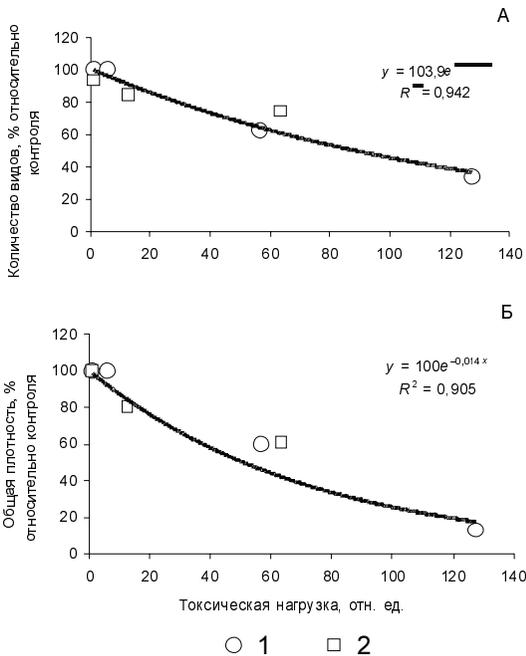


Рис. 3.65. Зависимость количества видов (А) и общей плотности населения (Б) птиц от уровня загрязнения экосистем бореальных лесов. Объединенные данные по Кольскому полуострову (1) и Среднему Уралу (2) (Бельский, Ляхов, 2003).

Вызванное химическим загрязнением изменение фитоценологических условий во многом определяет видовой состав населения птиц. При умеренном воздействии на коренные таежные леса в результате усыхания древостоя образуются открытые пространства, что способствует проникновению видов, обитающих в открытых биотопах (овсянки, трясогузки и др.). При общем снижении обилия птиц это может привести к увеличению видового разнообразия, при чем это сопровождается сокращением доли видов, устраивающих гнезда в верхнем ярусе деревьев и в дуплах. Возрастает доля гнездящихся на земле видов. При высоком уровне загрязнения массовый характер отмирания деревьев ведет к практически полному исчезновению типично лесных видов в сообществе (Бельский, Ляхов, 2003). Среди причин снижения обилия видов следует отметить отсутствие мест для успешного гнездования, увеличение фактора беспокойства, оскуднение кормовой базы для специализированных видов. Сокращение количества сов и дневных хищников, например, связано с уменьшением обилия мелких млекопитающих. Снижение обилия почвенной мезофауны (Большаков и др., 2001; Воробейчик и др.1994) ведет к уменьшению количества дроздов и т.д.

Наряду с изменением количества видов происходит смена видов-доминантов. Как отмечают Е.А.Бельский и А.Г.Ляхов (2003), в мелколиственном лесу Среднего Урала при увеличении токсической нагрузки зяблика сменяет лесной конек. В группе других субдоминантов мухоловка-пеструшка, зеленая пеночка, белобровик и садовая славка замещаются обыкновенной овсянкой, серой славкой, обыкновенной горихвосткой и белой трясогузкой.

Тем не менее отмеченное нами и другими авторами однозначное изменение видового состава сообществ не всегда отражается на общей биомассе, продуцируемой биогеоценозом. Первичная продуктивность является одним из важнейших параметров, отражающих состояние природных экосистем, подверженных химическому загрязнению.

3.5.3. Изменение первичной продуктивности

Первичная продуктивность — это общее количество органических веществ, производимое сообществом фотосинтезирующих продуцентов на единицу поверхности в единицу времени. Многие авторы подчеркивают (см., напр. Воробейчик, Хантимирова,1994; Черненкова, 2002 и др.), что в результате химического загрязнения среды не только изменяется видовой состав растительности, но и снижается общая биомасса фитоценоза.

В описанных выше исследованиях состояния растительных сообществ показано, что в градиенте химического загрязнения общая биомасса наземной части растений с увеличением загрязнения участков снижается (рис. 3.66). Это обусловлено уменьшением биомассы большинства семейств, даже злаковых (Жуйкова и др., 2006). Тенденция к росту биомассы обнаружена только для семейства норичниковых и гвоздичных, которые встречаются не на всех участках (рис. 3.67). Отмеченное стимулирование биомассы этих семейств связано прежде всего с освобождением жизненного пространства.

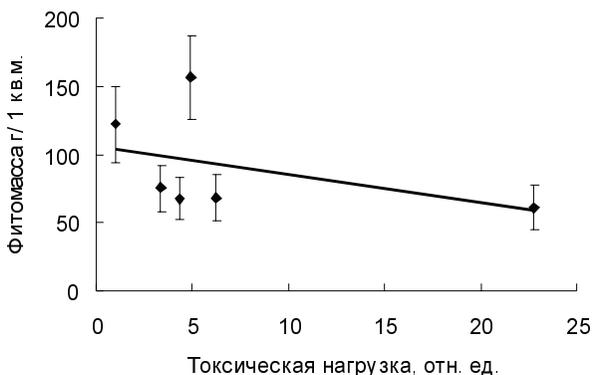


Рис. 3.66. Зависимость общей фитомассы от уровня токсической нагрузки на исследованных площадках Среднего Урала

Выявленные изменения видового состава и первичной продукции биоценозов под влиянием химического загрязнения в конечном счете могут реализоваться в дестабилизации таких интегральных характеристик ценоза, как интенсивность обменных процессов, а в конечном итоге — деформация биогенных циклов химических элементов.

Отметим еще одно обстоятельство способное в значительной мере повлиять на выраженность эффектов поражения в природных экосистемах. В районе Чернобыльской аварии нельзя исключить влияние резкого изменения среды обитания природных популяций за счет установления зон отчуждения (массовое выселение населения, прекращение сельскохозяйственной деятельности, дезактивация территории и др.). Эффект от перечисленных мер может оказать существенно большее влияние на видовой состав и обилие животного населения, чем вызванное радиацией поражающее влияние (Полмеранцева и др. 2006).

3.5.4. Деформация биогеохимических циклов

Согласно современным представлениям, биота формирует и контролирует в биосфере потоки вещества и энергии, обеспечивая постоянство параметров окружающей среды (Вернадский, 1954, 1978). Различные трофические уровни экосистем активно участвуют в стабилизации среды, выступая как в роли своеобразных геохимических барьеров, так и в качестве активных природных депо химических элементов. Жизнедеятельность организмов является организующим началом биосферы (Рассеянные элементы..., 2004).

Если наличие постоянной интенсивности биогеохимических циклов в естественных, не измененных антропогенной деятельностью биогеоценозах следует рассматривать в качестве необходимого фактора, обеспечивающего

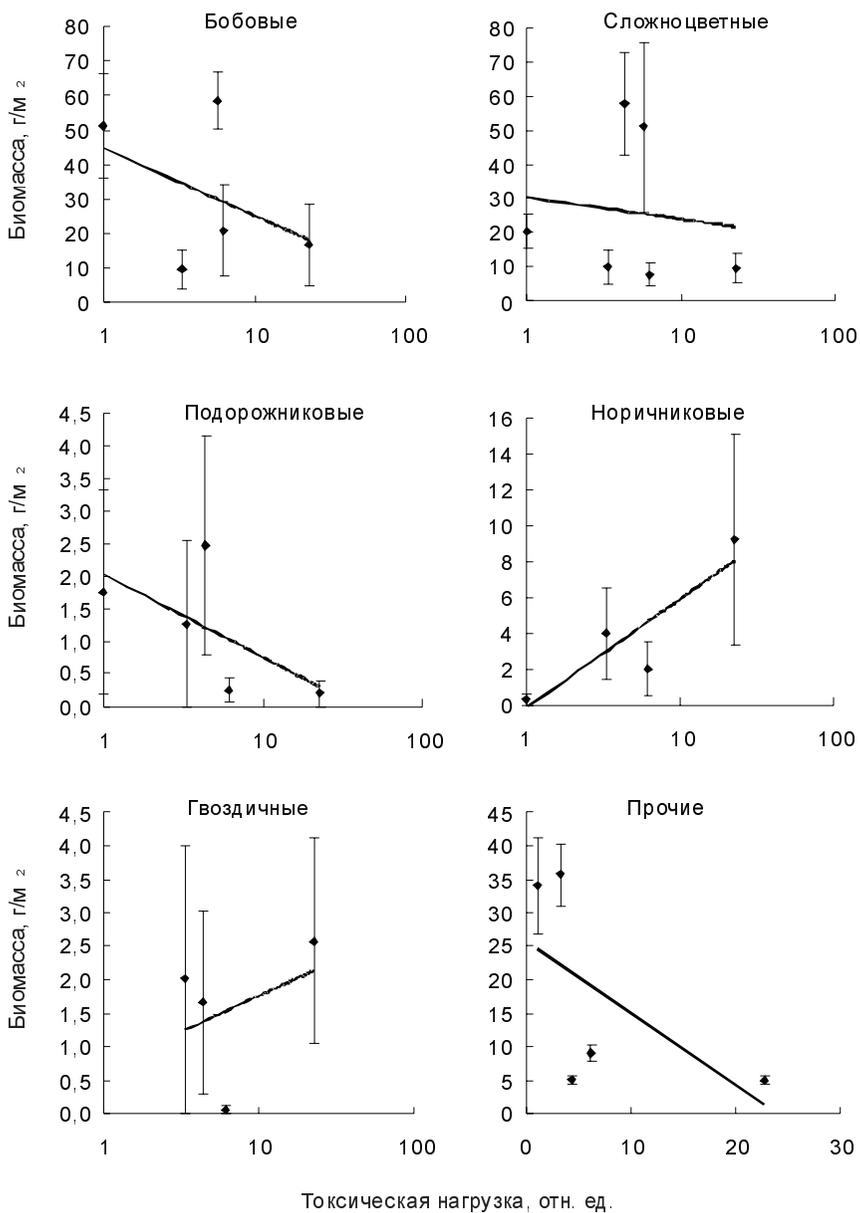


Рис. 3.67. Изменение фитомассы отдельных семейств в градиенте токсической нагрузки

их стабильное функционирование, то деформация этих циклов при химическом загрязнении среды — проявление дестабилизирующих процессов.

Ключевая роль в формировании ответа биогеоценоза на подобный химический стресс принадлежит растительности. Растения относятся к первичными продуцентами — основой трофической структуры и всего существования биоценоза. Следовательно, именно растения являются звеном, вовлекающим элементы, в том числе и токсичные, в биогеохимические циклы и передающие их по разветвленной системе пищевых цепей.

Общеизвестно, что в биосфере в целом и в отдельных биогеоценозах химический состав организмов тесно связан с химическим составом среды обитания. Растения вовлекают в биологические циклы химические элементы из всех сред обитания, в том числе и непосредственно из почвенных горизонтов — основного депо химических элементов в природных системах. При соответствующей геохимической обстановке растение осуществляет генотипическую программу поглощения и использования элементов в метаболических процессах. Химическое загрязнение среды может нарушить запрограммированные тенденции, способствуя избыточному поступлению тех или иных элементов в растения и их накоплению в количествах, превышающих нормальное содержание (Рассеянные элементы..., 2004).

Особенности накопления различными видами растительности химических элементов в условиях природного или антропогенного загрязнения ими окружающей среды широко освещены в литературе (Виноградов, 1985; Алексеев, 1987; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Ильин, 1991; Горюнова, 2001; Федорова, Одинцева, 2005 и др.). Изучена также реакция растительных организмов на подобное токсическое воздействие (Воробейчик и др., 1994; Чернышкова, 2002; Хантемирова, 1996, 1997; Кабата-Пендиас, 2001; Кошчик и др., 2004). Вместе с тем отмеченные в публикациях специфика накопления растениями химических элементов и вызванная этим трансформация растительных сообществ имеют следствием эффекты биоценотического ранга. Речь идет о том, что растительные сообщества, проявляя морфологическую и функциональную специфику, вызывают изменение видовой специфики фитоценоза.

Таким образом, участие растительности в формировании биогенных циклов в конечном счете определяется не только уровнем химического загрязнения среды (прежде всего почвы), биологической избирательностью и, как следствие, особенностями накопления химических элементов растениями различного вида, но и составом сообщества и обилием его компонентов.

В условиях широкого видового состава растительности и неполной представленности ее членов на всех участках трудно проследить общие закономерности накопления металлов растительным сообществом. В проблеме формирования биогенных циклов химических элементов целесообразно рассматривать средние концентрации металлов в надземной биомассе.

Закономерно, что по мере возрастания токсической нагрузки на исследуемых участках в среднем увеличивается содержание всех рассмотренных нами металлов в надземных органах растений (см. табл.2.8). Исключение составляет железо, уровень которого практически остается неизменным. Отметим, что возрастание содержания элементов в растительности при таких средних оцен-

ках менее выражено, чем увеличение их концентраций в почвах. Например, при 30-кратном увеличении содержания меди в почвах, в растениях ее накапливается больше лишь в 7 раз. Значительно меньше, чем в почвах накапливают растения кадмия и свинца (в 6 раз), еще меньше — марганца, хрома и никеля (примерно в 2–3 раза).

3.5.4.1. Общий вынос химических элементов наземной массой фитоценозов травянистой растительности

Выше мы рассматривали лишь фитомассу надземной части растений изученных сообществ, обеспечивающую вынос элементов в течение одного вегетационного сезона, и не учитывали длительное, в течение ряда лет, депонирование элементов в корнях. Несмотря на ограниченность подобных оценок, сохраняется общая закономерность оперативного ежегодного вовлечения в биогенные циклы элементов за счет луговых сообществ, произрастающих в градиенте химического загрязнения почвы.

Наряду с барьером, ограничивающим фиксацию химических элементов тканями корня, препятствующим свободному транспорту элементов в вегетативные и генеративные органы растений, имеет место вызванная химическим загрязнением трансформация структуры фитоценоза. В условиях загрязнения сохраняются растения, обладающие большей толерантностью в том числе за счет меньшей аккумуляции конкретных химических элементов в тканях. Подобная смена видового состава первичных продуцентов может рассматриваться как фактор, ограничивающий вынос элементов в последующие биологические циклы.

В нашем случае суммарное количество всех элементов в наземной фитомассе возрастает примерно вдвое по мере роста их концентрации в почвах. Это происходит главным образом за счет высокого содержания в растительности железа, меди, цинка, марганца, причем вклад отдельных металлов может существенно различаться: максимально увеличивается вынос меди (с 0.65 до 3.0 мг/м²), кобальта (с 1.5 до 5.7 мг/м²), железа (с 15.0 до 42.0 мг/м²); менее выражен вклад в общий вынос кадмия (с 0.034 до 0.070 мг/м²). Количество других элементов (Zn, Ni, Pb) практически остается неизменным при увеличении токсической нагрузки. Для хрома отмечена обратная тенденция: его содержание в фитомассе изменяется в градиенте загрязнения с 0.38 до 0.18 мг/м², что в рассмотренном нами диапазоне концентраций, вероятно, обусловлено изменением видового состава фитоценоза и биомассой доминантов, так как при загрязнении сохраняются виды, обладающие пониженной способностью к накоплению этого элемента.

Приведенные выше данные позволяют оценить роль структуры растительных сообществ и обилия видов в выносе химических элементов в наземную фитомассу. На рис. 3.68 представлены в градиенте загрязнения кратности увеличения средних концентраций химических элементов в растениях (мкг/г) и их общего содержания в надземной фитомассе (мг/м²). Оба показателя для фоновой территории приняты равными единице. Если возросшие концентрации металлов в растениях ведут к пропорциональному увеличению их общего содержания в надземной биомассе, то последний показатель полнос-

тью определяется этими возросшими концентрациями. В нашем случае данные по выносу практически всех элементов расположены ниже биссектрисы (штриховая линия на рис. 3.68). Это значит, что вызванное загрязнением изменение структуры растительного сообщества ограничивает включение химических элементов в надземную фитомассу. Последнее происходит не только за счет отмеченного выше корневого барьера и ограниченного транспорта в вегетативные органы, но и по причине изменения видового состава и обилия видов. Речь идет о процессах ценотического уровня, в результате которых большинство изученных элементов (Zn, Cd, Pb, Co, Ni, Mn) выносятся в надземные органы растений в непропорционально низких количествах.

Следует ожидать, что упомянутая трансформация растительных сообществ изменит вклад отдельных видов растений и их семейств в биогенные циклы (рис. 3.69). Максимальное количество химических элементов накапливают виды семейства сложноцветных, которые как эволюционно наиболее продвинутые обладают широкой нормой реакции. Это обстоятельство, вероятно, способствует более полной адаптации видов данного семейства к условиям химического стресса. Доля металлов, выносимых ими по мере возрастания химической нагрузки, в большинстве случаев возрастает и может достигать 47–59% (например, цинк и свинец на наиболее загрязненных участках). Роль сложноцветных в выносе других элементов (Ni, Mn, Cr, Fe) в гра-

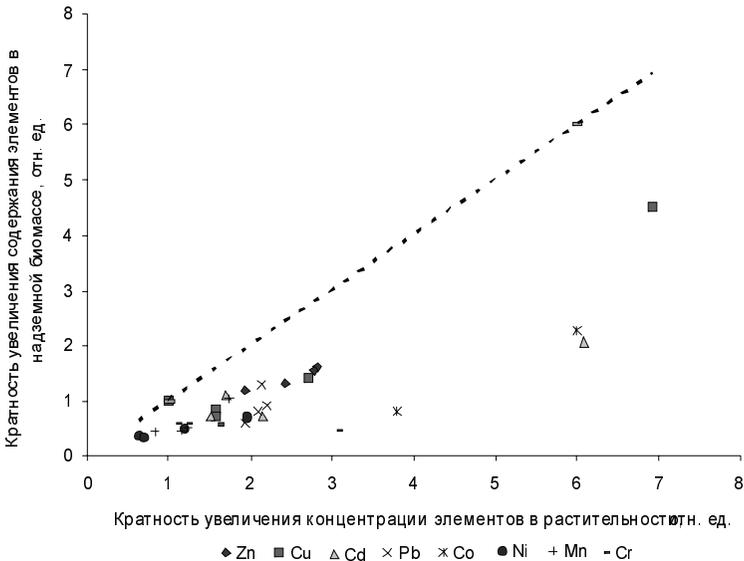


Рис. 3.68. Кратность увеличения общего содержания химических элементов в надземной фитомассе в градиенте химического загрязнения (Безель, Жуйкова, 2007)

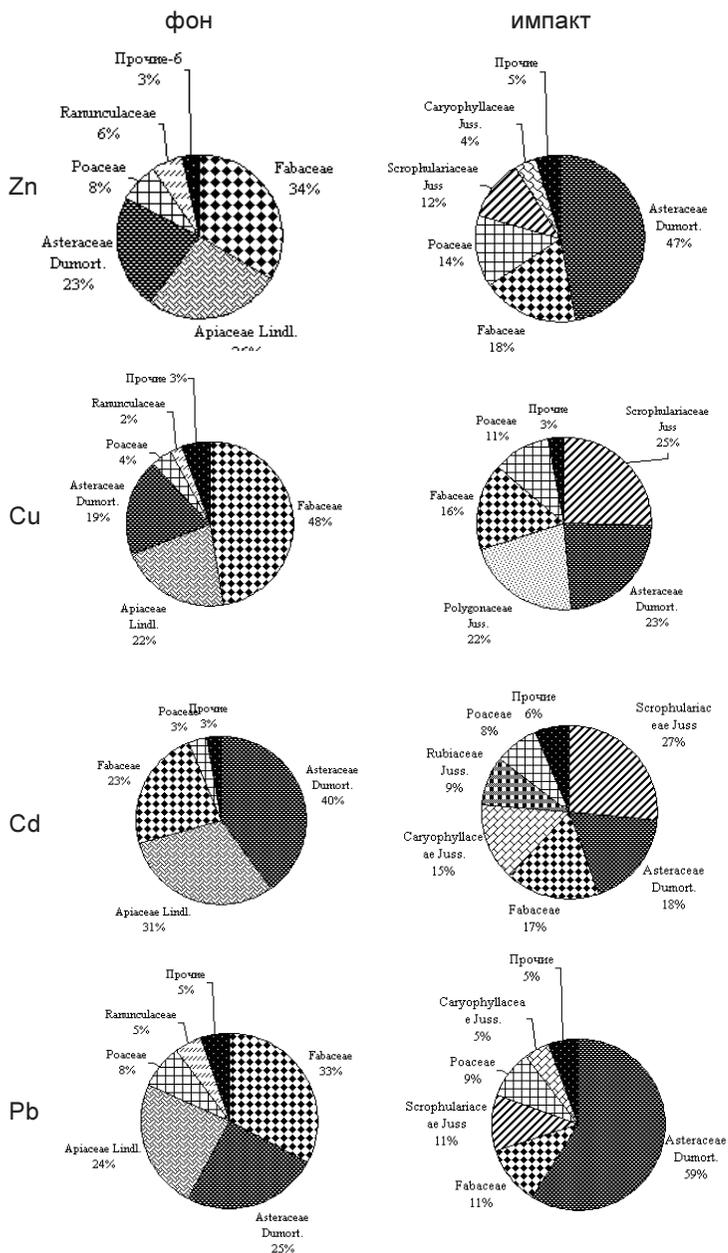


Рис. 3.69. Участие семейств в выносе химических элементов в фоновом (А) и импактном (Б) фитоценозах (Безель, Жуйкова, 2007)

диенте загрязнения остается практически неизменной или даже снижается (Cd, Co). Участие бобовых в общем выносе элементов в градиенте загрязнения закономерно снижается. Так, их доля в выносе Zn, Cu, Cd, Pb, Co, Ni уменьшается с 50–30 % до 11–18 % и даже до 1–3% в случае Cr, Fe. Злаки по мере возрастания химического загрязнения среды увеличивают свое участие в биогенном выносе. Например, количество выносимого железа и хрома возрастает с 1–3 % на фоновой до 45 % на загрязненных территориях.

Таким образом, в природных биоценозах в процессе формирования биотой циклов химических элементов можно выделить ряд ограничивающих факторов. Наряду с наличием корневого барьера, препятствующего свободному транспорту элементов в вегетативные и генеративные органы растений, имеет место вызванная химическим загрязнением трансформация видовой структуры фитоценозов, в результате которой сохраняются растения, обладающие большей толерантностью по отношению к условиям загрязнения, в том числе к меньшей аккумуляции конкретных химических элементов в тканях. При этом имеются в виду не только высокие уровни токсикантов, но и вызванная ими смена биоценологических условий. Подобная трансформация первичных продуцентов также может рассматриваться как фактор, ограничивающий вынос элементов в последующие биологические циклы.

Совокупность полученных данных свидетельствует о наличии в природных фитоценозах сложного барьерного механизма, ограничивающего избыточное вовлечение химических элементов в биогенные циклы, и обеспечивающего тем самым защиту организмов следующих трофических уровней от токсического действия.

3.5.4.2. Участие мелких млекопитающих в биогенных циклах химических элементов

В настоящее время роль животных в биогенных циклах химических элементов изучена крайне недостаточно (см. напр., Криволуцкий, Покаржевский, 1974; Покаржевский, 1985; Безель, Мухачева, 2002, Мухачева, Безель, 2005). Это в полной мере относится к такому важному звену наземных экосистем, как популяции млекопитающих, влияние которых на биогенный круговорот химических элементов сложно и многогранно (Покаржевский, Исаев, 1977; Юдакин и др., 1996). Можно говорить о следующих аспектах геохимической экологии позвоночных:

– Миграция химических элементов в результате трофической деятельности животных (биогенная миграция), осуществляемая за счет преодоления биологических и экологических барьеров (своеобразие пищевых рационов животных различных трофических уровней этих видов, усвоение элементов в желудочно-кишечном тракте (ЖКТ), их накопление и выведение из организма и т.д.).

– Литогенная миграция, выраженная через интенсификацию биогенного обмена химических элементов в результате жизнедеятельности животных (увлажнение почвы, роющая деятельность, гнездостроительство и т.д.), способствующей стимуляции или угнетению фитоценозов и тем самым влияющей на включение химических элементов в биогенные циклы. Отметим сра-

зу, что роль подобной литогенной миграции в общем биогенном обмене очень трудно поддается количественной оценке.

Мелкие млекопитающие в силу их интенсивного метаболизма потребляют большое количество пищи. Потоки химических элементов через популяции этих животных являются основной формой их участия в круговороте веществ, реализуемой через накопление химических элементов в биомассе зверьков («животный опад»), а также благодаря транзиту элементов в составе корма через их желудочно-кишечный тракт. Химическое загрязнение среды не только увеличивает содержание токсических элементов в природных объектах, но и в силу антропогенной трансформации природных биогеоценозов и изменения качества местобитаний влияет на интенсивность и состав биогенных циклов. В результате изменяется исходное фоновое распределение химических элементов, отражающее деформацию биогенных потоков, контролируемых животными.

Нами было исследовано участие населения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Shreber 1780) — доминантного в изучаемых сообществах мелких млекопитающих вида — в формировании транзитных потоков химических элементов в условиях подзоны южной тайги (Безель, Мухачева, 2002; Мухачева, Безель, 2005). Для этого в окрестностях мощного источника выбросов тяжелых металлов (медеплавильный комбинат на Среднем Урале) выделены различные по степени химического загрязнения зоны: импактная (расстояние 1–2 км), буферная (3–5 км) и фоновая для регионального уровня (свыше 20 км). Для оценки транзитных потоков некоторых элементов (Zn, Cu, Pb, Cd) через популяции рыжих полевок были определены их концентрации в содержимом ЖКТ и объем (в пересчете на сухой вес) суточного потребления корма (см.табл. 2.10).

Кроме отмеченного увеличения концентраций металлов в рационах, химическая деградация природной среды ведет также к снижению численности животных. В естественных условиях подзоны южной тайги обилие некоторых видов мелких млекопитающих в разные годы может различаться в десятки раз, соответственно и интенсивность контролируемого ими биогенного обмена химических элементов.

Численность зверьков в бесснежный период оценивали в течение 9 лет на основании данных регулярных отловов (май, июль, сентябрь). Отработано около 40 тыс. ловушко-суток, отловлено более 1400 особей рыжей полевки. В табл. 3.25 приведены данные по абсолютной численности зверьков, рассчитанные по методике А.Д.Бернштейн с соавторами (1995) и транзитные потоки металлов, ежедневно проходящие через популяции рыжей полевки в течение вегетационного сезона в трех зонах токсической нагрузки.

В градиенте химического загрязнения отмечено закономерное увеличение общего транзита элементов через животное население во всех фазах популяционного цикла.

Средние (за годы наблюдений) оценки обилия полевок показали, что в зависимости от фазы динамики численности этот показатель может меняться на фоновой территории более чем в 5 раз, а на загрязненных участках лишь в 2.2 раза. Ограниченное колебание численности зверьков на химически деградированном участке, отмеченное и другими авторами (Лукьянова, Лукь-

**Численность населения рыжей полевки в градиенте загрязнения среды
в разные фазы популяционного цикла и транзитные потоки металлов
через популяцию (Средний Урал, 1990–98 гг.).**

| Фаза динамики численности популяции (годы) | Зона токсической нагрузки | | |
|--|---------------------------|-----------|-----------|
| | фоновая | буферная | импактная |
| Абсолютная численность, особей /га | | | |
| Депрессия (1990, 1993, 1996) | 4.4±0.97 | 3.8±0.57 | 3.1±0.57 |
| Рост (1991, 1994, 1997) | 11.8±3.48 | 6.0±0.73 | 4.9±0.88 |
| Пик (1992, 1995, 1998) | 22.7±5.95 | 7.9±1.72 | 6.9±1.95 |
| Транзитный поток меди, мг/га. в сут. | | | |
| Депрессия (1990, 1993, 1996) | 0.30±0.07 | 1.70±0.26 | 2.49±0.46 |
| Рост (1991, 1994, 1997) | 0.81±0.24 | 2.66±0.32 | 3.95±0.71 |
| Пик (1992, 1995, 1998) | 1.55±0.41 | 3.53±0.76 | 5.55±1.52 |
| Транзитный поток цинка, мг/га. в сут. | | | |
| Депрессия (1990, 1993, 1996) | 1.44±0.33 | 2.42±0.36 | 2.37±0.44 |
| Рост (1991, 1994, 1997) | 3.93±1.15 | 3.78±0.46 | 3.75±0.67 |
| Пик (1992, 1995, 1998) | 7.54±1.98 | 5.01±1.09 | 5.28±1.49 |
| Транзитный поток свинца, мг/га. в сут. | | | |
| Депрессия (1990, 1993, 1996) | 0.14±0.03 | 0.46±0.07 | 0.62±0.11 |
| Рост (1991, 1994, 1997) | 0.38±0.11 | 0.73±0.09 | 0.98±0.18 |
| Пик (1992, 1995, 1998) | 0.74±0.19 | 0.96±0.21 | 1.38±0.39 |
| Транзитный поток кадмия, мг/га. в сут. | | | |
| Депрессия (1990, 1993, 1996) | 0.02±0.005 | 0.05±0.01 | 0.07±0.01 |
| Рост (1991, 1994, 1997) | 0.07±0.02 | 0.07±0.01 | 0.11±0.02 |
| Пик (1992, 1995, 1998) | 0.13±0.03 | 0.10±0.02 | 0.15±0.04 |

янов, 1998), неизбежно отражается на вариабельности общего потока элементов через популяции мелких млекопитающих. Если на фоновой территории, например, поток цинка через ЖКТ полевок может изменяться с 7.54 мг/га. сут в период пика численности до 1.44 мг/га при депрессии, то на импактных участках лишь с 5.28 до 2.37 мг/га.

В градиенте загрязнения интегральный поток химических элементов через ЖКТ животных определяется, с одной стороны — возрастающей концентрацией поллютантов в объектах внешней среды, с другой — динамикой численности зверьков. Например, увеличение концентрации меди в рационе зверьков на импактном участке почти в 15 раз по сравнению с фоновым сопровождается при депрессии лишь 8-кратным увеличением потока этого элемента на тех же участках. В фазу роста численности и ее максимума это уве-

личение составляет лишь 4.5 и 3.7 раза соответственно. Аналогичное по сравнению с возрастающей концентрацией металлов в рационе ограничение их транзита через ЖКТ животных имеет место и для других элементов.

Таким образом, вызванная химическим загрязнением среды деформация биогенных потоков, контролируемых мелкими млекопитающими, обусловлена не только повышенным поступлением металлов с пищевыми рационами, но и в значительной степени деградацией среды, приводящей к ухудшению качества местообитаний для данного вида и связанному с этим существенно снижению численности населения.

Если транзитные потоки химических элементов через ЖКТ животных-фитофагов рассматривать в качестве одного из факторов стабильности наземных биогеоценозов, то возрастание этих потоков при химическом загрязнении природных систем выступает как дестабилизирующий фактор. При таком подходе роль популяций мелких млекопитающих сводится к ограничению включения в биогенные циклы избыточных количеств химических элементов, часто выступающих в качестве токсикантов. Подобная барьерная функция популяций фитофагов при токсическом загрязнении среды защищает животных высших трофических уровней.

Вторым фактором участия мелких млекопитающих в биогенных циклах является накопление химических элементов в организмах животных и последующая минерализация «животного опада». Уровни металлов, содержащихся в популяциях мелких млекопитающих, так же как и транзитный поток через них токсических элементов, зависят от двух факторов: загрязненности участков и годовой динамики численности животных (табл. 3.26). Сочетанное влияние этих факторов приводит к тому, что количество химических элементов, содержащихся в популяциях мелких млекопитающих на фоновом участке в отдельные годы превышали таковой на загрязненных. В наибольшей степени это характерно в годы максимальной численности зверьков. При депрессии это соотношение меняется на обратное. Исключение составляет кадмий, содержание которого в популяциях на импактном участке во все годы превышает таковой на фоновом (Безель, Мухачева, 2002).

Из анализируемых металлов максимальные содержания в популяциях мелких млекопитающих, достигающие 12 мг/га, характерны для цинка (табл.

Таблица 3.26

Суммарное содержание химических элементов в популяциях мелких млекопитающих на фоновых и максимально загрязненных участках, мкг/га

| Зона токсической нагрузки | Zn | Cu | Pb | Cd |
|---------------------------|-------------|--------------|-----------|--------------|
| Фоновая | 450 – 12530 | 17 – 690 | 30 – 1160 | 5 – 200.0 |
| Импактная | 450 – 3100 | 30.0 – 200.0 | 130 – 880 | 37.0 – 220.0 |

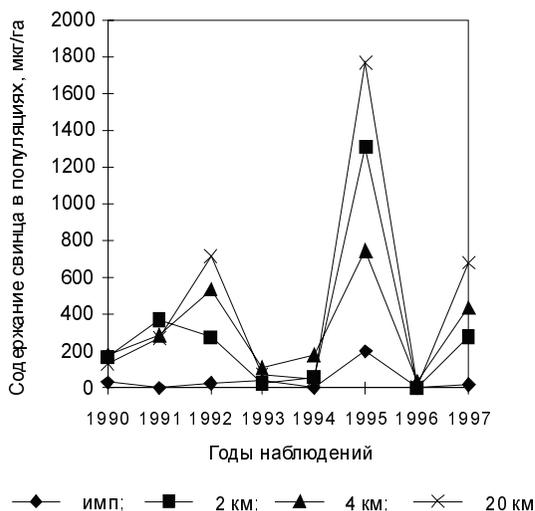


Рис. 3.70. Содержание свинца в популяциях рыжей полевки в различные годы наблюдений

3.26).. Меньше содержится меди и свинца (до 700 и 1160 мкг/га соответственно). Минимальные уровни отмечены для кадмия (не более 220 мкг/га).

На рис. 3.70 в качестве примера представлена межгодовая динамика накопления свинца общим населением мелких млекопитающих, обитающих на различном расстоянии от источника токсических выбросов. Ранее (Мухачева, Безель, 2004; Безель, Мухачева, 2002) было показано, что на наиболее загрязненных участках концентрации этих элементов в организмах животных максимальны. Несмотря на это, в отдельные годы (1992, 1997 и, особенно, 1995) содержание металлов во всем населении мелких млекопитающих на фоновом участке во много раз превышает таковой на загрязненных. При этом уровень загрязнения природной среды и концентрации этих элементов в организме животных на разных участках имеют иную тенденцию, и в наблюдаемый период не могли варьировать в столь широких пределах. Это значит, что основной вклад в накопление токсикантов природными популяциями мелких млекопитающих вносит не содержание металлов в организме животных, а их обилие на участках и влияние на него химической деградации среды обитания.

Последнее обстоятельство обуславливает меньший диапазон вариабельности содержания элементов, вовлекаемых в биогеохимические циклы популяциями мелких млекопитающих на загрязненных участках, по сравнению с популяциями, обитающими на фоновых территориях. На рис. 3.71 в качестве примера приведены среднее за все годы наблюдений содержание свинца в популяциях мелких млекопитающих в зависимости от уровня загрязнения этим металлом почвы.

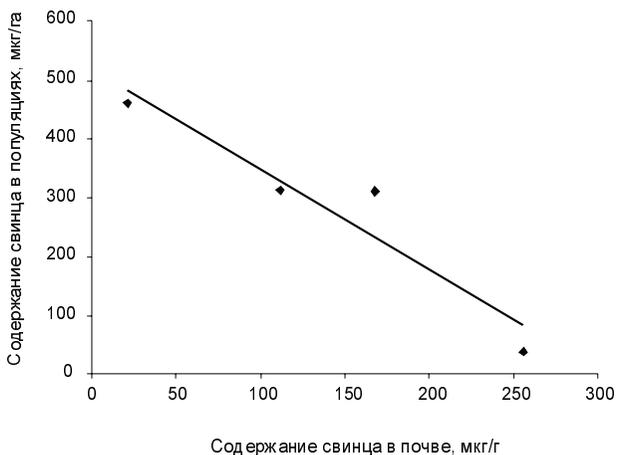


Рис. 3.71 Содержание свинца в популяциях рыжей полевки в зависимости от загрязнения почв этим металлом (Безель, Мухачева, 2002)

В ряде случаев возможна иная ситуация. Вызванное антропогенным влиянием изменение качества естественной среды и отмеченное В.А. Юдакиным с соавт. (1996) в условиях нефтегазового комплекса увеличение видового состава и обилия позвоночных, особенно птиц, может привести к обусловленной этим большей интенсивности круговорота вещества в этих системах.

К сожалению, сегодня диагностика состояния систем биогеоценологического уровня — наименее разработанный раздел экологической токсикологии, что связано прежде всего с недостаточной теоретической разработанностью проблем функционирования систем такого ранга. Сложность заключается и в неизбежной нашей антропоцентристской позиции, согласно которой понятие «хорошего» биогеоценоза не всегда соответствует биосферным интересам человека.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В наших предшествующих публикациях мы отмечали следующие основные разрабатываемые направления экологической токсикологии: 1. Полевые исследования конкретных территорий, подверженных влиянию химического загрязнения. 2. Изучение механизмов токсического действия в эксперименте (виварные или лабораторные опыты с дозированным уровнем затравки живых организмов). 3. Теоретические разработки концепций устойчивости природных систем, включающих методы математической экстраполяции молекулярных, клеточно-тканевых и онтогенетических токсических эффектов на популяционный и биоценотический уровни (Безель и др., 1994). За прошедшее время наиболее активно продолжались исследования конкретных экотоксикологических ситуаций. Существенно меньше представлены экспериментальные данные и теоретические разработки.

Трудности, связанные с необходимостью формулировки основополагающих концепций — без чего невозможно становление экологической токсикологии в качестве самостоятельного научного направления, объективны. Они связаны с тем, что биологические системы надорганизменного уровня представляют собой систему многих взаимосвязанных компонент — от почвенных микробных сообществ до популяций крупных животных и высших растений. Естественно, что описание реакции такой сложной системы на химический стресс требует прежде всего фундаментальных знаний о ее функционировании и стабильности в условиях отсутствия токсического влияния. При этом решающее значение имеет состояние окружающей среды, включая ее геофизические параметры и погодно-климатические условия.

Можно ли говорить о теории и основанных на ней практических рекомендациях экологической токсикологии, не располагая достаточными сведениями о функционировании «в норме» большинства компонентов и биогеоценоза в целом? Мы далеки от мысли, что в рамках настоящей публикации можно было решить эти проблемы. Сделана лишь попытка обобщения имеющихся в распоряжении автора данных и высказаны некоторые предположения, требующие дальнейшей разработки и детализации.

Несмотря на некоторую фрагментарность описанного в монографии материала и его приуроченность к конкретным природным условиям Среднего Урала и определенному диапазону токсических нагрузок, ряд выводов, несомненно, имеет общий характер и прямо выходит на фундаментальные закономерности, характерные для функционирования природных систем в норме и при экстремальных воздействиях. По сути изложенных в монографии материалов необходимо отметить следующее:

1. Реакция биоты на присутствие в окружающей среде повышенных уровней химических элементов и их соединений является центральной проблемой экологической токсикологии. Вызванная антропогенной деятельностью эволюционная новизна подобной ситуации ведет к тому, что биологические системы любого уровня на такое воздействие могут ответить лишь в рамках эволюционно закрепленных механизмов, обеспечивающих стабильное их функционирование при изменении «традиционных» условий существования.

Подобная неспецифичность реакции природных систем на воздействие токсических факторов, с одной стороны, позволяет достаточно обоснованно предвидеть развитие экотоксикологической ситуации, с другой — возникает проблема дифференциации последствий, связанных с необходимостью различать влияние загрязнения окружающей среды и реакцию системы на смену обычных природно-климатических условий, к которым она традиционно готова.

Приводимые в монографии данные свидетельствуют о том, что ответ системы любого уровня на влияние токсических факторов не выходит за пределы нормы реакции соответствующего признака или процесса. Так, в системах популяционного уровня при химическом загрязнении среды в рамках эволюционно закрепленной нормы элиминируются крайние маргинальные варианты, не соответствующие сложившимся условиям, и закрепляются варианты, способные к нормальному функционированию.

Важно отметить, что вызванная химическим стрессом селекция наиболее резистентных особей не носит характера эволюционных изменений. Это объясняется, с одной стороны, кратковременностью современных антропогенных воздействий, в результате чего не может еще сформироваться новая норма реакции, с другой, неизбежная в условиях химического загрязнения элиминация части особей ограничивает возможности системы реагировать на смену природных условий. Данные ряда авторов (McNeilly T. 1968; Wu L. et. al., 1968) убедительно показали, что снятие химического стресса быстро, в течение одного-двух поколений восстанавливает исходное состояние системы.

2. Токсичность повышенных уровней химических соединений в окружающей среде проявляется на всех уровнях организации биологических систем. Первичные эффекты молекулярно-генетического и клеточно-тканевого уровней определяют состояние отдельного органа или ткани. В этом случае наличие или отсутствие токсических проявлений следует рассматривать в качестве биоиндикационного признака. Основанная на этих показателях биоиндикация состояния природных систем может свидетельствовать лишь о проявлении токсичности химического загрязнения, но не определяет судьбу популяций или их сообществ. Именно надорганизменный аспект последствий химического загрязнения среды является центральным в экологической токсикологии. Прямая экстраполяция биоиндикационных данных на состояние последующих уровней не представляется возможной, поскольку их реакция на химический стресс зависит от функционирования таких популяционных и биоценологических механизмов, как плодовитость и продолжительность жизни, наличие миграционных процессов и пр. Поражение или даже гибель отдель-

ных особей (биоиндикационные данные) следует рассматривать как фактор, способствующий сохранности резистентных к токсическому влиянию особей в популяции или устойчивых к этому фактору видовых сообществ.

Подобная адаптация систем надорганизменного уровня должна лежать в основе экологического нормирования токсических нагрузок.

3. В основе любых экотоксикологических подходов лежит зависимость «доза-эффект». В экологической токсикологии в качестве дозы следует рассматривать уровни токсикантов, поступающих или содержащихся в тканях или целостном организме.

В силу естественной эколого-генетической и функционально-пространственной гетерогенности природных популяций доза определяется спектром концентраций токсикантов, накапливаемых отдельными организмами, составляющими популяцию.

Эффект токсического воздействия должен отражать основные популяционные или биоценотические показатели, прямо определяющие состояние популяции или биоценоза. К таковым следует отнести показатели плодovitости и смертности, показатели видового разнообразия и продуктивности биоценоза.

Зависимость «доза (уровень токсиканта в организме) — эффект (показатели популяционного или биоценотического уровней)» может иметь альтернативный или градированный характер. В первом случае речь идет о принятом нами некотором критическом уровне токсиканта, превышение которого однозначно (альтернативно) определяет наличие признаков поражения. При этом возможно определение доли особей в популяции, у которых следует ожидать проявление признаков поражения. Доля таких «пораженных» особей определяет эффект воздействия. Градированный вид дозовой зависимости предполагает определение доли «пораженных» организмов при разном уровне токсического воздействия.

Практическое использование в экотоксикологии дозовых зависимостей связано со значительными трудностями, поскольку оценка меры токсического воздействия требует значительного количества данных об уровнях токсикантов в организмах, принадлежащих к разным субпопуляционным группировкам.

Еще более неоднозначна оценка эффекта воздействия прежде всего потому, что основные популяционные и биоценотические параметры зависят не только от концентраций токсических веществ, но и определяются сложной их взаимосвязью со всей совокупностью природно-климатических, геофизических и биоценологических факторов среды, т.е. речь идет не только о значительном объеме необходимой информации. Сложность заключается в отсутствии необходимых фундаментальных знаний об особенностях функционирования и стабильности систем надорганизменного уровня. С этим главным образом и связана невозможность формализации сложных зависимостей, без которых оценка экотоксикологических эффектов носит чаще всего качественный характер.

4. Вызванное химическим загрязнением среды адаптивное изменение структуры популяции связано с элиминацией одних особей и большим пред-

ставительством других. Этот механизм повышенных потерь части репродуктивного материала имеет место на всех этапах онтогенеза — от первичной яйцеклетки, ее оплодотворения до достижения особью половозрелости и ее участия в размножении. Так, у птиц-дуплогнездников максимальные потери в гнездовой период наблюдаются на стадии выкармливания птенцов. У мелких млекопитающих решающим является период зимнего выживания зверьков. У растений (одуванчик) максимальные потери соответствуют стадии формирования полноценных (выполненных) семян и повышенной гибели растений в имматурном возрастном состоянии.

Очевидно, что «репродуктивные усилия» родительских особей на поддержание необходимой численности половозрелых потомков не могут реализоваться полностью. Неизбежные в этом случае потери будут тем значительнее, чем существеннее вынужденная перестройка структуры популяции, вызванная токсическими факторами среды. Фактически это означает «плату» популяции за возможность поддержания своей численности в условиях химического стресса. Величину таких потерь можно выразить в универсальных энергетических единицах, рассматривая, например, калорийность семян у растений и потери семенного потомства в онтогенезе.

На примере одуванчика лекарственного показано, что для поддержания постоянной численности ценопопуляции этого вида необходимо ежегодное ее пополнение примерно равным количеством половозрелых особей, независимо от уровня токсического воздействия. Однако возможность такого пополнения, выраженная в энергетических единицах, требует от родительских особей при химическом загрязнении больших репродуктивных усилий, чем на фоновых территориях.

Отметим также, что по мере увеличения загрязнения среды все менее различаются уровни химических элементов, накапливаемых разного вида растениями, обитающими на одних и тех же участках, а также различия в показателях жизнеспособности семян, сформировавшихся в различные по погодным условиям годы (энергия прорастания, всхожесть, выживаемость и длина корня проростков). В этих случаях, вероятно, речь идет о том, что химическое загрязнение среды ограничивает возможность растительных организмов реагировать на неблагоприятные условия существования.

Приводимые оценки носят частный характер (конкретный вид растений, определенный уровень загрязнения и прочее), однако очевиден общий вывод: в условиях химического стресса стабильное функционирование популяции может быть обеспечено при дополнительных затратах на воспроизводство. Если популяция в силу погодно-климатических или иных условий не способна обеспечить необходимые «репродуктивные усилия», то такая популяция обречена.

5. Реакция природных систем биогеоценотического уровня на токсическое воздействие изучена в меньшей степени. Чаще всего такие исследования касаются изменения видового состава сообществ, реже рассматриваются изменения общей продуктивности.

Согласно современным представлениям, биота формирует и контролирует в биосфере потоки вещества и энергии, обеспечивая постоянство пара-

метров окружающей среды. Если наличие постоянной интенсивности биогеохимических циклов в не измененных антропогенной деятельностью биогеоценозах следует рассматривать в качестве необходимого фактора, обеспечивающего их стабильное функционирование, то деформация этих циклов при химическом загрязнении среды — проявление дестабилизирующих процессов. Данные, полученные при анализе травянистой растительности, позволили оценить интенсивность включения химических элементов в биогенные циклы в фоновых условиях и их деформацию при загрязнении природных биогеоценозов.

Совокупность полученных результатов свидетельствует о наличии в природных экосистемах в фитоценозах сложной барьерной системы, ограничивающей избыточное вовлечение химических элементов в биогенные циклы, и тем самым обеспечивающей защиту от токсического действия организмов следующих трофических уровней.

6. Чаще всего в научных исследованиях подчеркивают прикладные аспекты экологической токсикологии. В определенной мере это оправдано, поскольку состояние природных экосистем, подверженных химическому загрязнению, считается важным аргументом при принятии конкретных природоохранных решений.

Вместе с тем анализ функционирования и устойчивости таких систем, проводимый в рамках экотоксикологических исследований, имеет общее биологическое значение. Экология — наука о биологических системах надорганизменного уровня — имеет дело с механизмами, обеспечивающими их устойчивое существование при смене «естественных» условий. Из общей теории систем следует, что подобные механизмы устойчивости максимально проявляются в случае, если внешние воздействия стремятся вывести систему из состояния равновесия. Экологическая токсикология имеет дело именно с таким воздействием в виде эволюционно нового токсического фактора. В этих случаях неспецифическая реакция природных систем позволяет изучить реакцию скрытых механизмов их стабильности и связанные с ними адаптационные возможности. В этом мы видим общебиологическое значение экологической токсикологии и ее методов.

ЛИТЕРАТУРА

Агаев М.Г. Популяционно-онтогенетическая двойственность однолетних растений // Докл. АН СССР. 1980. Т. 250, № 6. С. 1508–1512.

Абатуров Б. Д., Холодова М. В., Субботин А.Е., Интенсивность потребления и перевариваемость кормов у сайгаков (*Saiga tatarica*) // Зоол. журн. 1982. Т.61. С.1870–1881.

Абрамов В. И., Рубанович А. В., Шевченко В. А., Шевченко В.В., Гриних Л.И. Генетические эффекты в популяциях растений, произрастающих в зоне Чернобыльской аварии // Радиационная биология. Радиоэкология. 2006, Т.46, № 3, С.259-267.

Алексеев Ю. В. Тяжелые металлы в почвах и растениях. Л.: Агропромиздат, 1987. 158 с.

Алексеев В. А. Геохимия ландшафта и окружающая среда. М.: Наука, 1990. 142 с.

Алексахин Р. М., Архипов Н. П., Бархударов Р. М. и др. Тяжелые естественные радионуклиды в биосфере: Миграция и биологическое действие на популяции и биогеоценозы. М.: Наука, 1990. 368 с.

Алексеева - Попова Н. В. Поглощение никеля двумя экологически расами одного и того же вида // Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве. М.: Наука, 1976. С. 133–140.

Алексеева - Попова Н. В. Внутривидовая дифференциация дикорастущих видов под влиянием избытка тяжелых металлов в среде // Тр. Билогической лаборатории. М., 1990. Вып.21. С.62-71.

Алексеева - Попова Н. В.. Токсическое действие свинца на высшие растения // Устойчивость к тяжелым металлам дикорастущих видов. Л.: Наука, 1991. С. 92–99

Алексеева - Попова Н. В., Игошена Т. И., Косицин А. В., Ильинская Н.Л. Устойчивость к тяжелым металлам (Pb, Zn, Cd) отдельных видов и популяций естественных фитоценозов из района медноколчедановых рудопроявлений // Растения в экстремальных условиях минерального питания. Л., 1983. С. 22-42..

Антипов В. Г. Влияние сернистого ангидрида на генеративные органы древесных растений // Охрана природы на Урале. Растительность и промышленные загрязнения. Свердловск, 1970. Вып. VII. С. 31–35.

Арчаков А. И. Микросомальное окисление. М.: Наука, 1975. 327 с.

Ахметшина Г.Н., Хантемирова Е. В. Высшая растительность // Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург, 1994. С.149-159.

Башкин В. Н. Тяжелые металлы в окружающей среде / Оценка степени риска при расчетах критических нагрузок загрязняющих веществ на экосистемы. 1997, 177 с.

Башлыкова Л. И., Ермакова О. В. Сравнительная характеристика популяций мышевидных грызунов из районов с повышенной радиоактивностью// Радиоэкологические исследования в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС. Сыктывкар, 2006. С.69-98. (Тр.Коми научного центра:№180)

Башмаков Д. И., Лукаткин А.С. Действие тяжелых металлов на ростовые характеристики *Chenopodium album* L. // Промислова ботаника: стан та перспективи розвитку: Мат-ли IV Міжнар. наук. конф. «Промислова ботаника: стан та перспективи розвитку» (Донецк, вересень 2003). Донецьк: ТОВ «Лебідь», 2003. С. 86–88.

Безель В. С. Некоторые подходы к экологическому прогнозированию последствий промышленного загрязнения наземных экосистем тяжелыми металлами // Экология. 1982. № 5. С.65-71.

Безель В.С. Популяционная экотоксикология млекопитающих.М.: Наука.1987.129с.

Безель В.С., Основы экологической токсикологии//Общая токсикология / Под. Ред.Б.А.Курляндского, В.А.Филова.М.:Медицина, 2002. 606 с.

Безель В.С. Экологическая токсикология в системе естественных наук// Проблемы геохимии и геохимической экологии, 2006а. п.1 С.32-44.

Безель В.С. Химическое загрязнение среды: проблемы экологического нормирования, 2006-б.

Безель В. С., Оленев Г.В. Внутрипопуляционная структура грызунов в условиях техногенного загрязнения среды обитания // Экология, 1989, № 3. С.40-45.

Безель В.С., Бельский Е.А. Репродуктивные показатели птиц-дуплогнезников в условиях техногенного загрязнения среды обитания // Докл. РАН. 1994.-Т.338.-№ 4. С.555-557.

Безель В.С., Мухачева С.В. Характер репродуктивных потерь в популяциях рыжих полевок при токсическом загрязнении среды обитания // Докл. РАН, 1995.-Т.345.-№1.-С.135-136.

Безель В.С., Мухачева С.В. Мелкие млекопитающие в биогеохимических циклах химических элементов // Мат-лы. V Всероссийского популяционно-го семинара «Популяция, сообщество, эволюция», Казань: Новое знание, 2002, с.32-49.

Безель В.С., Бельский Е.А. Мультиэлементный анализ костной ткани тетеревиных Среднего Урала// Экология, 2003, N 1,С.66-68.

Безель В.С., Бельский Е.А. Мелкие млекопитающие// Рассеянные элементы в бореальных лесах./ Под.ред Исаева А.С.. М.: Наука. 2004. С.260-273.

Безель В.С., Жуикова Т.В. Химическое загрязнение среды: участие травянистой растительности в биогенных циклах химических элементов // Экология, 2007 (в печати).

Безель В. С. Бененсон И. Е., Садыков О.Ф. Влияние техногенного загрязнения среды на динамику численности мелких млекопитающих в мозаичных местообитаниях //Техногенные элементы и животный организм. Свердловск, 1986. С.37-42.(а)

Безель В. С., Попов Б. В., Садыков О. Ф. Мелкие млекопитающие в системе регионального экологического мониторинга // Техногенные элементы и

животный организм (полевые наблюдения и эксперимент). Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. С.3-13.(б).

Безель В.С., Большаков В.Н., Воробейчик Е.Л. Популяционная экотоксикология. М.: Наука, 1994. 80с

Безель В.С., Т.В. Жуйкова, Позолотина В. Н. Структура ценопопуляции одуванчика и специфика накопления тяжелых металлов // Экология, 1998, № 5. С. 376-382.(а)

Безель В. С., Бельский Е.А., Мухачева С.В. К проблеме вариабельности показателей воспроизводства в популяциях животных при токсическом загрязнении среды обитания //Экология, 1998. №3. С.217-223.(б).

Безель В.С., Жуйкова Т.В., Северюхина О.А. Особенности онтогенеза *Taraxacum officinale* s.l.в условиях химического загрязнения среды (энергетический аспект)//Методы популяционной биологии Мат-лы VII Всероссийского популяционного семинара. Сыктывкар, 2004 (с).С.125-130.

Безель В.С., Жуйкова Т.В., Мордвина Е.С. Геохимическая экология травянистой растительности при химическом загрязнении среды / Актуальные проблемы геохимической экологии// Мат-лы V Междунар.биогеохимической школы Семипалатинск-Казахстан, 2005г С.

Безель В.С., Садыков О.Ф., Тестов Б.В., Мокроносов А.А. Накопление свинца мышевидными грызунами в природных популяциях // Экология, 1984. № 6. С.25-31.

Безель В.С., Баженов А.В., Мокроносов А.А., Садыков О.Ф. Мышевидные грызуны как возможный индикатор уровней свинца в природных экосистемах// Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеиздат, 1985. Вып. VII. С.27-35.

Безель В.С., Кряжимский Ф.В., Семериков Л.Ф., Смирнов Н.Г. Экологическое нормирование антропогенных нагрузок. 1. Общие подходы // Экология. 1992. № 6. С.3-12.

Безель В.С., Кряжимский Ф.В., Семериков Л.Ф., Смирнов Н.Г. II. Экологическое нормирование антропогенных нагрузок. // Экология. 1993. № 1. С.36-47.

Безель В.С., Позолотина В.Н., Бельский Е.А., Жуйкова Т.В. Изменчивость популяционных параметров: адаптация к токсическим факторам среды // Экология, 2001, N 6. С.447-453.

Безель В.С., Бельский Е.А., Ермаков А.И., Ракитина Л.В. Тяжелые металлы в трофических цепях лесных экосистем Среднего Урала (экотоксикологический аспект)// Урал.Радиация.Реабилитация. Екатеринбург, 2004а. С.315-339.

Безель В.С., Бельский Е.А., Ермаков А.И., Ракитина Л.В. Тяжелые металлы в трофических цепях лесных экосистем Среднего Урала (экотоксикологический аспект) // Докл.III Международной научно-практической конференции «Тяжелые металлы, радионуклиды и элементы-биофилы в окружающей среде. Семипалатинск.-Казахстан. 2004б.Т.2, С. 129-135.(б)

Безель В.С., Бельский Е.А., Курамышина Н.Г., Мартыненко Л.Н. Микроэлементный состав костной ткани тетеревиных и сов Урала. // Сибир.экологич.журн..2005а, N 3. С.489-496.

Безель В.С., Бельский Е.А., Жуйкова Т.В., Северюхина О.А. Популяции в пространстве и времени // Мат-лы Всероссийского популяционного семинара, Н-Новгород, 2005б, С.28-31.

Безель В.С., Бельский Е.А., Жуйкова Т.В., Северюхина О.А. Токсическое загрязнение среды: что приобретает и что теряет популяция в процессе адаптации. // Вестник Нижегородского университета им Н.И.Лобачевского. Сер. Биология. Вып. 1 (9). Н.Новгород; 2005в. С. 12–26.

Безель В.С., Куценогий К.П., Мухачева С.В., Савченко Т.И., Чанкина О.В. Химическое загрязнение среды: микроэлементный состав тканей и пищевых рационов мелких млекопитающих различных трофических уровней // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах: Мат-лы III междунар. науч. конф. Днепропетровск, 2005б. С. 457-460.

Безель В.С., Куценогий К.П., Мухачева С.В., Савченко Т.И., Чанкина О.В. Химическое загрязнение среды: микроэлементный состав тканей и пищевых рационов мелких млекопитающих различных трофических уровней // Химия в интересах устойчивого развития, 2007, N 1 С. (в печати).

Безель В.С., Куценогий К.П., Мухачева С.В., Савченко Т.И., Чанкина О.В. Микроэлементный состав рационов и тканей мелких млекопитающих различных трофических уровней/ Популяционная экология животных // Мат-лы междунар. конф. «Пробл. попул. экологии» Томск, 2006а. С.270-272.

Безель В.С., Позолотина В.Н., Антонова Е.В., Жуйкова Т.В., Северюхина О.А. Семенное потомство одуванчика в условиях химического и радиационного воздействия /Особь и популяция // Мат-лы IX Всероссийск. популяц. семинара, Уфа, 2006 б. С.293-298.

Бельский Е. А. Изменчивость морфологических характеристик потомства дуплогнезdnиков в градиенте техногенного загрязнения среды обитания // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровне. Мат-лы. конф. Екатеринбург. 1997. С. 24-34.

Бельский Е. А., Степанова З. Л. О влиянии промышленного загрязнения на состояние птенцов лесных дуплогнезdnиков. // Чтения памяти профессора В.В. Станчинского, 1995. Вып. 2. С. 96-100.

Бельский Е. А., Ляхов А. Г. Некоторые особенности реакции населения лесных птиц на выбросы медеплавильного завода // Проблемы общей и прикладной экологии. Мат-лы. молодежной конф. Екатеринбург: «Екатеринбург.» 1996. С. 18-24.

Бельский Е. А., Ляхов А. Г. Реакция населения птиц южной тайги Среднего Урала на техногенное загрязнение среды // Экология. 2003. № 3. С.200-207.

Бельский Е.А., Безель В.С. Птицы // Рассеянные элементы в бореальных лесах/. Под. ред.Исаева С.А. М.: Наука. 2004. С.274-289.

Бельский Е.А., Ляхов А.Г., Поленц Э.А. Население птиц. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург, УИФ. «Наука», 1994. 279 с.

Бельский Е.А., Безель В.С., Поленц Э.А. Ранние стадии гнездового периода птиц-дуплогнезdnиков в условиях техногенного загрязнения // Экология, 1995а.-№1.-С.46-52.

Бельский Е. А., Безель В. С., Ляхов А. Г. Ранние стадии гнездового периода птиц-дуплогнезdnиков в условиях техногенного загрязнения среды // Экология, 1995б, № 2. С.146-152.

Бельский Е.А., Ляхов А.Г., Коровин В.А., Вурдова И.Ф. Сообщества птиц, заселяющих искусственные гнездовья, в градиенте природных и антропогенных факторов на Среднем Урале // Сибир.экологич.журн. 2002., № 4. С.417-423.

Бельский Е.А., Лугаськова Н.В., Карфидова А.А. Репродуктивные показатели мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* Pall. и морфофизиологические характеристики ее птенцов в условиях техногенного загрязнения местообитаний // Экология. 2005, № 3. С. 362-369.

Белоголова Г.А., Матяшенко Г.В., Зарипов Р.Х. Биогеохимическая характеристика природных и техногенных экосистем Южного Прибайкалья // Экология. 2000. № 4. С. 263-269.

Бененсон И.Е., Садыков О.Ф. Концепция и модель популяционной динамики мелких млекопитающих в гетерогенной среде // Журн.общ.биол. 1989. Т.50. №2. С.36-47.

Бернштейн А.Д., Михайлова Т.В., Апекина Н.С. Эффективность метода ловушко-линий для оценки численности и структуры популяций рыжей полевки // Зоол.журн.1995. Т.74, вып.7. С.119-126.

Бессонова В.П. Состояние пыльцы как показатель загрязнения среды тяжелыми металлами // Экология. 1992. № 4. С. 45–50.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи. Популяції.Сообщества. М.: Мир.1989.667 с.

Биоиндикация загрязнений наземных экосистем /Под ред.Шуберта Р. М.:Мир, 1988. 347 с.

Богуславская Л.В., Павлюкова Н.Ф., Сподинец Е.В. Влияние ионов тяжелых металлов на митотическую активность меристемы корня кукурузы (*Zea mays* L.) // Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку: Матли IV Міжнар. наук. конф. «Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку» (Донецк, вересень 2003). Донецьк: ТОВ «Лебідь», 2003. С. 90–91.

Большаков В.Н., Пястолова О.А., Вершинин В.Л. Специфика формирования видовых сообществ животных в техногенных и урбанизированных ландшафтах // Экология. 2001. № 5. С. 343-354.

Болотников А.М., Шураков А.И., Каменский Ю.Н., Добринский Л.Н. Экология раннего онтогенеза птиц. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. 228 с.

Бондарь Л.М., Частоколенко Н.В. Цитологический анализ действия антропогенных факторов на примере популяций растений // Генетические последствия загрязнения окружающей среды мутагенными факторами. М., 1990. С. 52–53.

Брагинский Л.П. Теоретические аспекты проблемы «норма-патология» в водной токсикологии // Теоретические вопросы водной токсикологии. Л. 1981. С.29-40.

Богач Я., Седлачек Ф., Швецова З., Криволюцкий Д.А. Животные — биоиндикаторы промышленных загрязнений // Журн. общ. биол. 1988. Т. 49, № 5. С. 630-635.

Богатырь В.Б. Тез.докл. I Всесоюз. конф. По анатомии растений Ан СССР, Л.: Наука, 1984.

Бутовский Р.О. К вопросу о распределении тяжелых металлов в трофических цепях наземных членистоногих // Агрехимия. 1994. № 5. С. 71-78.

Бутовский Р. О. Устойчивость комплексов почвообитающих членистоногих к антропогенным воздействиям. М.: 2001. 321 с.

Вайцеховская Е. Р. Морфологические и биохимические признаки *Plantago media* L. в связи с антропогенным воздействием (Южное Прибайкалье) // Растительные ресурсы. 1995. Т. 31, вып. 1. С. 75–79.

Ван Стрален Н. М., Донкер М. Х., Покаржевский А. Д. Механизмы адаптации почвенных членистоногих при загрязнении окружающей среды тяжелыми металлами / Биоиндикация радиоактивных загрязнений М.: Наука, 1999. С. 281–297.

Василевич А. И. Статистические методы в геоботанике. М.: Наука, 1969. 232 с.

Васильев А. Г., Васильева И. А., Лукьянов, Лукьянова Л. Е. Сравнение мигрирующих и оседлых особей рыжей полевки по комплексу фенотипических признаков // Экология. 1996. № 5. С. 371–377.

Васильев А. Г., Васильева И. А., Любашевский Н. М и др. Популяционная фенотипика малой лесной мыши (*Apodemus Uralensis* Pall.) в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Вопросы радиац. безопасн., 2003. № 4. С. 14–17.

Васфилов С. П., Махнев А. К. Рост и плодоношение белых берез в условиях воздушного загрязнения // Естественная растительность промышленных и урбанизированных территорий Урала: Сб. науч. тр. Свердловск: УрО РАН, 1990. С. 111–120.

Венгеров П. Д. Эколого-ооморфологическая оценка состояния популяций птиц в трансформированных экосистемах: Автореф. дис....канд. биол. наук. М., 1991. 24 с

Вернадский В. И. Заметки о распределении химических элементов в земной коре. Избр. соч., Т.1, АН СССР. М. Наука. 1954. 401 с.

Вернадский В. И. Живое вещество. М.: Наука, 1978. 358 с.

Вершинин В. Л. Проллиферативная активность эпителия роговицы и особенности морфогенеза сеголеток *Rana arvalis nilss.* в условиях урбанизации // Экология. 2001. № 4. С. 297–302.

Вершинин В. Л. Гемопоз бесхвостых амфибий — специфика адаптациогенеза видов в современных экосистемах // Зоол. журн. 2004, Т. 83, № 11. С. 1367–1374.

Вершинин В. Л., Камкина И. Н. Проллиферативная активность эпителия роговицы и особенности морфогенеза сеголеток *Rana arvalis* в условиях урбанизации // Экология. 2001. № 4. С. 297–302.

Веселкин Д. В. Изменение численности всходов и подроста *Picea obovata* Ledeb. и *Abies sibirica* Ledeb. в темнохвойных южно-таежных лесах в условиях загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного завода (Свердловская область) // Растительные ресурсы. 2004. № 1. С. 28–38.

Виноградов А. П. Основные закономерности в распределении микроэлементов между растениями и средой // Микроэлементы в жизни растений и животных. М.: Наука, 1985. С. 7–20.

Власюк П. А. Биологические элементы в жизнедеятельности растений. Киев: Наук. Думка, 1969. 516 с.

Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова / Б.Н. Норина, В.Т. Ярмишко. Л., 1990. 195 с.

Воробейчик Е. Л. Изменение интенсивности деструкции целлюлозы под воздействием техногенной нагрузки // Экология. 1991. №6. С.73-76.

Воробейчик Е. Л. Изменение мощности лесной подстилки в условиях химического загрязнения // Экология. 1995. № 4. С.278-282.

Воробейчик Е. Л. Изменение пространственной структуры деструкционного процесса в условиях атмосферного загрязнения лесных экосистем //Изв. РАН. Сер.биол. 2002. №3, С.38-379.

Воробейчик Е. Л. Экология импктных регионов: перспективы фундаментальных исследований. // Мат-лы VI Всероссийского популяционного семинара «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии.» Нижний Тагил, 2004. С.36-45.

Воробейчик Е. Л., Хантемирова Е. В. Реакция лесных фитоценозов на техногенное загрязнение: зависимость «доза-эффект» // Экология.1994. № 3. С.31-43.

Воробейчик Е. Л., Позолотина В. Н. Микромасштабное пространственное варьирование фитотоксичности лесной подстилки// Экология. 2003. № 6. С.1-9.

Воробейчик Е. Л., Садыков О. Ф., Фарафонов М. Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: УИФ. «Наука», 1994. 279 с.

Второва В. Н., Маркерт Б. А. Мультиэлементный анализ растений лесных экосистем Восточной Европы // Изв. РАН. Сер. Биол. 1995. № 4. С. 447-454.

Гашев С. Н. Влияние нефтяного загрязнения на фауну и экологию мелких млекопитающих Среднего Приобья: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Свердловск. 1991. 1-26 с.

Гелашвили Д. Б., Чупрунов Е. В., Иудин Д. И. Структурные и биоиндикационные аспекты флуктуирующей асимметрии билатерально-симметричных организмов // Журн.общ.биол. 2004, Т.65, № 5. С.433-441.

Герасимов А. А., Мухачева С. В. // Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1994. С.205.

Гераськин С. А., Дикарев В. Г., Дикарева Н. С., Удалова А. А. Влияние раздельного действия ионизирующего излучения и солей тяжелых металлов на частоту хромосомных aberrаций в листовой меристеме ярового ячменя // Генетика. 1996.. Т. 32. № 2. С.272-278.

Гераськин С. А., Васильев Д. В., Дикарев В. Г., и др. Оценка методами биоиндикации техногенного воздействия на популяции *Pinus Sylvestris* L. в районе предприятий по хранению радиоактивных отходов // Экология, 2005, № 4. С.575-285.

Гилева Э. А. Эколо-генетический мониторинг с помощью грызунов (уральский опыт). Екатеринбург: Изд-во госуральского ун-та. 1997. 106 с.

Гилева Э. А., Большаков В. Н., Ялковская Л. Э. Полевки группы *Microtus arvalis* в зонах экологического неблагополучия: межвидовая гибридизация // Докл.РАН. 2001.Т.381. №6. С.841-843.

Гилева Э.А., Нохрин Д.Ю. // Журн.общ.биол. 2001, Т.62, № 3, С.217–225.

Гилева Э.А., Щупак Е.Л. Хромосомная нестабильность и содержание тяжелых металлов у амфибий из Юганского заповедника // Экология. 2005. № 1. С.73-76.

Гилева Э.А., Полявина О.В., Ялковская Л.Э. Иммунологические характеристики и геномная нестабильность у видов-двойников обыкновенной полевки при различных уровнях антропогенного стресса // Докл.РАН. 2005. 381. Т. 400. № 3 С.419-422.

Гилизов А.С., Катаев Г.Д. Опыт зоиндикации промышленных загрязнений в условиях Кольского Севера // Антропогенные воздействия на природу заповедников. М., 1990. С. 5-25.

Глазко В.И. Генетические последствия чрезвычайных радиационных ситуаций: Тез. докл 3-й Междун.конф. Дубна. 2005. С.31.

Глотов Н.В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология.1983. № 1. С.3-10.

Глотов Н.В., Тараканов В.В. Норма реакции генотипа и взаимодействия генотип-среда в природной популяции // Журн. Общ. биол.1985. Т 56. № 6. С.760-770.

Голубева Е.И., Говорова А.Ф. Механизмы повреждения и адаптации растений при техногенном загрязнении //Иzv.РАН. Сер.географич. 2006. N 1. С.95-100

Гольдшмидт В.М. Сборник статей по геохимии редких элементов. М.,Л.Изд.АН СССР, 1938. 243 с.

Гонгальский К.Б., Криволицкий Д.А. Редкие и рассеянные элементы в почвенных беспозвоночных // Докл. РАН. 2003.Т.389, № 2, С.271-273.

Горюнова Т.А. Тяжелые металлы (Cd, Pb, Cu, Zn) в почвах и растениях юго-западной части Алтайского края // Сиб. Экологич. Журн.. 2001. № 2. С. 181–190.

Григовьев Ю.С., Пахарькова Н.В. Влияние техногенного загрязнения воздушной среды на состояние зимнего покоя сосны обыкновенной // Экология, 2001. №.6. С.471-473.

Гришина Л.И., Самойлова Е.М. Учет биомассы и химический анализ растений. М.: Изд-во МГУ, 1971. 100 с.

Гродзинский М.Д. Эмпирические и формально-статистические методы определения областей допустимых и нормальных состояний// Научные подходы к определению норм нагрузок на ландшафты. М., 1988. С.215-224.

Гродзинский Д.М. Радиобиология растений. Киев: Наук. думка, 1989. 384 с.

Гуленкова М.А., Нехлюдова А.С., Старостенкова М.М., Шафранова Л.М. Учебно-полевая практика по ботанике. Ч. II. М.: Просвещение, 1977. 160 с.

Даскалова А. Сравнительные исследования влияния повышенного уровня свинца и меди в окружающей среде на состояние здоровья фазанов // 6th Int. Trace Elem. Symp. Jena, 1989. V. 5. P. 1582-1589.

Деева Н.М., Мазная Е.А. Структура ценопопуляций кустарничков // Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. Л., 1990.С.116-129.

Добринский Л.Н., Давыдов В.А., Кряжимский Ф.В., Малафеев Ю.М. Функциональные связи мелких млекопитающих с растительностью в луговых биогеоценозах. М.:Наука, 1983. 160 с.

Добровольский В.В. Геохимия микроэлементов. Глобальное рассеяние. М.: Мысль, 1983. 271 с.

Добровольский В.В. Глобальные циклы миграции тяжелых металлов в биосфере //Тяжелые металлы в окружающей среде и охрана природы. М.: Изд-во МГУ, 1988. Ч.1. С. 4-13.

Добровольская Е.В. Особенности содержания рассеянных элементов в оперении птиц разных таксонов //Усп. Сов. Биол.. 2002. Т.122, № 5.,С.489-494.

Довбыш Н.Ф. Тез.докл. I Всесоюз. конф. по анатомии растений АН СССР, Л.: Наука, 1984.

Дольник В.Р. Аллометрия морфологии, функции и энергетики гомойотермных животных и ее физический контроль // Журн. общ. биол. 1982 Т.43, вып. 4. С.435-454.

Дольник В.Р., Постников С. Н. Калорийность объектов питания и пищевые потребности птиц // Энергетика питания и роста животных. Свердловск. УрО АН СССР, 1990. С. 131-140.

Дончев С.И., Стоянов Д.П. Прочуване на орнитофауната в района на СМК «Л.И. Брежнев» и на влиянието на промишленото замърсяване върху нея // Экология (София). 1984. Т. 14. С. 63-72.

Дорошенко А.В. Физиология пыльцы // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1928. Т. 18, вып. 5. С. 217-344.

Европейская рыжая полевка. / Под ред. Башениной Н.В. М.:Наука, 1981. 353 с
Евсеева Т.И., Гераськин С.А., Фролова Н.П., Хромова Е.С. Использование природных популяций *Taraxacum officinale* s.l. для оценки состояния техногенно нарушенных территорий// Экология. 2002. №5. С.393-396.

Ездакова Л.А., Попова А.А. Отзывчивость сельскохозяйственных растений на техногенные загрязнители // Минеральное питание и процессы роста и развития растений: Межвуз. сб. науч. тр. Курск: КГПИ, 1988. С. 59-66.

Елисеева К.Г., Войтович А.М., Плоская М.В., Смаль С.Э. Генетический мониторинг популяций бурых лягушек, обитающих в загрязненных радионуклидами районах Республики Беларусь // Радиационная биология. Радиоэкология. 1996. Т.34. № 6. С.838-846.

Ермакова И.М. Одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Wigg.) / Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М., 1983. С. 66-70.

Ермакова И.М. Одуванчик лекарственный: Номенклатура и систематическое положение // Биологическая флора Московской области. М., 1990. С. 210-269.

Ермакова О.В., Раскоша О.В. Комплексная оценка состояния щитовидной железы полевок-экономок, обитающих на участках с повышенным уровнем естественной радиоактивности// Радиационная биология. Радиоэкология. 2005. № 3. С.351-357.

Ермаков А.И. Изменение структуры населения жужелиц лесных экосистем под действием токсической нагрузки // Экология. 2004. № 6. С. 450-455.

Жигарев И.А. Влияние рекреации на размножение и смертность грызунов в условиях южного Подмосковья // Зоол. журн. 1997 Т.76. № 2. С.212-223.

Жигальский О.А., Бернштейн А.Д. Популяционные факторы регуляции размножения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Докл. АН СССР. 1986 Т.291. № 1. С.250-252.

Жуйкова Т.В. Ценопопуляции *Taraxacum officinale* s.l. в условиях токсического загрязнения среды. Автореф. дис....канд. биол. наук. Екатеринбург, 1999. 26 с.

Жуйкова Т.В., Северюхина О.А. Репродуктивная структура *Taraxacum officinale* s.l. в условиях техногенного загрязнения среды // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии.: Мат-лы конферен. молодых ученых,. Екатеринбург: ИЭРЖ УрО РАН. 2001. Вып. 2. С.79–83.

Жуйкова Т.В., Мордвина Е.С. Трансформация травянистой растительности техногенно нарушенных территорий и оценка ее участия в биогенных циклах химических элементов // Ученые записки НТГСПА. Нижний Тагил, 2003. С. 155–165.

Жуйкова Т.В., Мордвина Е.С. Реакция фитоценозов на антропогенное воздействие // Популяции в пространстве и во времени. Сб. матер. VIII Всероссийского популяц. семинара. Н. Новгород, 2005. С. 101–104.

Жуйкова Т.В., Позолотина В.Н., Безель В.С. // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола: Периодика Мари-эл.1998. Ч.2. С. 161-172.

Жуйкова Т.В., Позолотина В.Н., Безель В.С. Разные стратегии адаптации растений к токсическому загрязнению среды тяжелыми металлами (на примере *Taraxacum officinale* S.L.) // Экология. 1999. № 3. С.1-8.

Жуйкова Т.В., Безель В.С., Позолотина В.Н. Демографическая структура *Taraxacum officinale* s.l. в условиях химического загрязнения среды // Ботан.журн. 2001.Т.86, № 8. С.103-111.

Жуйкова Т.В., Безель В.С. Химическое загрязнение среды: вынос химических элементов фитомассой травянистых растительных сообществ /Особь и популяция //Мат-лы IX Всероссийск. популяц. семинара, Уфа, 2006. С.330-336..

Жуйкова Т.В., Безель В.С., Мордвина Е.С. Химическое загрязнение среды: участие травянистой растительности в биогенных циклах химических элементов // Ученые записки НТГСПА. Нижний Тагил, (2006). С.31-72

Жуйкова Т.В., Безель В.С., Позолотина В.Н., Северюхина О.А. Репродуктивные возможности растений в градиенте химического загрязнения среды // Экология. 2002. № 6. С. 431–436.

Жуйкова Т.В., Мордвина Е.С., Баймашева А.О., Фриз О.А. Фитоиндикация и промышленный регион // Биота горных территорий: история и современное состояние. Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург: «Академ-книга», 2002б. С. 53–65.

Жуйкова Т.В., Мордвина Е.С., Безель В.С., Баймашева А.Ф. Реакция фитоценозов на антропогенное воздействие.//Экология промышленного региона и экологическое образование: Мат-лы Всерос. научн.практ.конф. Нижний Тагил, 2004а. С. 27-32

Жуйкова Т.В., Мордвина Е.С., Безель В.С., Фриш О.А. Участие травянистой растительности в круговороте химических элементов.//Экология промышленного региона и экологическое образование: Мат-лы Всерос. научн.практ.конференции. Нижний Тагил, 2004. С. 32-36.

Жуйкова Т.В., Северюхина О.А., Безель В.С., Прушинская Н.М. Реакция мужского гаметофита *Taraxacum officinale* s.l. на химическое загрязнение среды.// Сиб.экол.журн. 2007б (в печати).

Журавель А.А., Савойский А.Г. Патологическая физиология сельскохозяйственных животных. М.: Сельхозиздат.1985. 230 с.

Зайнуллин В.Г., Таскаев А.И., Башлыкова Л.И., Ракин А.О., Тестов Б.В. Эколого-генетический мониторинг популяций мышевидных грызунов, подвергшихся хроническому облучению // Радиоэкологические исследования в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС. Сыктывкар, 2006. С.34-47.

Залетаев В.С. Концепция экологически дестабилизированной окружающей среды и ее химико-экологические аспекты // Экологическая химия водной среды. М., 1988. С.228-240.

Залетаев В.С. Экологически дестабилизированная среда: Экосистемы аридных зон в изменяющемся гидрологическом режиме. М.: Наука, 1989. 148 с.

Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И. и др. Здоровье среды: методика оценки. Оценка состояния природных популяций по стабильности развития: методологическое руководство для заповедников. М.: Центр экологической политики России. 2000. 66 с.

Захаров В.М., Жданов Н.П., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.Н. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях / Онтогенез. 2001. Т.32, № 6, С.404-421.

Злобин Ю.А. Репродукция у цветковых растений: уровень особей и уровень популяций // Биол. науки. 1989. № 7. С. 77–89.

Злобин Ю.А. Популяционное и ценогическое регулирование репродукции у цветковых растений // Проблемы репродуктивной биологии семенных растений. СПб, 1993. Вып. 8. С. 8–15.

Зырин Н.Г. Распределение и варьирование содержания микроэлементов в почвах Русской равнины // Почвоведение. 1968. №7. С.77-87.

Иванов В.В. Геохимическая экология элементов. Справочник. Книга 1. М.: Недра. 1994. 305 с.

Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежно-го северо-запада СССР. Л: Наука, 1975. 318 с.

Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И.Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Л: Наука, 1985. 318 с..

Ивантер Э.В., Макаров А.А. Территориальная экология землероек-бурозубок (*Insectivora, Sorex*). Петрозаводск: Наука, 2001. 272 с.

Израэль Ю.М., Семенов С.М., Кунина И.М. Комплексный подход к экологическому нормированию загрязнения воздуха // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.— Л.: Гидрометеоиздат, 1988. Т.11, С.10-23.

Израэль Ю.М., Семенов С.М., Кунина И.М. Загрязнение атмосферы регионального и глобального масштабов: оценка последствий воздействия на растительность суши и проблема экологического нормирования // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат. 1989, Т.12, С.10-18.

Ильенко А.И., Крапивко Т. П. Экология животных в радиационном биогеоценозе/ Под ред. Соколова В.Е. М.: Наука, 1989. 222с.

Ильин В.Б. Тяжелые металлы в системе почва–растение. Новосибирск: Наука, 1991. 151 с.

Илькун Г.М. Загрязнители атмосферы и растений. Киев: Наук.думка, 1978. 246 с.

Исаев С. И., Покаржевский А. Д. Рост и половое размножение лесных мышей при повышенном содержании Sr-90 в биоценозе // Экология. 1978. № 3. С.64-68.

Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях М.: Мир, 1989. 430с.

Кабата-Пендиас А. Фитоиндикация как инструмент для изучения окружающей среды // Сиб. экологич. журн., 2001. № 2. С 125–130.

Казанцев И. П. Плодовитость и эмбриональная смертность в территориальных группировках трех видов грызунов // Микроэволюция. Казань, 1981. Вып.1. С.80-164.

Калинкина Н. М. Эволюционный и эколого-токсикологический подход к изучению состояния водоемов в условиях антропогенного воздействия // Карелия и РФФИ.: Научная конференция, посвященная 10-летию РФФИ. Петрозаводск, 2002.С.22-23.

Калинкина Н. М. Экологические факторы формирования толерантности планктонных ракообразных к минеральному загрязнению (на примере водоемов северной Карелии) // Автореф. дис. докт.биол.наук. Петрозаводск, 2003. 47с.

Кальченко В. А., Калабушкин Б. А., Рубинович А. В. // Генетика. 1991. Т.27. № 4. С.66-684.

Карасева М. А. Влияние атмосферного загрязнения на семеношение лиственницы сибирской // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. Ч. 2. С. 160–161.

Катаев Г. Д. Мелкие млекопитающие как индикаторы состояния окружающей среды на Кольском полуострове // Мониторинг фонового загрязнения природных сред. Л.:Гидромедиздат, 1989. Вып. 5. С.223-225.

Катаев Г. Д. Оценка состояния сообщества млекопитающих северо-таежных экосистем в окрестностях предприятия по производству никеля // Экология. 2005. № 6.С.460-465.

Кацнельсон Б. А., Безель В. С. О путях интеграции гигиенического и экологического нормирования (по поводу статьи М.Г.Шандалы и соавторов) // Гиг. и сан.1994, № 2. С.56-58.

Кацнельсон Б. А., Безель В. С. Гигиенические идеи Н.В.Лазарева и современные проблемы взаимодействия человека и биосферы // Гиг. и сан.1995, № 25. С.14-17.

Кайгородова С. Ю., Воробейчик Е. Л. Трансформация некоторых свойств серых лесных почв под действием выбросов медеплавильного комбината. // Экология. 1996. № 3. С.187-193.

Киреева Н. А., Мифтахова А. М., Кузяхметов Г. Г. Рост и развитие сорных растений в условиях техногенного загрязнения почвы // Вестн. Башкирского ун-та. 2001. № 1. С. 32–34.

Киселева И. С., Трубина М. Р., Михалевская Е. В. Адаптация фотосинтетического аппарата растений *Crepis tectorum* L. к длительному аэротехногенному загрязнению фторидами//Актуальные вопросы экологической физиологии растений в XXI веке: Тез.докл. междуна. Конф. Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН, 2001. С.245-246.

Клепикова Е. А., Безель В. С., Гаршис Г. И. Реакция эпидермального комплекса *Betula verrucosa* и *Plantago maior* на токсическое загрязнение среды // Сиб. Экологич. журн. 2002, №1. С.67-70.

Ковда В.А., Золотарева Б.Н., Скрипченко И.И. О биологической реакции растений на тяжелые металлы в среде // Докл. АН СССР. 1979. Т. 247, № 3. С. 766–768.

Ковальский В.В. Геохимическая экология. М.: Наука, 1974. 298 с.

Фирсова В.П., Павлова Т.С., Тотищев В.В., Прокопович Е.В. Сравнительное изучение содержания тяжелых металлов в лесных, луговых и пахотных почвах лесостепного Зауралья // Экология. 1997. № 2. С.96–101.

Ковальчук Л.А., Сатонкина О.А., Тарханова А.Э. Тяжелые металлы в окружающей среде Среднего Урала и их влияние на организм // Экология. 2002. № 5. С.358–361.

Козлов М.В. Мнимые повторности (Pseudoreplication) в экологических исследованиях: проблема не замеченная российскими учеными // Журн.общ.биол. 2003. Т.64. №4. С.292–307.

Козубов Г.М., Таскаев А.И. Радиобиологические и радиоэкологические исследования лесных растений / РАН. УрО. КНЦ. Институт биологии.СПб.: Наука: 1994. 255 с.

Комалетдинова Э.М., Лянгузова И.В. Жизнеспособность семян трех видов р. *Vaccinium* в условиях промышленного загрязнения // Экологическая ботаника: наука, образование, прикладные аспекты. Тез. докл. Междунар. науч. конф.: Сыктывкар, 2002. С. 135–136.

Комплексная экологическая оценка техногенного воздействия на экосистемы южной тайги /А.М. Степанов, Р.Р. Кабиров, Т.В. Черненькова и др. М.: ЦЕПЛ, 1992. 246 с.

Копчик С.В., Копчик Г.Н., Меряшкина Л.В. Ординация растительных сообществ лесных биогеоценозов Кольского севера в условиях атмосферного загрязнения // Экология. 2004. № 3. С. 190–199.

Корольков А.А., Петленко В.П. Философские проблемы теории нормы в биологии и медицине. М.: Медицина, 1977, 393 с.

Коросов А.В., Павлов Б.К. Изменение генотипической структуры популяций при продолжительном давлении антропогенных факторов // Долгосрочное прогнозирование состояния экосистем. Новосибирск, 1988. С. 220–225.

Коршиков И.И. Адаптация растений к условиям техногенно загрязненной среды. Киев: Наук. думка, 1996. 238 с.

Кошелев Б.В. Экология размножения рыб. М.: Наука, 1984. 307с.

Крашанинина Ю.В., Чибиряк М.В., Шалагина Е.А. Сравнение биоразнообразия и видовой структуры грызунов, обитающих в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология: от генов до экосистем: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Академкнига, 2005. С130–134.

Криволицкий Д.А. Радиоэкология сообществ наземных животных. М.: Энергоатомиздат, 1983. 88 с.

Криволицкий Д.А. Динамика биоразнообразия и экосистем в условиях радиоактивного загрязнения // Докл. РАН. 1996. Т.347. № 4. С. 567–569.

Криволицкий Д.А., Покаржевский А.Д. Роль почвенных животных биогенной миграции кальция и стронция-90// Журн.общ.биол.1974.Т.35. № 2. С. 263–269.

Криволицкий Д.А., Покаржевский А.Д. Микробное звено в трофических цепях // Экология. 1988. № 5. С.10–20.

Криволюцкий Д.А., Усачев В.Л., Рябцев И.А., Тарасов О.В. Миграция радионуклидов глобальных выпадений в трофических цепях биогеоценозов аридных зон // Журн. Общ. Биол. 1989. Т. 50, № 5. С. 595-605.

Критерии санитарно-гигиенического состояния окружающей среды. I. Ртуть. М., Женева.:ВОЗ, 1979. 149 с.

Кудяшева А.Г., Шишкина Л.Н., Шевченко О.Г., Башлыкова Л.А., Загорская Н.Г. Биологические эффекты радиоактивного загрязнения в популяциях мышевидных грызунов. Екатеринбург: Коми научн. центр. УрО РАН, 2004. 214 с.

Кудяшева А.Г., Шишкина Л.Н., Загорская Н.Г., Таскаев А.И. Воздействие радиоактивного загрязнения в зоне аварии на Чернобыльской АЭС на регуляцию метаболизма в тканях мышевидных грызунов. //Радиоэкологические исследования в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС. Сыктывкар, 2006. С.5-33

Кузнецов Г.В., Михайлин А.П. Особенности питания и динамики численности рыжей полевки в условиях широколиственного леса // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука. 1985. С.127-156.

Куликова И.Л. Население и экологические особенности мелких млекопитающих техногенных территорий: Автореф. дис.... канд. биол. наук, Свердловск, 1982. 21с.

Кухтина Е.Н., Храпова Н.Г., Бурлакова Е.Б. Особенности антиокислительного действия токоферолов как природных антиоксидантов // Докл. АН СССР. 1983. Т. 272, № 13. С. 729-732.

Лапердина Т.Г. Определение ртути в природных водах.. М.: Наука. 2000, 222 с.

Лебедева Н.В., Рябцев И.А., Белоглазов М.В. Популяционная радиоэкология птиц // Успехи совр.биол.1996. №4. С.432-446.

Лебедева Н.В. Накопление тяжелых металлов птицами на юго-западе России // Экология. 1997. №1. С. 45-50.

Лебедева Н.В. Экотоксикология и биогеохимия географических популяций птиц. М.: Наука, 1999. 199 с.

Лебедева Н.В., Соколов В.Е. Микроэлементы в птицах и млекопитающих Эфиопии // Аридные системы, 1999.Т.5. № 10. с.36-42.

Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений (Обзор проблемы). М.: Наука, 1981. 96 с.

Левин С.В., Гузев В.С., Асеева И.В., Бабьева И.П. Тяжелые металлы как фактор антропогенного воздействия на почвенную микробиоту / Микроорганизмы и охрана почв. М.: Наука,1989. С.5-46.

Леменевский Д.А. Соединения металлов в живой природе // СОЖ. 1997. Вып.9. с.48-53.

Липская Г.А. Тез.докл. I Всесоюз. конф. По анатомии растений Ан СССР, Л.: Наука, 1984.

Литвинчук Н.К. Некоторые данные по накоплению тяжелых металлов в организмах азиатской мыши // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. Пушино, 1984.С.117-118.

Лугаськова Н.В., Карфидова А.А., Бельский Е.А. Гематологические характеристики мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) в условиях промышленного загрязнения // Сиб.эколог.журн. 2005, № 3. С.505-514.

Лукьянов О.А. Оценка демографических параметров популяций мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. 1988. № 1. С.47-55.

Лукьянов О.А. Изучение плотности оседлых и потока мигрирующих особей в популяциях мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. 1991. №6. С. 36-47.

Лукьянов О.А. Экологические связи расселения в популяциях мелких млекопитающих // Журн.общ.биол.1999 Т.60. №2. С.162-174.

Лукьянов О.А., Лукьянова Л.Е. Миграционная активность рыжей полевки в пессимальных и оптимальных местообитаниях. // Экология. 1996. № 3. С. 206-208.

Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А. Методы оценки состояния популяций мелких млекопитающих в условиях техногенного загрязнения. // Биоиндикация наземных экосистем. Свердловск: УрО РАН, 1990. С.50-55.

Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А. Особенности демографической структуры населения рыжей полевки в условиях техногенного воздействия // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург: УрО РАН, 1992. С.66-77.

Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А. Реакция сообществ и популяций мелких млекопитающих на техногенное воздействие. 1. Популяции // Усп. совр.биол. 1998. Т.118, Вып.6. С.693-706.

Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А. Экологически дестабилизированная среда: влияние на население мелких млекопитающих // Экология. 2004. № 3, С.210-217.

Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А., Пястолова О.А. Трансформация сообществ мелких млекопитающих под воздействием техногенных факторов // Экология, 1994. № 3, С. 69-76.

Лукьянова Л.Е., Пястолова О.А., Лукьянов О.А., Мищенко Н.В. Изучение популяций мелких млекопитающих в условиях техногенного воздействия // Экология. 1990. № 2. С.53.

Лянгузова И.В., Мазная Е.А. Влияние атмосферного загрязнения на репродуктивную способность дикорастущих ягодных кустарничков сосновых лесов Кольского полуострова // Растительные ресурсы. 1996. Т.32, № 4. С. 14 – 22.

Лянгузова И.В., Комалетдинова Э.М. Влияние загрязнения почвы никелем и медью на всхожесть семян и развитие всходов трех видов *P. vaccinium*. L в условиях вегетационного опыта // Растительные ресурсы. 2003. № 3. С. 88–98.

Лысенко Е.А., Кальченко В.А., Шевченко В.А. // Радиационная биология. Радиоэкология. 1999. Т.36. № 6. С.623-629.

Лысенко Е.А., Абрамов В.И., Шевченко В.А. // Генетика. 2000. Т.39. №9. С.1241-1250.

Майр Э. Экологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.

Малева М. Г, Некрасова Г.Ф., Безель В.С. Реакция гидрофитов на загрязнение среды тяжелыми металлами // Экология. 2004. № 4. С.266-272

Мамаев С. А., Шкарлет О. Д. Влияние промышленных загрязнений на репродуктивный процесс у сосны обыкновенной // Растения и промышленная среда. Киев: Наук. думка, 1971. С. 63–65.

Мамина В. П. Оценка цитофизиологического состояния семенников мелких млекопитающих, обитающих в условиях повышенного радиационного фона / Радиационная биология. Радиоэкология. 2005. Т.45, № 1. С.91-95.

Мамина В. П., Жигальский О. А. Морфофункциональные особенности семенников мелких млекопитающих при разных уровнях плотности популяции // Усп.совр.биол. 2004. Т.124. №.5. С.507-512.

Мартыненко В. А. Синантропная флора подзоны средней тайги европейского северо-востока // Ботан. журн. 1994. Т. 79, № 8. С. 77–81.

Махнев А. К., Трубина М. Р., Прямоносова С. А. Лесная растительность в окрестностях предприятий цветной металлургии // Естественная растительность промышленных и урбанизированных территорий Урала. Свердловск. УрО АН СССР, 1990. С. 3–40.

Медведев Н. В. Птицы и млекопитающие Карелии как биоиндикаторы химических загрязнений. Петрозаводск. 1998. 135 с.

Меерсон Ф. З. Адаптация, стресс и профилактика. М.: Наука, 1981. 278 с.

Межжерин В. А. Специфика экологического мониторинга // Экология, 1996, № 2. с. 83-88.

Меншиков С. Л., Ившин А. П. Закономерности трансформации предтундровых и таежных лесов в условиях аэротехногенного загрязнения / Екатеринбург УрО РАН. 2006. 293 с.

Методические рекомендации по проведению полевых и лабораторных исследований почв и растений при контроле загрязнения окружающей среды металлами. М.: Гидрометеоздат, 1981. 109 с.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломец А. И. Современная наука о растительности. М.: «Логос». 2000. 264 с.

Михайлова И. Н., Воробейчик Е. Л. Размерная возрастная структура популяций эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* (L) Nyl. в условиях атмосферного загрязнения // Экология. 1999. № 2, С.130-137.

Михайлова Т. И., Бережная Н. С., Игнатьева О. В и др. Влияние промышленных выбросов на ассимиляционный аппарат и фотосинтез в сосновых насаждениях Восточной Сибири // Успехи совр. Биол. 2006. Т.126, №. 2. С.213-224.

Михайлова Т. А., Бережная Н. С., Игнатьева О. В. Элементный состав хвои и морфофизиологические параметры сосны обыкновенной в условиях техногенного загрязнения /Иркутск. 2006. 134 с.

Михайленко В. Г. Неоднозначность резистентности организмов // Усп.совр.биол, 2002. Т.122, № 4. С.334-341.

Михеева Е. В., Жигальский О. А., Мамина В. П. Тяжелые металлы в системе почва-растение-животное в районе естественной геохимической аномалии // Экология. 2002. № 4. С.318-320.

Михеева Е. В., Байтиминова Е. А. Механизмы адаптации рыжей полевки к экстремальным геохимическим условиям // Экология: от генов до экосистем /Маг-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Академкнига, 2005. С.167-170.

Михеева Е. В., Жигальский О. А., Мамина В. П., Байтимова Е. А. Адаптация европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* S.) к условиям природной биогеохимической провинции с избыточным содержанием никеля, кобальта и хрома // Журн. общ. биол. 2006. Т. 67 №3. С.212-221.

Мотузова Г. В. Уровни и природа варьирования содержаний микроэлементов в почвах лесных биогеоценозов. // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. СПб., 1992. Т.14. С.57-68.

Мордвина Е. С., Жуйкова Т. В. Сообщества травянистой растительности в условиях химического загрязнения среды // Мат-лы конф. молодых ученых. Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты. Екатеринбург: Академ книга, 2004. С.146-149.

Мухачева С. В. Исследования репродукции рыжей полевки в градиенте техногенных факторов // Проблемы общей и прикладной экологии. Екатеринбург, 1996б. С.147-152.

Мухачева С. В. Экотоксикологические особенности и структура населения мелких млекопитающих в условиях техногенного загрязнения. Автореф. дис. канд. биол. наук. Екатеринбург, 1996а. 26 с.

Мухачева С. В. Морфологические особенности населения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Shreber, 1780) в градиенте техногенного загрязнения среды обитания // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровнях. Мат-лы конф. Екатеринбург, 1997. С.142-153.

Мухачева С. В. Поллютанты в рационах мелких млекопитающих, обитающих в градиенте техногенного загрязнения среды // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Мат-лы. конф. Екатеринбург, 1998. С.193-198.

Мухачева С. В. Воспроизводство населения рыжей полевки, *Clethrionomys glareolus* (Rodentia, Cricetidae), в градиенте техногенного загрязнения среды обитания // Зоол. журн. 2001. Т.80. № 12. С.1509-1517.

Мухачева С. В. Экотоксикологические аспекты питания мелких млекопитающих в градиенте техногенного загрязнения среды // Сибирская зоол. конференция. Всерос. конф. Новосибирск. 2004а. С.293-294.

Мухачева С. В. Экотоксикологические аспекты эмбрионального развития рыжей полевки в градиенте техногенных факторов // Научные чтения памяти проф. В. В. Станчинского. Смоленск.: СГПУ, 2004б. С.436-440.

Мухачева С. В. Особенности питания рыжей полевки в условиях техногенного загрязнения среды обитания // Сиб. экол. жур. 2005. № 3. С.85-89

Мухачева С. В., Суркова Т. Ю. Процессы воспроизводства в популяции рыжей полевки в условиях техногенного загрязнения. Механизмы поддержания биологического разнообразия. / Мат-лы. конф. Екатеринбург, 1995. С.112-113.

Мухачева С. В., Безель В. С. Уровни токсических элементов и функциональная структура популяций мелких млекопитающих в условиях техногенного загрязнения. // Экология. 1995. № 3. С. 237-240.

Мухачева С. В., Лукьянов О. А. Миграционная подвижность населения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Shreber, 1780) в градиенте техногенных факторов // Экология. 1997. № 1. С.34-39.

Мухачева С. В., Безель В. С. Участие мелких млекопитающих в биогеохимических циклах на химически загрязненных территориях // Докл. III Меж-

дународной научно-практической конф. Тяжелые металлы, радионуклиды и элементы-биофилы в окружающей среде: Семипалатинск-Казахстан. 2004. Т.2.. С.75-78.

Мухачева С.В., Тарахтий Э.А. К оценке состояния неполовозрелых особей рыжей полевки в градиенте химического загрязнения среды // Экология промышленного региона и экологическое образование: Мат-лы Всероссийской научн.-практ.конф.. Нижний Тагил, 2004. С.147-153.

Мухачева С.В., Безель В.С. Роль мелких млекопитающих в формировании биогенных циклов химических элементов в наземных экосистемах // Биоразнообразии и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах: III Междунар. науч. конф.. Днепропетровск, 2005.С.488-490.

Мухачева С.В., Давыдова Ю.А. Состояние семенников рыжей полевки в условиях химического загрязнения среды обитания // Усп. совр. естествознания. 2006. № 2. С.65-66.

Мухачева С.В., Безель В.С. Влияние химического загрязнения среды на уровень репродуктивных потерь в ранний постнатальный период (на примере рыжей полевки) /Особь и популяция //Мат-лы IX Всероссийск. популяц. семинара, Уфа, 2006 а. С.390-395.

Мухачева С.В., Безель В.С. Химическое загрязнение среды: тяжелые металлы в пищевых рационах мелких млекопитающих // Зоол. жур. 2007, т.86 (в печати).

Мянд Р. Внутрипопуляционная изменчивость птичьих яиц.Таллинн: Валгус, 1988. 195 с.

Наумов Н.П. Географическая изменчивость динамики численности и эволюция // Журн. общ. биол. 1945. Т.6. № 1. С.36-52.

Наумова Е.И., Нестерова Н.Г., Жарова Г.К. и др. Нарушение пищеварительных функций эндосимбионтов у красных полевок, обитающих на территории нефтегазовых разработок в Западной Сибири // Тез. докл. VI съезда. Териол. о-ва. М., 1999. С.173.

Некрасова Л.С. Связь гибели личинок кровососущих комаров в хлорофосе с их биологической неоднородностью // Экология. 1989.. № 4. С.39-46.

Николаева М.Г., Лянгузова И.В., Поздова Л.М. Биология семян. СПб, 1999. 232 с.

Николаевский В.С. Биологические основы газоустойчивости растений. Новосибирск: Наука, 1979. 278с.

Нижников А.И., Агапов М.Т., Дикая Е.Я. и др. Некоторые параметры обмена Рb-210 в организме коренных жителей Крайнего Севера // Радиационная гигиена. 1980. № 4. С.29-36..

Непомнящих Г.И., Айдагулова С.В., Непомнящих Л.М. / Бюл. эксперим. биол. и мед. 1996. Т. 122, № 12. С.682-686

Носова Л.И. О семенной продуктивности *Artemisia rhodantha* Rupr. На Восточном Памире // Природные условия и реконструкция растительности Памира. Душанбе, 1970. С. 107–121.

Носова Л.И. Всхожесть семян разновозрастных особей *Cypsophila captuliflora* Rupr. (CaryophyllaceaeП) // Ботан. журн. 1979. Т. 64, № 7. С. 1025-1030.

Носова Л.И. Репродукция семян в ценопопуляциях подушковидных растений Памира // Ботанический журнал. 1983. Т. 68, № 10. С. 1306–1317.

Общая токсикология / Под ред. Курляндского Б.А., Филова В.А. М.:Медицина, 2002. 606 с.

Огинова И. А., Клепач Т. И., Матюха Л. А. Состояние пыльцы как показатель устойчивости кукурузы к гербицидному стрессу // Проблемы устойчивости биологических систем. Харьков, 1990. С. 105.

Оленев Г. В. Популяционные механизмы приспособлений к экстремальным факторам среды (на примере рыжей полевки). Журн. общ. биол., № 4, М. 1981, С. 506-511.

Оленев Г. В., Григоркина Е. Б. Функциональная структурированность популяций мелких млекопитающих (радиобиологический аспект). // Экология, 1998, № 6. С. 447-451.

Оленев Г. В. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. 2002. № 5. С. 341-350.

Осколков В. А. Состояние репродуктивного процесса сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения лесов верхнего Приангарья: Автореф. дис... канд. биол. наук. Красноярск, 1998 б. 23 с.

Осколков В. А. Качество пыльцы сосны обыкновенной в древостоях Приангарья, отличающихся по уровню загрязнения // Лесоведение. 1998а. № 2. С. 16-21.

Остроумов С. А. Введение в биохимическую экологию. М.: Изд-во. МГУ, 1986. 176 с.

Остроумов С. А. Некоторые подходы к системе критериев экологической опасности антропогенных воздействий на организмы и экосистемы // Сиб. Экол. журн. 2003, № 2. С. 247-253.

Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука, 1994. 525с.

Ориентировочные допустимые концентрации тяжелых металлов и мышьяка в почвах // Токсикологич. Вест. 1995. № 2. С. 38.

Паевский В. А. Смертность и регуляция плотности в популяциях большой синицы *Parus major*: обзор // Экология. 2006. № 3. С. 199-207.

Панов Е. Н. Поведение животных и эволюционная структура популяций. М.: Наука, 1983, 423 с.

Пасынкова М. В. Влияние дымогазовых выбросов предприятий цветной металлургии на окружающую среду // Растения и промышленная среда. Свердловск: УрГУ, 1979. Вып. 6. С. 5-22.

Пашнина И. А., Синева Н. В. Физиологические особенности обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) из радиационной среды. // Биота горных территорий: история и современное состояние. Мат-лы конф. Екатеринбург. 2002. С. 137-141.

Плескач А. С., Злотникова О. В. Качество семян *Malus pallasiana* JUS. из разных промышленных зон // Экологическая ботаника: наука, образование, прикладные аспекты. Тез. докл. Сыктывкар, 2002. С. 194-195.

Поддубная-Арнольди В. А. Цитозембриология покрытосеменных растений. М: Наука, 1976. 508 с.

Позолотина В. Н. Отдаленные последствия действия радиации на растения. Екатеринбург: Академкнига. 2003. 243 с.

Позолотина В. Н., Безель В. С., Жуйкова Т. В. Механизмы адаптации к техногенному стрессу в ценопопуляциях растений // Докл. РАН, 2000. Т. 371. № 4, С. 565-568.

Позолотина В.Н., Антонова Е.В., Безель В.С., Жуйкова Т.В., Северюхина О.А. Пути адаптации ценопопуляций одуванчика лекарственного к длительному химическому и радиационному воздействию // Экология. 2006, а, №.6. С.1-7.

Позолотина В.Н., Безель В.С., Антонова Е.В., Жуйкова Т.В., Северюхина О.А. Ценопопуляции одуванчика лекарственного в условиях длительного радиационного и химического воздействия / Биологические эффекты малых доз радиации и радиоактивное загрязнение. Межд. конф. БИЛРАД-2006. Сыктывкар, 2006, б. С.166-167.

Покаржевский А.Д., Исаев С.И. Миграция кальция в популяциях наземных животных // Экология. 1977. № 4. С. 47-50.

Покаржевский А.Д. Геохимическая экология наземных животных. М.: Наука, 1985. 298 с.

Покаржевский А.Д., Ван Страален Н.М., Филимонова Ж.В., Зайцев А.С., Бутовский Р.О. Трофическая структура экосистем и экотоксикология почвенных организмов // Экология. 2000. № 3. С. 211-218.

Покаржевский А.Д., Филимонова Ж.В., Горячев О.А. Продолжительность жизненного цикла как фактор, влияющий на видовые различия чувствительности энхитреид к токсикантам // Докл. РАН, 2003. № 3. С.427-429.

Поленц Э.А., Бельский Е.А. О влиянии техногенного загрязнения на репродуктивные показатели птиц // Очерки по экологической диагностике. — Свердловск, 1991. С. 68-74.

Пормеранцева М.Д., Рамайя Л.К., Рубанович А.В., Шевченко В.А. Генетические последствия повышенного радиационного фона у мышевидных грызунов // Радиационная биология. Радиоэкология. 2006, Т.46, № 3. С.279-286.

Попова О.Н., Таскаев А.И., Фролова Н.П. Генетическая стабильность и изменчивость семян в популяциях травянистых фитоценозов в районе аварии на Чернобыльской АЭС. СПб.: Наука, 1992. 144 с.

Популяционная экология. яблика. Л.: Наука, 1982. 299 с.

Потапов Р.Л. Птицы СССР. Курообразные, журавлеобразные. Л.: Наука. 1987. С 7-260.

Пузаченко Ю.Г. Проблемы устойчивости и нормирования // Структурно-функциональная организация и устойчивости биологических систем. Днепропетровск, 1990. С.122-147.

Пушкарь И.Г., Борисова Т.А., Воронова Л.Д., Денисова А.В. Загрязнение кадмием фауны экосистем (по мировым данным) // Мониторинг фонового загрязнения природных сред. Л., 1991. Вып. 7. С. 100-111.

Пястолова О.А., Некрасова Л.С., Вершинин В.Л. и др. // Проблемы экологического мониторинга и математического моделирования экосистем. Л.: Гидрометиздат: 1989. Т.12. С. 220-227.

Радиация. Доза, эффекты, риск. М.: Мир. 1988. 78 с.

Растения в экстремальных условиях минерального питания: Эколого-физиологические исследования / Под ред. Школьника М.Я., Алексеевой-Поповой Н.В. Л.: Наука, 1983. 176 с.

Раменский Л.Г. Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 471 с.

Рассеянные элементы в бореальных лесах. под ред Исаева А.С.. М.: Наука, 2004. 409 с.

Роботнов Т. А. Жизненный цикл травянистых многолетних растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер.3. Геоботаника, 1950. №6. С.7-204.

Рождественская А. С. Размножение европейской рыжей полевки при загрязнении среды радиоцезием в Белоруссии / Биоиндикация радиоактивных загрязнений М.: Наука. 1999. С.226-231

Романенко В. Д. Печень и регуляция межуточного обмена. Киев: Наук. думка, 1978. 184 с.

Савинов А. Б. Анализ фенотипической изменчивости одуванчика лекарственного *Taraxacum officinale* (Wigg.) из биотопов с разными уровнями техногенного загрязнения // Экология. 1998. № 5. С. 362-365.

Сацыперова И. Ф. Основные аспекты и методы изучения репродуктивной биологии травянистых растений при их интродукции // Проблемы репродуктивной биологии семенных растений. СПб., 1993. Вып. 8. С. 25–35.

Северюхина О. А., Жуйкова Т. В. Реакция генеративной сферы *Taraxacum officinale* s.l. на действие факторов окружающей среды // Биота горных территорий: история и современное состояние: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2002. С. 189–193.

Северюхина О. А., Жуйкова Т. В. Состояние пыльцы апомиктичного вида *Taraxacum officinale* s.l. в условиях химического загрязнения // Актуальные проблемы биологии и экологии: Мат-лы докл. 10-ой молод. научн конф. Сыктывкар, 2003. С. 191–192.

Северюхина О. А., Жуйкова Т. В., Гилимшина Л. Л. Устойчивость природных ценопопуляций в условиях загрязнения среды тяжелыми металлами (на примере семенного потомства *Taraxacum officinale* s.l.) // Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку: Мат-ли IV Міжнар. наук. конф. Донецьк: ТОВ «Лебідь», 2003. С. 147–150.

Северюхина О. А. Особенности прорастания семян и развития проростков *Taraxacum officinale* s.l. из популяций техногенно загрязненных территорий / / Актуальные проблемы ботаники и экологии: Мат-лы конф. молодых ученых-ботаников Украины Одесса, 2003. С. 89–90.

Северюхина О. А., Жуйкова Т. В. Особенности репродуктивной биологии *Taraxacum officinale* s.l. в разные вегетационные сезоны в градиенте химического загрязнения// Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты: Мат-лы конф. молодых ученых.Екатеринбург, 2004. С.225-231.

Северцева Е. А. Адаптивные процессы и изменчивость эмбриогенеза бесхвостых амфибий в городских популяциях: Автореф. дис.....канд.биол.наук. М.:МГУ, 2002. 22с.

Семенюк О. В., Семенюк Н. В. Геохимическая характеристика некоторых компонент луговой степи Центрально-Черноземного биосферного заповедника // Мониторинг окружающей природной среды. М.: Гидрометиздат, 1986. С.4-8.

Семериков Л. Ф. Популяционная структура древесных растений: на примере видов дуба европейской части СССР и Кавказа. М.: Наука, 1986. 140 с.

Семериков Л. Ф., Завьялова Н. С. Влияние нефтяных загрязнений на изменчивость популяций канареечника тростниковидного // Экология. 1990. № 2. С.31-34.

Сизов И.И., Черненкова Т.В. Опыт проращивания семян сосны и ели на почвах разной загрязненности // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду: Тез. докл. Пушино, 1984. С. 179–181.

Склонная Л.У., Ругузова А.И. Влияние экологических факторов на формирование пыльцевых зерен у видов рода *Cedrus* // Экологическая ботаника: наука, образование, прикладные аспекты: Тез. докл. Междунар. науч. конф. Сыктывкар, 2002. С. 213–214.

Слепян Э.И. Пороки развития растений как тест в мониторинге загрязнения окружающей среды // Комплексный глобальный мониторинг загрязнения окружающей природной среды. Л.: Гидрометеоиздат, 1980. С.367-369.

Смирнова Р.С., Ревич Б.А. Система геохимических показателей для оценки состояния окружающей среды при разработке территориальных комплексных схем охраны природы городов // Биогеохимические методы при изучении окружающей среды. М., 1989. С.117-130.

Сорнер С. Химия ракетного топлива, М.: Химия 1969, 488 с.

Ставрова Н.И. Влияние атмосферного загрязнения на возобновление хвойных пород // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л.: Наука, 1990б. С. 121–144.

Ставрова Н.И. Репродуктивная деятельность сосны обыкновенной как критерий устойчивости экосистем сосновых лесов в зонах промышленного загрязнения // Проблемы устойчивости биологических систем. Харьков, 1990 а. С. 159–161.

Стволинская Н.С. Жизнеспособность *Taraxacum officinale* Wigg. в популяциях города Москвы в связи с автотранспортным загрязнением // Экология. 2000. № 2. С. 147–150.

Степанова З.Л., Лемешева С.А. Влияние техногенного загрязнения среды на содержание витаминов А,Е и перекисного окисления липидов в печени мухоловки-пеструшки. // Экология. 1993. № 6. С. 77-79.

Сукачев В.Н. Избранные труды. Л.: Наука. 1972. Т.1. 417 с.

Сысо А.И., Бокова Т.И. Влияние доз свинца, кадмия и детоксиканта на урожай и химический состав овса и люцерны // Тяжелые металлы, радионуклиды и элементы-биофилы в окружающей среде: Докл. II Междунар. научно-практич. конф.. Семипалатинск, 2002. С. 126–130.

Сыщиков Д.В. Определение степени устойчивости проростков сои к солям кадмия и никеля по показателю корневого индекса // Экологическая ботаника: наука, образование, прикладные аспекты. Междунар. науч. конф.: Тез. докл. Сыктывкар: Изд-во Сыкт. ун-та, 2002. Т.2. С. 224–225.

Тестов Б.В. Влияние радиоактивного загрязнения на популяции мышевидных грызунов: Автореф. дисс....докт. биол.наук. Екатеринбург. 1993. 35 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В. Биосфера и человечество / Научн.труды Обнинского отд.географич.общества СССР, Обнинск. 1968, Сб.1, ч.1, с.3-12.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 301 с.

Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.

Третьякова А.С., Мухин В. А. Синантропная флора Среднего Урала. Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. 148 с.

Третьякова И.Н., Носкова Н.Е. Пыльца сосны обыкновенной в условиях экологического стресса // Экология. 2004. № 1. С. 26–33.

Трубина М. Р. Эколого-генетическая структура изменчивости в популяциях скерды кровельной (*Crepis tectorum* L.) // Экология. 2001. № 1. С. 38–43.

Трубина М. Р. Внутрипопуляционная дифференциация скерды кровельной (*Crepis tectorum* L.) по скорости роста розетки и темпам развития особей. Эффект последствия длительного стресса // Экология. 2005. № 4. С. 243-251.

Трубина М. Р., Махнев А. К. Возрастная структура популяций травянистых растений в условиях стресса: (на примере *Crepis tectorum* L.) // Экология. 1999. № 2. С. 116-120.

Ульянова Е. В., Позолотина В. Н. Изменчивость ферментных систем в ценопопуляциях одуванчика лекарственного из зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа // Радиационная биология. Радиоэкология. 2004. Т. 44, № 5. С. 579-584.

Ульянова Е. В., Позолотина В. Н., Сарапульцев И. Е. Эколого-генетическая характеристика ценопопуляций *Taraxacum officinale* s.l. из пойменных экосистем р. Течи // Экология. 2004. № 5. С. 349-357.

Уинер Д. Трехсотлетняя война — хроника экологического бедствия. М.: Мир, 1975. 189 с.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7-34.

Юдакин В. А., Вартапетов Л. Г., Козин В. Г. Изменения населения наземных позвоночных при освоении нефтяных и газовых месторождений на севере Западной Сибири // Сиб. экол. журн. 1996. № 6. С. 573-583.

Флейшман Б. С. Системно-экологические аспекты науки и проблемы экологии. М.: Наука. 1981. С. 267-277.

Федоров Л. А., Яблоков А. В. Пестициды — удар по биосфере и человеку. М.: Наука, 1999. 461 с.

Федоров В. Д., Левич А. П. Анализ данных. Экспликация понятия «норма» и целостные свойства систем // Человек и биосфера. М., 1978. Вып. 2. С. 3-16.

Федорков А. Л. Изменение в мужской генеративной сфере сосны при аэротехногенном загрязнении // Эколого-географические проблемы сохранения и восстановления лесов Севера. Архангельск, 1991. С. 296.

Федорова Е. В., Одинцева Г. Я. Биоаккумуляция металлов растительностью в пределах малого аэротехногенно загрязненного водосбора // Экология. 2005. № 1. С. 26–31.

Филимонова Ж. В., Покаржевский А. Д., Зайцев А. С., Криволицкий Д. А., Фергуф С. К. Экологические механизмы устойчивости почвенной биоты к загрязнению металлами // Докл. РАН. 2000., Т. 370. № 4. С. 571-573.

Фирсова В. П., Павлова Т. С., Тотичев В. В., Прокопович Е. В. Сравнительное изучение содержания тяжелых металлов в лесных, луговых и пахотных почвах лесостепного Зауралья // Экология. 1997. № 2. С. 96-101.

Фролова Н. П. Семенное воспроизводство *Taraxacum officinale* Wigg. в условиях техногенных загрязнений // Репродуктивная биология растений. Тр. Коми научного центра УрО РАН. Сыктывкар, 1998. № 158. С. 41–50.

Фирсова В. П., Павлова Т. С., Таскаев А. И. Возрастание частоты тератологических изменений в проростках *Plantago lanceolata* L. пятой послеаварийной репродукции в 30-километровой зоне Чернобыльской АЭС // Радиобиология. 1993. Т. 33, вып. 2. С. 179-181.

Хавезов И., Цалев Д. Атомно-абсорбционный анализ. Л.: Химия, 1983. 144 с.

Хантемирова Е. В. Структура ценопопуляций горца змеиноного в условиях техногенного загрязнения // Экология. 1996. № 4. С.307-309.

Хантемирова Е. В. Реакция травянистой растительности на выбросы медеплавильного завода (ценотические и популяционные аспекты): Автореф.... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1997. 27 с.

Черезанова Л. В., Алексахин Р. М. О биологическом действии повышенного фона ионизирующих излучений и процессов радиоадаптации в популяциях травянистых растений // Журн.общ.биол. 1975. Т.36, № 2. С.303-311.

Черненкова Т. В. Особенности прорастания и роста семян сосны и ели при различной загрязненности почв тяжелыми металлами // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. М.: Наука, 1987. С. 168–182.

Черненкова Т. В., Сизов И. И. Всхожесть семян и рост сеянцев сосны и ели на почвах разной загрязненности // Изв. АН СССР. 1986. № 4. С. 601–609.

Черненкова Т. В. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение. М.: Наука, 2002. 190 с.

Черненкова Т. В. Подходы к количественной оценке биологического ущерба лесных сообществ в условиях техногенной нагрузки // Экология. 2003. № 3. С.163-170.

Черноусова Н. Ф. Особенности динамики сообществ мышевидных грызунов под влиянием урбанизации. 1. Динамика видового состава и численности грызунов // Экология. 2001. № 2. С.137-141.

Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн.эксперим. биол. 1926. сер.А, Т. 2. №4. С.3-54.

Чупахина Г. Н., Масленников П. В. Адаптация растений к нефтяному стрессу // Экология. 2004. № 5. С.330-335.

Шадрин Д. Я., Вольперт Я. Л., Данилов В. А., Шадрин Д. Я. Биоиндикация воздействия горнодобывающей промышленности на наземные экосистемы Севера. Новосибирск: Наука, 2003, 105 с.

Шалыго Н. В., Колесникова Н. В., Воронежская В. В., Аверина Н. Г. Влияние катионов Mn^{2+} , Fe^{2+} , Co^{2+} и Ni^{2+} на накопление хлорофилла и начальные этапы его образования в зеленеющих проростках ячменя // Физиол. раст. 1999. Т. 46, вып. 4. С. 574-579.

Шварц С. С. Популяционная структура вида // Зоол. журн. 1967. Т. 20, № 2. С. 1457-1469.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных. Свердловск, 1968. 387 с.

Шварц С. С., Гуревич Э. Д., Ишенко В. Г., Соснин В. Ф. Функциональное единство популяций // Журн. общ. биол.. 1972. Т. 33, № 1. С. 3–14.

Шварц С. С. Экология и эволюция. М.: Знание, 1974. 64 с.

Шварц С. С. Теоретические основы глобального экологического прогнозирования // Всесторонний анализ окружающей природной среды: Тр. Сов.-амер. симпозиума. Л. 1976.

Шварц С. С. Теоретические основы глобального экологического прогнозирования // Всесторонний анализ окружающей природной среды: Тр. Сов. амер. симпозиума. Л. 1976.

Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980, 278 с.

Шевченко С. В. Пыльца растений как индикатор загрязнения воздуха // Развитие мужской генеративной сферы растений (морфо-физиологические аспекты): Тез. докл. Всесоюз. симп. Симферополь, 1983. С. 94–95.

Шевченко В. А., Печкурников В. Л., Абрамов В. И. Радиационная генетика природных популяций. Генетические последствия Кыштымской аварии. М.: Наука, 1992. 221 с.

Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 262 с.

Шилов И. А. Принципы организации популяций у животных // Популяционные проблемы в биогеоценологии. М., 1988. Т. 6. С. 5–24.

Шилов И. А. Структура популяций млекопитающих. М.: Наука, 1991. 151 с.

Шилова С. А. Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих. М.: Наука, 1993. 201 с.

Шилова С. А. Популяционная организация млекопитающих в условиях антропогенного воздействия // Усп. совр. биол. 1999. Т. 119, № 5. С. 487–503.

Шилова С. А., Шатуновский М. И. Эколого-физиологические критерии состояния популяций животных при действии повреждающих факторов // Экология. 2005. № 1. С. 32–38.

Щипанов Н. А. Оценка плотности населения оседлых и величины потока нетерриториальных мелких млекопитающих при учетах с безвозвратным изъятием // Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 5. С. 113–123.

Щипанов Н. А. Некоторые аспекты популяционной устойчивости мелких млекопитающих // Усп. совр. биол. 2000. Т. 120. № 1. С. 73–87.

Шкарлет О. Д. Влияние дымовых газов на формирование репродуктивных органов сосны обыкновенной (на примере одного из медеплавильных предприятий Урала): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1974. 20 с.

Шумный В. К., Железнов А. В., Будашкина Е. Б. и др. Оценка последствий воздействия ядерных испытаний и других антропогенных загрязнений на растительные объекты // Генетические эффекты антропогенных факторов среды. Вып. 1. Исследование последствий радиационных загрязнений районов Алтайского края. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 1993. С. 91–106.

Экологическая токсикология (учеб. пособие) / Под ред. Безеля В. С. Екатеринбург: УрГУ, 2001. 135 с.

Церлинг В. В. Влияние макро- и микроэлементов на прорастание пыльцы // Доклады АН СССР. 1941. № 32. С. 439.

Яковлева Ю. Н., Островская Р. М., Новикова Л. Н. Оценка генотоксичности лигнинных веществ как факторов риска для водных экосистем // Экология. 2004. № 4. С. 279–283.

Averbeck Ch. // Avian Pathol. 1992. № 2, P. 215–223.

Alatalo R. V., Lundberg A. Heritability and selection on tarsus length in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) // Evolution. 1986. Vol. 40. № 3. P. 574–583.

Bhatnagar R. Molecular basis of environmental toxicity.//Ann.Arbor. 1980, 543 p.

Beda H. Der Einfluß einer SO₂-Begasung auf Bildung und Keimkraft des Pollens von Weißtanne, *Abies alba* (Mill.) // Mitt. Eidgenosse. Anst. Forstl. Versuchsw. 1982. Bd 58, № 2. S. 58–67.

Bengtsson G. Dispersal, heterogeneity and resistance: challenging soil quality assessment // Ecological Risk Assessment of Contaminants in Soil. London: Chapman and Hall., 1997. P.191-212.

Bussler W. Bei Nährstoffüberschuss an höheren Pflanzen auftretende Symptome // Z. Pflanzenernähr. u. Bodenkunde. 1970. Bd. 125, H. 2. S. 97–110.

Chaney W.R., Strickland R.S. Effect of cadmium and sulphur dioxide on pollen germination // Proc. III North Amer. for boil. workshop. Wash. (D.C.), 1974. P. 372–373.

Chugh L.K., Sawhney S.K. Photosynthetic activities of *Pisum sativum* seedlings grown in presence of cadmium // Plant Physiol. Biochem. 1999. Vol. 37. P. 297-303.

Czuchajowska Z., Straczek T. Generative reproduction of *Vaccinium myrtillus* in laboratory conditions and the influence of zinc-smelter emissions on it // Acta Soc. Bot. Pol. 1981a. Vol. 50, № 4. P. 663–672.

Czuchajowska Z., Straczek T. Germination of *Vaccinium vitis-idaea* seeds originating from natural stands with differing heavy-metals pollution levels // Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Biol. 1981b. Vol. 29, № 3-4. P. 135–140.

Cook J.A., Andrews S.M., Johnson M.S. The accumulation of lead, zinc, cadmium and fluoride in the wood mouse // Ibid. 1990. Vol. 51. № 1-2. P. 55-63.

Delbeke K., Joiris C., Decadt G. //Environ. Pollut. 1984. Bd 7. № 3. P.205 (Цит. по Добровольской, 2002).

Deyeva N.M., Maznaja E.A. The state of bilberry in polluted and unpolluted forests of the Cola peninsula // Aerial pollution in Cola peninsula. Apatity, 1993. P.308-311.

Dmowski K., Karolewski M.A. Cumulation of zinc, cadmium and lead in invertebrates and in some vertebrates according to the degree of an area contamination // Ekologia polska.1979. Vol. 27, N 2. P. 333-349.

Drasch G.A., Walser D., Kusters J. The urban pigeon (*Columba livia*, *Forma urbana*). A biomonitor for the lead burden of the environment // Environ. Monit. and Assessment. 1987. Vol. 9, № 3. P. 223-232.

Eeva T., Lehikoinen E. Egg shell quality, clutch size and hatching success of the great tit (*Parus major*) and the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in an air pollution gradient //Oecologia.1995. Vol.102/ P/312-323.

Eeva T., Lehikoinen E. Growth and mortality of nestling great tits (*Parus major*) and pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in a heavy metal pollution gradient // Oecologia. 1996.Vol. 108. P. 631-639.

Eeva T. Direct and indirect effects of air pollution on two hole-nesting bird species // Annales universitatis Turkuensis. — 1996. — Ser. A II. — Vol. 83.

Eeva T., Tanhuanpää S., Råbergh C. et al. Biomarkers and fluctuating asymmetry as indicators of pollution-induced stress in two hole-nesting passerines // Functional Ecology. 2000. V. 14. P. 235-243.

Feedman M.L., Cunningham H.M., Schindler J.E., Zimmerman M.J. Effect of lead speciation on toxicity // Bull. Environ. Contam. and Toxicol. 1980. Vol. 25, № 3. P.389-393.

Frank A. In search of biomonitors for cadmium: cadmium content of wild Swedish fauna during 1973-1976 // Sci. Total Environ. 1986. Vol. 57. P. 57-65.

Freeman M., Aggeft J., O'Brien G. Microbial transformations of arsenic in Lake. Uhakuri // Water Res. 1986. V. 20, № 3, P.283-294.

Fuma S., Ishii N., Takeda H. et al. Ecological effects of various toxic agents on the aquatic microcosm in comparison with acute ionizing radiation // J. Environ. Radioactivity. 2003. V. 67. P.1-14.

Getz L.L., Verner L., Prather M. Lead concentrations in small mammals // Environ. Pollut. 1977. Vol. 13. № 2.-P.151-157.

Chugh L.K., Sawhney S.K. Photosynthetic activities of *Pisum sativum* seedlings grown in presence of cadmium // Plant Physiol. Biochem. 1999. V. 37. P. 297-303.

Grimshaw H.M., Ovington J.D., Betts M.M., Gibb J.A. The mineral content of birds and insects in plantations of *Pinus sylvestris* L. // Oikos. 1958. Vol. 9, № 1. P. 26-34.

Grue C.E., Hoffman D.J., Beyer W.N., Franson L.P. Lead concentrations and reproductive success in European Starlings *Sturnus vulgaris* nesting within highway roadside verges // Environ. Pollution (Series A). 1986. V. 42. P. 157-182.

Goede A.A. // Environ. Pollut. 1985. V.37. N.4. P. 287 (цит. по Добровольской, 2002).

Hansson L. Regional and individual variation in body growth in winter of bank voles *Clethrionomys glareolus* // Acta Theriol. 1991. Vol.36. № 3-4. P 357-362.

Hansson L. Fitness and life history correlates of weight variations // Oikos. 1992. Vol.64. №3. P.479-484.

Henny Ch.J., Blus L.J., Hoffman D.J., Grove R.A. Lead in hawks, falcons and owls downstream from a mining site on the Coeur d'Alene river, Idaho // Environ. Monit. and Assess. 1994. Vol. 29. № 3. P. 267-288.

Hoffman D.J., Franson J.C., Pattee O.H. et al. Biochemical and hematological effects of lead ingestion in nestling American kestrels (*Falco sparverius*) // Comp. Biochem. and Physiol. 1985. Vol. 80. № 2. P. 431-439.

Holub Z., Ostrolucka M. To the question of direct influence of acid rains on the function of pollen of forest trees // Ecologia (ČSSR). 1988. Vol. 7, № 3. P. 271-280.

Hopkin S.P., Martin M.H. Assimilation of zink, cadmium, lead and copper by the Centipede *Lithobius Variegatus* (Chilopoda) // J.Appl.Ecol.1984 Vol.21. P.535-546.

Hörnfeldt B., Nyholm N.E.I. Breeding performance of Tengmalm's owl in a heavy metal pollution gradient // J. Appl. Ecology. 1996. Vol. 33. P. 377-386.

Hunte H, Johnson M.S., Thompson D.J. Ecotoxicology of copper and cadmium in a contaminated grassland ecosystem 111 Small mammals // J. Appl. Ecol.1987. Vol.24. №.2. P.601-614.

Hutton M., Goodman G.T. Metal contamination of feral pigeons *Columba livia* from the London area: tissue accumulation of lead, cadmium and zinc // Environ. Pollut. 1980. Vol. 22, № 3. P. 207-217.

- Huttunen S., Havas P., Laine K. Effects of air pollutants on winter-time water economy of the scots Pine // Holarctic Ecology. 1981. №.4. P. 94-101.
I.C.R.P. Publication 60, 1991— Annalis of the I.C.R.P., 21, n.1-3, p. 1-200.
- Jarvinen A., Ylimaunu J. Significance of egg size on the growth of nestling Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* // Ann. Zool. Fennici. — 1984. Vol. 21, № 3. P. 213-216.
- Jefferies J.D., French M.C. Lead concentration in small mammals trapped on roadside verges and fiels sites // Env. Pollut.-1972. Vol.172. №.3.-147-156.
- Johnson L.S., Eastman M.D., Kermott L.H. // Can.J.Zool.1991. №.69.P.1441-1446.
- Kataev G.D., Seumela J., Palokangas P. // Oecologia, 1994. V.97. P.491.
- Kooiker G. Schwermetalle in Federn von Elstern (*Pica pica*) // J. Ornithol. 1986. Bd. 127, № 1. S. 25-36.
- Koyama S., Ozaki H. // Bull. Jap. Soc.Sci Fish., 1984. Vol..50. №.2, p.199-203.
- Kozulin A., Pavluschick T. Content of heavy metals in tissues of Mallards *Anas platyrhynchos* wintering in polluted and unpolluted habitats // Acta ornithol. 1993. Vol. 28. № 1. P. 55-61.
- Lenian J.M.A. Activation analysis and public health // Symp.on nucl. activation techniques in the life science. Vienna, 1967. P.601.
- Lepuge P., Parker G.H. Copper, cadmium, nicel and iron levels in red squirrels living near the ore smelters at Sudburg, Ontario, Canada // Can.J.Zool.1988 №.66. P. 1631-1637.
- Lindquist L., Block M. Influence of life history and sex on metal accumulation in two beetles species (Insecta: Coleoptera) // Bul. Environ. Contam. and Toxicol. 1997. Vol. 58, № 4. P. 518-522.
- McHeilly T. Evolutionin closely adjacent plant population. 3. *Agrostis tenuis* on a small copper mine // Heredity. 1968. Vol.23. P.99-108.
- Macnair M.R. Heavy metal tolerance in plants: a model evolutionary system // Trends.Ecol.Evol.1987. Vol.2. P.354-358.
- Maljkovic T., Kostial K. The influence of age on metal toxicity // Hea-vy Metal Envir. — Intern.Conf. Athens. Edinburg. 1985. Vol. 2. P.193.
- Mankovska B., Arbetova D. // Biologia (ČSSR), 1985. №.6. P.557. (цит. Добровольская, 2002).
- Masaru N., Syozo F., Saburo K. Effects of exposure to various injurious gases on germination of lily pollen // Environ. Pollut. 1976. Vol. 11, № 3. P. 181-187.
- Mathys W. Vergleichende Untersuchungen der Zinkaufnahme von resistenten und sensitiven population von *Agrostis tenuis* // Flora. 1973. Bd.165. Ht. 5. S. 492-499.
- Mattsson P., Albanus L., Frank A. Cadmium and some other elements in liver and kidney from moose (*Alces alces*) //Var Foda. 1981. №.33. P.335-345.
- Moriarty F. Ecotoxicology: The study of pollutants in ecosystem. N.Y.: Acad. Press. 1983.
- Nash III T.H., Gries C. Lichens as indicators of air pollution // The handbook of environmental chemistry. Vol.4, Part C. Berlin, 1991. P.1-29.

New Scientist, 2004 (цит. По Баклицкой О., Егорову М. Сутоцкой Е. Разные различия // Химия и жизнь. 2004, №11. С.31-32).

Newton I. Population ecology of raptors. Berkhamstead: Poyser, 1979.

Nyholm N.E.I., Myhrberg H.E. Severe eggshell defects and impaired reproductive capacity in small passerines in Swedish Lapland // Oikos. 1977. Vol. 29, № 2. P. 336-341.

Nyholm N.E.I. Evidence of involvement of aluminium in causation of defective formation of eggshells and of impaired breeding in wild passerine birds // Environ. Research. — 1981. Vol. 26. P. 363-371.

Nyholm N.E.I. Monitoring of terrestrial environmental metal pollution by means of free-living insectivorous birds // Annali di chimica. 1995. Vol. 85. P. 343-351.

Nyholm N.E.I. Heavy metals tissue levels, impact on breeding and nestling development in natural populations of pied flycatcher (*Aves*) in the pollution gradient from a smelter // Ecotoxicology of soil organisms. Lewis Publishers., 1994. P. 373-382.

Nyholm N.E.I. Influence of heavy metal exposure during different phases of the ontogeny on the development of pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, in natural populations // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 1998. Vol. 35. P. 632-637.

Ochiai K., Jin K., Goryo M. et al. Patomorphologic findings of lead poisoning in white-fronted geese (*Anser albifrons*) // Vet. Pathol. 1993. V. 30, № 6. P. 522-528.

Painter H., Hales S., Feijtel T. et al. / Biodegradation Kinetics. SETAC-Europe, Brussels, 1997. p. 55-67 (цит. по Остроумову, 2003).

Pankakoski E., Koivisto I., Nyvarinen H. Reduced developmental stability as an indicator of heavy pollution in the common shrew *Sorex araneus* // Acta zool. fenn. 1992. № 191. P.137-144.

Pattee O.H. Eggshell thickness and reproduction in american kestrels exposed to chronic dietary lead // Arch. Environ. Contam. and Toxicol. 1984. Vol. 13, № 1. P. 29-34.

Pedersen H.C., Myklebust J. Age-dependent accumulation of cadmium in norwegian willow ptarmigan (*Lagopus l. lagopus*) // Trans. 20th Congr. Int. Union Game Biol., Godollo, Aug. 21-26, 1991. Godollo, 1991. Pt 2. P. 477-482.

Perrins C.M. Population fluctuations and clutch size in the great tit, *Parus major* L. // J. Animal Ecology. 1965. Vol.34. №3. P.601-647.

Pinowska B., Krasnicki K., Pinowski J. Estimation of the degree of contamination of granivorous birds with heavy metals in agricultural and industrial landscape // Ekologia polska. 1981. Vol. 29, № 1. P. 137-149.

Pitelka L.F. Evolutionary responses of plants anthropogenic pollutants // Trends.Ecol.Evol.1988. Vol.3. P.233-236.

Pokarzhewskii A.D. The problem of scale in bioindication of soil contamination // Bioindicator System of Soil Pollution. Dordrecht: Kluwer Pub.,1996. P. 111-121.

Potti J. Environmental, ontogenetic and genetic variation in egg size of Pied Flycatcher // Can. J. Zool. 1993. Vol. 71, № 8. P. 1534-1542.

Quarles H.D., Hanawalt R.B., Odum W.E. Lead in small mammals, plants and soil at varying distances from a highway // J.Appl.Ecol. 1974.Vol.11. P.937-949.

Ochiai K., Jin K., Goryo V. et all. // Vet.Pathol. 1993. Vol.30. №.6. P.522-528.

Roberts R.P., Johnson M.S., Hutton M. Lead concentration of small mammals from abandoned metalliferous mines // *Env. Pollut.* 1978. Vol. 15. № 1. P. 61-69.

Roberts R.D., Johnson M.S. Dispersal of heavy metals from abandoned mine workings and their transference through terrestrial food chains // *Env. Pollut.* 1978. Vol. 16. № 4. P. 239-310.

Rose G.A., Parker G.H. Effects of smelter emissions on metal levels in the plumage of ruffed grouse near Sudbury, Ontario, Canada // *Can. J. Zool.* 1982. Vol. 60, № 11. P. 2659-2667.

Sawicka-Kapusta K., Kozłowski J., Sokolowska T. Heavy metals in tits from polluted forests in southern Poland // *Environ. Pollut.* (Series A). 1986. Vol. 42. P. 297-310.

Scheuhammer A.M. The chronic toxicity of aluminium, cadmium, mercury, and lead in birds: a review // *Environ. Pollut.* 1987. Vol. 46, № 2. P. 263-295.

Scheuhammer A.M. // *J. Wildlife Manag.* 1989. Vol. 53. P. 759-765.

Schifferli L. The effect of egg weight on the subsequent growth of nestling great tits *Parus major* // *Ibis.* 1973. № 115. P. 549-558.

Schier G.A. Response of red spruce and balsam fir seedlings to aluminum toxicity in nutrient solutions // *Can. J. For. Res.* 1985. Vol. 15, № 1. P. 29-33.

Schwaegerle K.E., McIntyre H., Swingley C. Quantitative genetics and the persistence of environmental effects in clonally propagated organisms // *Evolution.* 2000. Vol. 2. P. 452-468.

Sears J. A review of lead poisoning among the River Thames Mute Swan *Cygnus olor* population // *Wildfowl.* 1989. № 40. P. 151-152.

Shinomura S., Kimura A., Nakagawa H., Tokao M. Mercury levels in human hair and sex factors // *Environ. Res.* 1980. Vol. 22. P. 22-30.

Smith G.J., Rongstad O. Small mammal heavy metal concentrations from mined and control sites // *Environ. Pollut.* 1982. Vol. 28. № 2. P. 121-134.

Stendahl S., Sprague J.B. Effect of water hardness and pH on vanadium lethality to rainbow trout // *Water Res.* 1982. Vol. 22. P. 1479-1488.

Swicboda M.A., Kalemba A. Sosna zwyczajna (*Pinus sylvestris* L.) w Polsce — jej znaleziska, stan ochrony; zagrożenia // *Stud. osrobnka doc. Fiziogr.* 1985. T. 13. S. 9-49.

Szubartowska E., Aromysz-Kalkowska K. *Compar. Biochem. and Physiol.* 1992. Vol. 101. № 2. P. 263-267.

Tyler G. Heavy metals polluting nature may reduce productivity // *Ambio.* 1972. Vol. 1, № 5. P. 52-59.

Turner R.G., Gregory R.P. *Isotopes Plant Nutrition and Physiology.* Vienna, 1967. 493 p.

Watkinson A.R. *Plant population dynamics* // *Plant ecology.* Oxford, 1986. P. 137-184.

Whitworth T.L., Bennett G.F. *Can. J. Zool.* 1992. № 70. P. 2184-2191.

Williamson P., Evans P.R. Lead levels in roadside invertebrates and small mammals // *Bull. Environ. Contam. and Toxicol.* 1972. -Vol. 8. P. 280-288.

Wojcik W. Estimation of contamination of small game by heavy metals in the region of copper works // *Ekologia polska.* 1980. Vol. 28, № 4. P. 601-614.

Wren C.D., MacCrimmon H.R., Frank R., Suda P. Total and methylmercury levels in wild mammals from the Precambrian Schield area of south central Ontario // Bull.Environ.Contam. Toxicol.1980. Vol.25. P. 100-105.

Wren C.D., Stokes P.M., Fischer K.L. Mercury levels and environment acidification // Canad. J. Zool. 1986. V. 64, № 12, P. 2854-2859.

Wu L., Bradshaw A.D., Thurman S. The potential for evolution of heavy metal tolerance in plants. 3. Therapid evolution of coppertolerance in *Agrostis stolonifera* // Heredity. 1968. Vol.23. P.99-108.

Zimmerman J.K., Weis J.M. Factors affecting suvivorship, growth, and V. 62. № 10. P. 2122-2127.

Zwank P.J., Wright V.L., Shealy P.M., Newsom J.D. Lead toxicosis in waterfowl on two major wintering areas in Louisiana // Wildlife Soc. Bull. 1985. Vol. 13, № 1. P. 17-26.

СОДЕРЖАНИЕ

| | |
|---|-----|
| ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА | 3 |
| ОТ АВТОРА | 5 |
| Глава 1. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ТОКСИКОЛОГИЯ В СИСТЕМЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК | |
| 1.1. Предмет экологической токсикологии | 7 |
| 1.2. Надорганизменный характер зависимости «доза-эффект» | 15 |
| 1.3. Проблема экологической нормы | 22 |
| 1.4. Сочетанное действие токсических факторов | 26 |
| 1.5. Общая характеристика использованного материала | 28 |
| Глава 2. СОДЕРЖАНИЕ ТОКСИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ В КОМПОНЕНТАХ БИОТЫ — ВАЖНЕЙШИЙ ПОКАЗАТЕЛЬ МЕРЫ ТОКСИЧЕСКОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ | |
| 2.1. Фоновое содержание химических элементов в объектах природной среды | 32 |
| 2.1.1. Фоновые содержания химических элементов в растительности | 33 |
| 2.1.2. Фоновые содержания химических элементов у птиц | 34 |
| 2.1.3. Фоновые содержания химических элементов в организмах млекопитающих-фитофагов и плотоядных | 42 |
| 2.2. Содержание химических элементов при антропогенном загрязнении природной среды | 46 |
| 2.2.1. Содержание химических элементов в почвах | 51 |
| 2.2.2. Накопление химических элементов растительными организмами | 60 |
| 2.2.3. Аккумуляция тяжелых металлов птицами | 69 |
| 2.2.4. Особенности накопления металлов млекопитающими | 72 |
| 2.2.5. Статистическое распределение концентраций токсикантов в популяционной выборке | 88 |
| Глава 3. РЕАКЦИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ НА ТОКСИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ | |
| 3.1. Экотоксикологические эффекты молекулярно-генетического уровня | 90 |
| 3.2. Клеточно-тканевый уровень экотоксикологических эффектов | 95 |
| 3.3. Эффекты онтогенетического уровня | 102 |
| 3.3.1. Морфологические показатели растений | 105 |
| 3.3.2. Морфологические показатели животных | 106 |
| 3.3.3. Флукутирующая асимметрия (ФА) в качестве метода диагностики токсических эффектов онтогенетического уровня | 114 |

| | |
|--|-----|
| 3.4. Популяционный уровень экотоксикологических эффектов | 115 |
| 3.4.1. Влияние токсических факторов на процессы воспроизводства в природных популяциях животных и растений | 115 |
| 3.4.1.1. Процессы воспроизводства в растительных ценопопуляциях | 116 |
| 3.4.1.2. Репродуктивные потери птиц | 138 |
| 3.4.1.3. Репродуктивные потери в популяциях мелких млекопитающих | 146 |
| 3.4.2. Роль эколого-генетической и пространственной гетерогенности популяции | 155 |
| 3.4.2.1. Эколого-генетическая структура популяции | 155 |
| 3.4.2.2. Пространственно-функциональная структура популяции | 162 |
| 3.4.2.3. Химическое загрязнение среды и динамика численности популяции | 166 |
| 3.4.2.4. Возрастная структура популяции | 168 |
| 3.4.3. Популяционная адаптация к токсическим факторам среды | 173 |
| 3.4.3.1. Изменчивость популяционных параметров в качестве основы популяционной адаптации | 174 |
| 3.4.3.2. Элиминация из популяции ослабленных особей | 186 |
| 3.4.3.3. Энергетическая стоимость популяционной адаптации | 188 |
| 3.4.4. Популяционный подход к человеку | 198 |
| 3. 5. Биоценотический уровень экотоксикологических эффектов | 200 |
| 3.5.1. Накопление химических элементов трофическими уровнями биогеоценоза | 201 |
| 3.5.2. Химическое загрязнение и видовая структура биогеоценоза. | 220 |
| 3.5.3. Изменение первичной продуктивности | 229 |
| 3. 5.4. Деформация биогеохимических циклов | 230 |
| 3.5.4.1. Общий вынос химических элементов наземной массой фитоценозов травянистой растительности | 233 |
| 3.5.4.2. Участие мелких млекопитающих в биогенных циклах химических элементов | 236 |
| ЗАКЛЮЧЕНИЕ | 242 |
| ЛИТЕРАТУРА | 247 |

Научное издание

Безель Виктор Сергеевич

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ТОКСИКОЛОГИЯ:
ПОПУЛЯЦИОННЫЙ И БИОЦЕНОТИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ**

Рекомендовано к изданию
Ученым Советом Института экологии растений и животных
и НИСО УрО РАН

Технический редактор *Н. Гощицкий*
Компьютерная верстка *З. Киселевой*
Обложка *Игоря Цаплина*

Подписано в печать 20.12.2006 г. Формат 60×90 $\frac{1}{16}$
Гарнитура Petersburg. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. листов 17,5.
Тираж 300 экз. Заказ №
Цена договорная.