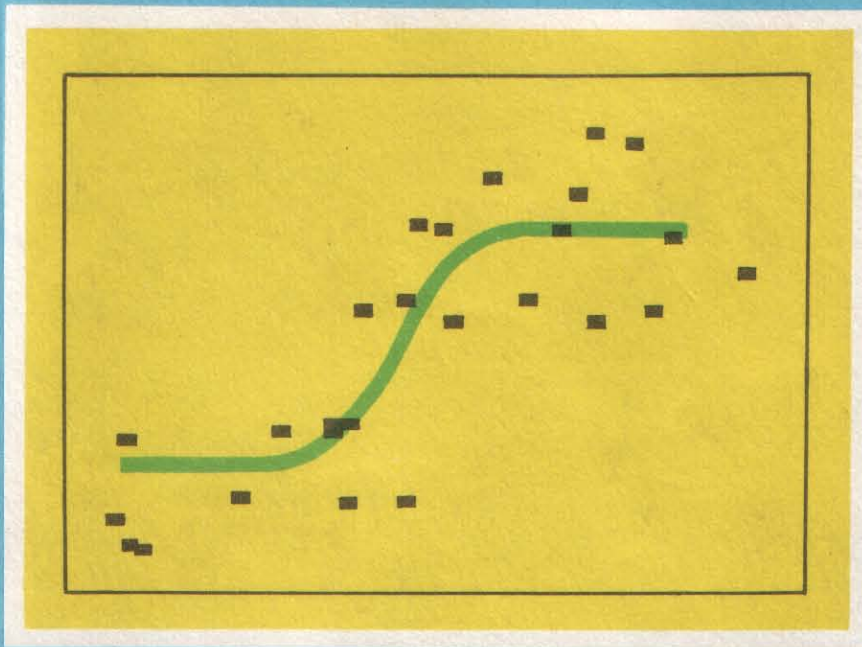


Российская академия наук

*В.С. Безель В.Н. Большаков
Е.Л. Воробейчик*

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОТОКСИКОЛОГИЯ



·НАУКА·

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт экологии растений и животных

В.С. Безель В.Н. Большаков
Е.Л. Воробейчик

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОТОКСИКОЛОГИЯ



МОСКВА "НАУКА"
1994

ББК 52.84
Б 39
УДК 574:615.9:504.7.05

ВВЕДЕНИЕ

*Работа выполнена при содействии
Российского фонда фундаментальных исследований
и гранта "Экологическая безопасность России"*

Ответственные редакторы

Д.А. Криволицкий, Л.Ф. Семериков

Рецензенты:

*д-р биол. наук А.Г. Малеева,
канд. биол. наук Е.С. Некрасов*

Безель В.С. и др.

**Б39 Популяционная экотоксикология / В.С. Безель, В.Н. Большаков,
Е.Л. Воробейчик. – М.: Наука, 1994. – 80 с.
ISBN 5-02-004392-3**

Экологическая токсикология – направление экологической науки, активно формируемое в науке в последнее время. Ее предмет – биологические системы, подверженные техногенному загрязнению. Впервые на примерах популяций растений и животных наземных и водных экосистем выясняется роль внутривидовых структур, абиотических факторов и пространственной неоднородности среды в ответе популяций на токсическое действие. Обсуждаются механизмы популяционной адаптации природных сообществ к техногенному загрязнению.

Б 1907000000-287 205-94, II полугодие
042(02)-94

ББК 52.84

ISBN 5-02-004392-3

© В.С. Безель, В.Н. Большаков,
Е.Л. Воробейчик, 1994
© Российская академия наук, 1994

До последнего времени развитие производительных сил общества полностью подчинялось требованиям экономики. Получение максимального экономического эффекта определяло пути развития промышленной и сельскохозяйственной сфер деятельности человека. Природоохранные аспекты этих процессов носили подчиненный характер, фактически не влияя на них. Сегодня происходит смещение приоритетов. Требования экологической чистоты и безопасности практически всех видов человеческой деятельности выходят на передний план, определяя часто направление развития отдельных отраслей и технологий.

Быстро прогрессирующая деградация природной среды, прямо угрожающая существованию человека, вызвала настоящий стресс в общественном сознании. Достаточно упомянуть лишь заголовки некоторых книг, появившихся на Западе и у нас в 60-70-е годы и отражающие крайнюю обеспокоенность общества. Это "Безмолвная весна" Р. Карсон, выдержавшая в США шесть изданий, "Оскальпированная земля" О. Дугласа, "Трехсотлетняя война: Хроника экологического бедствия" Ю. Медведева, публикации Форрестера и Медоуза и др.

Необходимость выбора между постоянно возрастающими потребностями общества и экологическими требованиями ставит новые проблемы. Необходимость быстрого и радикального пересмотра стратегии развития и размещения производств, перехода на новые "чистые" технологии и процессы проявляется сегодня в своеобразном кризисе общественного производства. Это вторая сторона современного экологического стресса.

Наконец, само состояние природных экосистем, подверженных интенсивному антропогенному воздействию, отражает главный аспект экологического кризиса.

Среди комплекса биологических, медицинских и научно-технических дисциплин, призванных решать эти проблемы, ведущее место принадлежит экологии.

Первоначально сфера техногенного загрязнения включала лишь ограниченные пространства бытовой и производственной деятельности человека. Вопросы воздействия на млекопитающих разнообразных токсических веществ длительное время оставались предметом изучения ряда научных дисциплин медико-биологического направления: общей и частной токсикологии, промышленной и коммунальной гигиены, гигиены питания и т.д. Поскольку речь идет об обеспечении безопасности человека от прямого действия токсического агента, подобные исследования ограничиваются изучением токсических проявлений на молекулярном, клеточно-тканевом и организменном уровнях, а широко используемые в токсикологических экспериментах лабораторные животные рассматриваются в

качестве модельных объектов, с различной мерой адекватности отражающих воздействие на человека. Направленность токсикологических исследований на человека оправдана, так как именно в условиях промышленного производства и в быту в первую очередь приходится сталкиваться с повышенными уровнями токсических веществ. Все это предопределяет и большую прикладную значимость исследований гигиенической токсикологии, имеющих почти 100-летнюю историю. По-видимому, первые предельно-допустимые концентрации (ПДК) были введены Хиртом в 1896 г. для содержания хлористого водорода в воздухе рабочих помещений. В 1922 г. специальным постановлением Наркомата труда в Советском Союзе были утверждены первые ПДК в воздухе рабочих помещений для трех веществ. В 1941 г. таких регламентов было около 80. Сегодня у нас в стране существует более 1000 ПДК для содержания вредных веществ в воздухе рабочих помещений, для воздуха населенных мест – около 250, для водоемов – свыше 600. Имеются ПДК для почв.

Вводимые ПДК не являются чем-то постоянно установленным. По мере расширения наших знаний о токсичности различных соединений они периодически пересматриваются, как правило, в сторону ужесточения. Достаточно упомянуть допустимые концентрации бензола и анилина, которые с 1930 г. пересматривались 4 раза и были снижены в 40 и 1000 раз соответственно.

Как ни парадоксально, но именно человек сегодня является наиболее изученным в токсикологическом плане. Во многих отношениях он может служить своеобразной моделью природных объектов.

К сожалению, проблемы деградации природной среды под влиянием техногенного загрязнения далеки от решения. Современный характер воздействия на биосферу в сочетании с повышенными загрязнениями отдельных регионов создают особые условия для существования природных комплексов и экосистем. Речь сегодня идет не просто об изменении масштабов и меры регулирующего воздействия человека. Возникает необходимость принципиально новых подходов к проблеме защиты природной среды. В этой связи широко употребляемый термин "загрязнение" включает в себя все токсические поступления в биосферу продуктов человеческой деятельности. Антропогенное загрязнение может быть определено как неблагоприятная модификация естественной природной среды, имеющая своим следствием изменение сложившихся распределений потоков энергии, вещества, радиационного фона и проявляющаяся в изменении состояния биотопа.

В этих условиях именно экология с ее методами изучения и анализа процессов функционирования надорганизменных систем должна определять подход к проблемам техногенного загрязнения.

Сегодня мы являемся свидетелями активного формирования новой научной ветви экологии – экологической токсикологии.

Экотоксикология как термин, определяющий самостоятельное научное направление, введен в 1969 г., когда при Международном научном комитете по проблемам окружающей среды (СКОПЕ) была организована специальная Рабочая комиссия по экологической токсикологии. Тогда же были определены основные направления работ по экотоксикологии и принято официальное определение этого направления.

Позднее это определение было уточнено на конференции СКОПЕ в 1978 г. В настоящее время под экологической токсикологией понимается междисциплинарное научное направление, связанное с токсическим воздействием 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.

Самостоятельность любого научного направления определяется наличием трех неперенных его компонент: специфическим предметом исследования, совокупностью применяемых методов и методик, а также поставленными задачами.

Определяющим предметом экологической токсикологии являются биологические системы надорганизменного уровня, подверженные техногенному загрязнению. Естественно, что теоретической основой экотоксикологии служат фундаментальные закономерности функционирования и структуры природных систем популяционного и биоценотического ранга, активно разрабатываемые современной теоретической экологией. Важнейшее значение имеет общая концепция устойчивости и стабильности экологических систем.

Все это определяет своеобразие применяемых методических подходов и методик. Физиологические и биохимические нарушения, вызванные действием загрязнителей на растительные и животные организмы, рассматриваются в качестве первичных токсических эффектов, имеющих следствием нарушение популяционных и биоценотических механизмов. Отметим, что в настоящее время мы можем располагать оперативной информацией о содержании токсических веществ в отдельных компонентах биоты, а также оценками физических и химических параметров природной среды. Выявление значимости этих показателей для состояния изучаемых биологических систем и прогноза их будущего требует разработки специальных методических подходов, использующих виварные исследования, эксперименты и наблюдения в природных биогеоценозах, изучение нарушенных загрязненных территорий, методы математического моделирования и экстраполяции. Эти и другие подходы отражают своеобразие методологии экологической токсикологии в качестве самостоятельного научного направления.

Его важнейшей целью, имеющей огромное прикладное значение, является разработка теоретических основ и основополагающих концепций взаимодействия природных экосистем и производственной деятельности человека.

Было бы неправильно при этом ограничивать задачи экологической токсикологии только изучением потоков техногенных веществ. Сегодня мы можем располагать данными по содержанию токсикантов в отдельных компонентах биоты. Все это не отражает еще прямого биологического эффекта. Оценка значимости этих явлений для судьбы популяций и экосистем является важнейшей задачей экологической токсикологии. Научно обоснованное предвидение судьбы биоценозов, подверженных влиянию техногенного загрязнения, позволяет обосновать рациональную

эксплуатацию природных экосистем, основываясь на допустимых уровнях техногенного воздействия. Таким образом, круг проблем, связанных с оценкой уровней накопления техногенных элементов в компонентах биоты, и последствия этого для природных систем надорганизменного ранга (популяции, сообщества, экосистемы), является содержанием экологической токсикологии.

Всякое новое научное направление базируется на основополагающих достижениях смежных наук. Мы имеем в виду прежде всего фундаментальные закономерности, установленные в общей экологии и медицинской токсикологии.

Необходимо отметить, что отечественные исследования в области экологии, охраны природы, медицинской токсикологии и гигиены еще в 30–40 гг. были не просто на уровне мировых, а в значительной мере определяли этот уровень. Достаточно упомянуть основополагающие работы С.С. Четверикова по генетике популяций, Г.Ф. Гаузе по экологии популяций, В.Н. Сукачева и его концепцию биогеоценоза, а также ведущего российского токсиколога и гигиениста Н.В. Лазарева.

Социально-экономическая специфика последующего развития нашего общества, выразившаяся в существенной по сравнению с Западом задержке научно-технического развития страны, в выбранной стратегии развития крупномасштабных производств в условиях обширных территорий и казавшейся беспредельной сырьевой базы, при отсутствии внимания и поддержки важнейших направлений биологической науки, – все это не могло не сказаться на современном состоянии экологической токсикологии у нас в стране.

Особенностью экологической токсикологии является то, что при изучении токсических эффектов на популяционном уровне возрастает значение окружающей среды как активного фактора, влияющего на поведение токсикантов в отдельных компонентах биоты, их фиксацию и деструкцию в природных системах и как следствие этого определяющего уровни поступления в живые организмы.

Под влиянием техногенных загрязнителей в экологических системах проявляются неблагоприятные эффекты на различных уровнях организации – от молекулярно-клеточного до биоценозического. Наблюдаются эффекты увеличения частоты хромосомных нарушений и мутаций, изменение ферментативной активности отдельных систем организма, снижение репродуктивных способностей и продолжительности жизни организмов, изменение половозрастной структуры популяций, видового состава сообществ, смена доминирующих видов, продуктивности биоценозов в целом.

Изучение подобного широкого спектра токсических проявлений возможно лишь при комплексном подходе с участием широкого круга специалистов, представляющих все направления биологической науки. Этим определяется характерный междисциплинарный статус экологической токсикологии.

Важнейший социальный заказ общества – разработка стратегии рационального природопользования – сегодня может быть выполнен лишь при активном развитии комплекса биологических, медицинских, научно-технических направлений науки, среди которых значительное место принадлежит экологической токсикологии.

Несмотря на то, что до настоящего времени единого понятия "популяция" у экологов еще нет, мы придерживаемся того мнения, что в качестве таковой следует рассматривать устойчивую внутривидовую группировку особей, объединенных территориально, имеющих единый жизненный цикл, а применительно к животным с перекрестным оплодотворением – и единый генофонд, в какой-то мере репродуктивно изолированную от других аналогичных группировок и обладающую способностью к гомеостазу в изменяющихся условиях существования [29, 41, 45, 46].

1.1. Градированный и альтернативный характер дозовой зависимости

Экологическая токсикология относится к классу токсикологических наук, в центре которых находится изучение механизмов токсического действия и токсических эффектов химических веществ, жизненно необходимых организмам (эндогенных), но поступающих в избыточном количестве или полностью им чужеродных (ксенобиотики, поллютанты).

Однотипность первичных механизмов токсического действия и в ряде случаев близость изучаемых объектов (лабораторные животные и животные из природных популяций) различных направлений медицинской токсикологии и экологической токсикологии, а также несомненный в прикладном аспекте их нормативный характер предопределяют и близость методологических подходов. Казалось бы, проще всего сравнивать наличие токсических эффектов в группах организмов, подвергшихся токсическому воздействию, и интактных. Однако широко применяемое в медицинской токсикологии сопоставление средних регистрируемых показателей (физиологических, функциональных, биохимических и др.) в контрольных и опытных группах организмов можно считать лишь общей предварительной оценкой токсического проявления. Необходимо знать, как влияет увеличение токсической нагрузки на выраженность токсического эффекта. Только в этом случае можно обоснованно говорить о безопасных уровнях воздействия.

С этой целью токсикологи оперируют зависимостью доза–эффект. Если в качестве аргумента в таких зависимостях рассматривать концентрации токсических веществ (в воздухе, воде, в тканях организмов), а в качестве эффекта – меру токсического проявления, то дозовая зависимость имеет S-образный вид (рис. 1). При низких уровнях воздействия наблюдается слабое токсическое проявление, затем наступает резкое возрастание токсических эффектов. Последний участок дозовой зависимости вновь характеризуется медленным нарастанием эффектов, вплоть до полного поражения биологической системы.

В современной токсикологической практике подобные зависимости носят градированный характер, т.е. в количественной форме отражают изменение того или иного показателя состояния организма как функции внешнего токсического воздействия. Такой вид дозовой зависимости

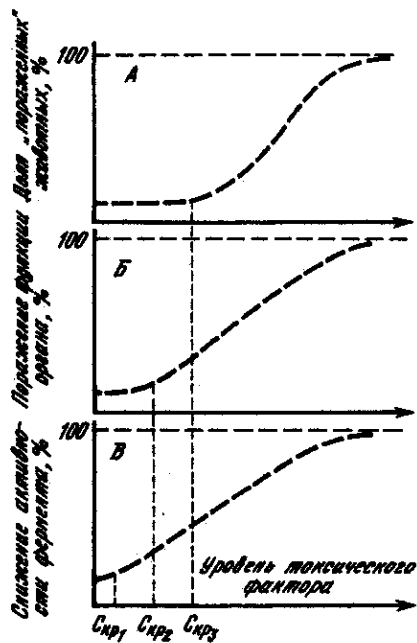


Рис. 1. Зависимость доза-эффект для нескольких уровней организации биологических систем

$C_{кр1}, C_{кр2}, C_{кр3}$ - критические уровни элементов в организмах

может быть получен, например, в экспериментах по снижению активности некоторых ферментов по мере возрастания концентрации тяжелых металлов.

Однако сами по себе градируемые показатели еще не определяют однозначно статус организма, т.е. не позволяют сделать заключения о наличии поражения. Действительно, можно ли считать организм "пораженным", если какая-нибудь его ферментная система, например, инактивирована на 30%? А если поражение больше или меньше? Видимо, существует допустимый предел поражения системы, превышение которого однозначно

(альтернативно) определяет гибель организма. Такой переход к альтернативному выражению эффекта поражения предполагает известный критерий вредности градируемого показателя, т.е. по существу подразумевает диагностику состояния норма-патология, основанную на концепции пороговости поражающего действия токсиканта.

Ниже мы остановимся на понятии "норма". Здесь же отметим важнейший в токсикологии факт перехода количественных изменений к новому качественному состоянию. Каждый такой переход соответствует переходу с одного уровня организации биологических систем на более высокий. При этом любой альтернативный эффект (наличие или отсутствие поражения) отражает реакцию более высокого уровня организации на критическую степень градируемого эффекта, чем регистрируемый на предыдущем уровне.

Поясним сказанное примером. Большинство авторов, основываясь на высоком сродстве свинца, ртути и других тяжелых металлов к SH-группам, придерживаются мнения о ведущей их роли в развитии интоксикации. Происходящая при этом блокировка функциональных групп реализуется широким спектром физиологических, биохимических, иммунных и других реакций отдельных органов и систем животного организма. Предположим, что дозовая зависимость в координатах "уровень токсического элемента в организме-снижение активности фермента" применительно к конкретной ферментной системе имеет вид (рис. 1, B). При некоторой дозе токсиканта $C_{кр1}$ начинает снижаться активность соответствующих ферментных систем, вплоть до полного их подавления (см. рис. 1, B). Естественно, что при определенном ингибировании этой системы (достижение уровня токсического фактора, соответствующего значению $C_{кр2}$) начинает проявляться поражение отдельных клеточных структур и их функций, наиболее чувствительных к данному виду интоксикации (рис. 1, B). В нашем случае отравленными ртутью или свинцом могут быть, например, почки. Иначе говоря, градируемая зависимость на молекулярном уровне "интенсивность токсического фактора-ингибирование ферментной системы" при некотором пороговом значении $C_{кр2}$ приводит к альтернативному эффекту на уровне ткани или органа.

Поражение функции органа по мере возрастания нагрузки достигает следующего порогового значения $C_{кр3}$, при котором возможна гибель организма. Вновь видим переход от градируемого состояния органа к альтернативному эффекту, но теперь уже на организменном уровне.

Популяционный характер зависимости доза-эффект мы обсудим ниже. Сейчас отметим лишь, что в популяции должна существовать некоторая критическая численность особей, ниже которой ее существование в природных условиях невозможно. Есть основания предполагать, что этой критической ситуации соответствует определенный процент "пораженных" особей. И здесь градируемая зависимость "уровень токсического фактора - число "пораженных" животных" (рис. 1, A) является базой для перехода к альтернативной оценке судьбы следующего популяционного уровня организации.

Несмотря на упрощенный характер обсуждаемого примера, можно сделать ряд общих замечаний, отражающих взаимоотношения токсических проявлений на различных уровнях организации биологических систем и определяющих тем самым области интересов различных направлений медицинской и экологической токсикологии, а также их методическое единство.

1. Все альтернативные эффекты по природе своей являются пороговыми. Все градируемые зависимости беспороговы.

2. Пороговый характер альтернативных эффектов основывается на беспороговости предшествующих градируемых зависимостей. В равной мере в беспороговости градируемых показателей присутствует альтернативность эффектов на предшествующих уровнях организации.

3. Критические значения токсического фактора $C_{кр}$, отражающие переход к альтернативным эффектам, сдвигаются в сторону больших значений по мере перехода от низших уровней организации биологических систем к высшим. Действительно, в нашем примере поражение почек начинается при концентрациях больших, чем проявляется токсический эффект на ферментах. Поражение или гибель животных диагностируются при еще более высоких уровнях. В соответствии с определением экологической токсикологии при оценке реакции биологических систем надорганизменного ранга мы имеем дело с более высокими значениями $C_{кр}$.

4. Диапазон действия токсического фактора от первичных признаков до полного поражения объекта в нашем упрощенном примере сужается по мере перехода к биологическим системам надорганизменного ранга. Это означает, что для таких систем даже малые изменения действующего токсического фактора в этом диапазоне могут привести к полному поражению.

Последнее замечание не очевидно. В приводимом примере речь шла о токсическом проявлении лишь в одной ферментативной системе организма. Естественно, что в реальном организме воздействию подвержены многие системы, обладающие различной толерантностью по отношению к конкретному токсическому фактору. Так, в случае свинцовой интоксикации, кроме отмеченного воздействия на почки, наблюдают отклонения в обмене и функционировании различных звеньев саморегуляции, в том числе сердечно-сосудистой деятельности, отмечены характерные нарушения синтеза гема на нескольких ферментативных стадиях и т.д. Наличие широкого спектра токсических проявлений уже на первых этапах интоксикации неизбежно расширяет диапазон токсических доз. Добавим, что на каждом последующем уровне интеграции (организменном, популяционном) имеют место свои специфические процессы компенсации. Подробнее о них для природных популяций речь пойдет ниже. Сейчас отметим, что проблема оценки диапазона действующих доз для биологических систем различного ранга сложна и неразрывно связана с понятием нормы.

1.2. Понятие нормы. Меры токсического воздействия и эффекта

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.

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 неблагоприятного воздействия направлена на поддержание стабильности биологической системы на молекулярном, клеточно-тканевом, организменном и популяционном уровнях организации. Естественно, что понятие нормы должно включать эти адаптационные возможности системы, поэтому о норме следует говорить как о некотором диапазоне значений параметров, характеризующих функционирование системы при возможных изменениях природных факторов.

К воздействию антропогенных факторов, включая техногенное загрязнение, биологические системы различного ранга эволюционно не готовы. Их реакция на техногенный пресс носит неспецифический характер в рамках традиционных, эволюционно закрепленных механизмов компенсации. Лишь в этом случае адаптационные способности могут быть превышены и параметры, характеризующие функционирование биологических систем, могут выйти за рамки допустимого.

Теория нормы применительно к биологическим системам разработана в настоящее время недостаточно. Имеющийся опыт диагностики состояния биологических систем любого уровня показывает, что норма не может быть сведена к простой совокупности среднестатистических величин, характеризующих ее основные функциональные параметры.

Наиболее характерным показателем нормы биологических систем является способность таким образом изменять свои функциональные

параметры в изменяющихся условиях существования, чтобы поддерживать систему в условиях оптимума. Иначе говоря, норма целого – это норма взаимодействия его частей в процессе адаптации системы к условиям существования.

Поскольку вопрос об основных принципах формализации биологической значимости разнородных показателей и параметров не разработан, задача диагностики состояния организма как целого в гигиенической токсикологии в настоящее время представляется достаточно неопределенной. С одной стороны, мы исходим из того, что взаимодействующие уровни токсических веществ могут быть признаны бездействующими только в том случае, если вызываемые ими изменения не выходят за пределы колебания статистической нормы. С другой стороны, именно статистический подход к определению границы нормы подразумевает некоторый произвол при выборе статистических критериев значимости различий.

Чаще всего в качестве допустимой нормы принимается диапазон, равный двум стандартным отклонениям ($M \pm 2S_m$), выход за пределы которого диагностируется как проявление поражения. В ряде случаев доверительный интервал нормы определяется при помощи критерия Стьюдента $M \pm tm$, где m – ошибка среднего, а конкретное значение параметра t находят с учетом числа наблюдений и принятого уровня доверительной вероятности. В токсикологической литературе упоминаются и другие методы оценки границы нормы $M \pm S_m$ или $M \pm 1,5S_m$.

Понятие нормы в экологической токсикологии столь же неопределенно. Популяция как система взаимосвязанных особей уже в силу исходной разнокачественности ее отдельных эколого-функциональных группировок характеризуется разнообразием их ответа на любое внешнее воздействие. Существует своеобразный резерв наследственно закрепленной внутривидовой изменчивости, который проявляется, с одной стороны, в широком спектре реакций отдельных субпопуляционных группировок на техногенное 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 техногенное загрязнение среды.

В связи с изложенным популяционный 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 популяции 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. Аналогичным образом оценка эффекта должна включать некоторые интегральные показатели состояния популяции, непосредственно контролируемые стабильность ее структуры и функции. 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 загрязнения на сообщество водных организмов.

Анализ большого фактического материала убеждает нас, что наблюдаемые проявления токсичности при воздействии практически всех техногенных загрязнителей однозначно коррелируют с накоплением этих веществ в отдельных компонентах биоты.

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

Поясним это примером. Представим, что мы отловили всех животных одного вида, обитающих на некотором загрязненном участке. Уровни загрязняющих веществ у этих животных могут существенно отличаться. Подобные различия обусловлены многими причинами.

Прежде всего это могут быть отмеченные выше различия в интенсивности обменных процессов у отдельных особей или их принадлежность к различным эколого-функциональным группировкам в популяции (половозрелые и неполовозрелые особи, сеголетки и перезимовавшие и т.п.). Возможно и присутствие в выборке зверьков, мигрирующих с менее загрязненных участков.

В любом случае наряду с большинством животных, характеризующихся некоторыми средними уровнями загрязнителей, всегда будут присутствовать в выборке особи с максимальными и минимальными содержаниями токсикантов.

Естественно, что мера токсического воздействия, то, что понимается нами в качестве дозы, не может характеризоваться некоторыми средними значениями содержания токсических элементов в биоте. Такая мера должна отражать изменчивость обменных процессов отдельных организмов, приводящих к варибельности накапливаемых ими уровней токсикантов в однородных группировках, а также учитывать разнокачественность по этому показателю отдельных субпопуляционных групп.

Распределение уровней токсических элементов среди животных в выборке может быть математически выражено одним из законов статистического распределения [6].

Поэтому в качестве популяционной меры токсического воздействия следует рассматривать некоторую интегральную функцию $f(x)$, описывающую статистическое распределение содержаний токсических элементов в организмах, составляющих популяцию или отдельную популяционную выборку (спектр концентраций). Здесь x – содержание вещества во внутренних средах организма (например, концентрация тяжелых металлов в крови). Вводимый показатель является популяционной характеристикой. С одной стороны, он отражает специфику накопления токсических ве-

ществ на организменном уровне, ее обусловленность индивидуальной генетико-функциональной изменчивостью метаболических процессов и энергетических потребностей организмов, принадлежащих однородным популяционным группировкам. С другой стороны, этот показатель не является простой суммой уровней загрязненности.

Изменяющиеся условия существования природных популяций, включая влияние техногенного загрязнения, прямо отражаются на обилии или численности отдельных эколого-функциональных групп (сезонных, пространственных, половых, возрастных и т.д.). Это определяет вклад каждой внутривидовой группировки в общее распределение уровней токсических элементов в популяциях и позволяет рассматривать такие распределения в качестве популяционной меры токсического воздействия.

Проведенный нами анализ содержания токсических веществ в тканях или цельных организмах, составляющих однородную выборку в популяции, показал, что статистическое распределение таких концентраций не симметрично (не может быть описано законом нормального распределения). Наиболее хорошо такой спектр концентраций аппроксимируется логнормальным законом, при котором доля особей с высоким содержанием токсикантов превышает долю с минимальными содержаниями.

Такого же мнения придерживаются и другие авторы, изучавшие распределение свинца, ртути, кадмия в волосах людей, в крови жителей городов Японии [28, 65], в организмах жителей Крайнего Севера [32]. В ряде других случаев на большом фактическом материале также показана справедливость логнормального распределения концентраций токсических элементов.

В этом плане интересны данные американских авторов [58], которые показали, что в отличие от техногенных загрязнителей распределение физиологически необходимых микроэлементов (цинк, марганец и др.) более близко к нормальному (симметричному), а не к логнормальному. Однако в случае, когда эти же элементы поступают в организм в количествах, значительно превышающих необходимое, т.е. выступают в роли токсических элементов, закон распределения их концентраций в тканях трансформируется в логнормальный (асимметричный).

Подобное соответствие эмпирических данных по содержанию токсических элементов в компонентах биоты логнормальному распределению может быть обосновано теоретически.

В. Оттом [63] предложена простая модель, имитирующая поступление загрязнителей в биологические системы, представляющая последовательно соединенные сосуды. В первом из них концентрация вещества равна C_0 . Раствор переливается в последующие сосуды с коэффициентами разбавления D_i , распределенными случайным образом по любому закону.

Конечная концентрация в сосуде m будет

$$C_m = C_0 \prod_{i=1}^m D_i.$$

После логарифмирования

$$\log C_m = \log C_0 + \sum_{i=1}^m \log D_i.$$

Поскольку последний член уравнения представляет собой сумму случайных величин, то, согласно центральной предельной теореме, $\log C_m$ может быть описан нормальным распределением ($\log C_0 = \text{const}$). Это значит, что распределение C_m соответствует логнормальному.

Приведенные соображения, вероятно, справедливы для любой ситуации, связанной с поступлением поллютантов в биологические системы при условии отсутствия каких-либо механизмов регулирования их содержания (избирательное поступление, принудительное перераспределение).

В проблемах экологической токсикологии отмеченный факт асимметрии распределений концентраций загрязнителей в объектах биоты имеет особое значение. Дело в том, что далеко не всегда при техногенном загрязнении природных биоценозов удается отметить существенное изменение средних уровней токсикантов в отдельных компонентах биоты. Обычно такие изменения не выходят за пределы установленной нормы. Нужны значительные воздействия, чтобы эти уровни достигли предельно допустимых концентраций (ПДК) или превысили их. Однако в силу несимметричности распределения концентраций загрязнителей в популяции даже незначительные изменения средних содержаний приводят к существенным увеличениям встречаемости особей с содержаниями токсикантов, превышающих критическое. Ниже мы отмечаем, что это обстоятельство (количество "пораженных" особей) особо важно при оценке состояния популяций.

Таким образом, в экологической токсикологии в качестве аргумента зависимости доза-эффект следует рассматривать спектр концентраций токсических веществ в популяционной выборке, описываемой логнормальным законом распределения.

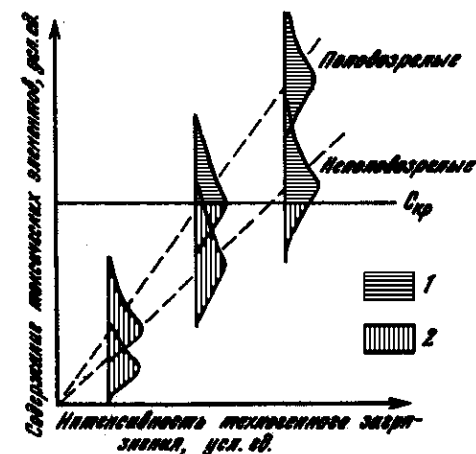
Популяционный ответ на подобное воздействие должен определяться совокупностью показателей состояния, диагностируемых на уровне организма. В то же время ожидаемый эффект должен иметь популяционный характер, т.е. исходить из приоритетности таких показателей, изменение которых прямо связано с жизнеспособностью популяции.

Поскольку стабильность природных популяций в определяющей 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 на 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 интоксикации.

Ранее отмечалось, что в основе современных токсикологических подходов к оценке вредных и безвредных уровней лежит принцип пороговости действия вредного фактора. В экологической токсикологии реализация этого принципа позволит 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 $C_{кр}$.

Рис. 2. Содержание токсических элементов в природных популяциях мелких грызунов в зависимости от интенсивности техногенного загрязнения среды обитания

$C_{кр}$ – критический уровень элементов в организмах. 1 – доля "пораженных" животных, 2 – интактные животные



Подобная оценка токсического эффекта носит популяционный характер, поскольку (при наличии корреляции между содержанием токсических веществ в организме и его состоянием) она связана с отмеченной ранее структурированностью природных популяций по уровням 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 зверьков с повышенным содержанием токсикантов (доли "пораженных" особей).

Таким образом, переход к популяционной форме зависимости доза-эффект предполагает рассмотрение функции "распределение содержаний токсических элементов в организмах, составляющих популяцию, – доля в ней "пораженных особей" [6].

Все изложенное иллюстрирует рис. 2, на котором рассмотрены распределения концентраций токсических элементов в организмах, составляющих популяцию, в условиях возрастающей загрязненности внешней среды. Наличие критического уровня $C_{кр}$ позволяет оценить долю "пораженных" зверьков среди половозрелых и неполовозрелых, отражая тем самым неравномерность токсической нагрузки на эти группы животных.

К сожалению, получение прямых данных, по которым возможна оценка критических уровней токсических веществ 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 задачи 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 значений $C_{кр}$) на условия существования природных популяций. При этом возникают проблемы адекватного учета особенностей обмена токсикантов в природных средах, оценок их количеств, поступающих к животным, и, наконец, прогнозированной реакции популяции на изъятие части "пораженных" зверьков. Все эти проблемы относятся к фундаментальным закономерностям популяционной экологии и частично будут обсуждаться ниже.

1.3. Дозовая зависимость для биологических систем надорганизменного уровня

Мы подробно говорили о дозовой зависимости и возможных механизмах ее модификации применительно к природным популяциям мелких млекопитающих. Это понятно в силу большой методологической разработанности проблемы в классической токсикологии для млекопитающих. Однако в рамках экологической токсикологии правомерны и иные формы зависимости состояния других компонент биоты от интенсивности токсического фактора.

К настоящему моменту имеются лишь отрывочные сведения о дозовых зависимостях для экосистемных параметров. Можно указать на работы А.М. Степанова [24, 39], А.Д. Арманда с соавторами [5], А.С. Алексеева и Е.В. Тарасова [1], в которых проанализирована реакция лесных экосистем на выбросы промышленных предприятий и построены зависимости типа расстояние от источника выбросов–эффект и концентрация металлов в почве (снеге)–эффект. Интересным представляется анализ опубликованных материалов 1950–1970 гг. о состоянии лесов в районе действия одного из крупнейших медно-никелевых комбинатов в Садбери (Канада, провинция Онтарио), выполненный А.В. Салиевым [35]. Автор совместил зависимости расстояние от источника–концентрация SO_2 и расстояние от источника – состояние леса, результатом чего была кривая типа доза–эффект. В двойных логарифмических координатах она представляет собой прямую линию. Однако надежность такой аппроксимации, особенно в области малых концентраций токсиканта, очень невелика.

Сложность перехода к анализу дозовых зависимостей экологических систем надорганизменного уровня связана с практической нереализуемостью активных экспериментов с дозируемыми нагрузками на природные биогеоценозы. Иногда удается частично избежать эти трудности, изучая реакцию микробиоценоза на внесение тяжелых металлов в изолированных почвенных монолитах [42], анализируя сообщества гидробионтов в мезокосмах [33] или острое действие газообразных поллютантов на растения в фитотронах. Однако и в этих случаях затруднена экстраполяция результатов на реальные экосистемы. Это связано прежде всего с кратковременностью экспериментов, не позволяющих учитывать эффекты хронического действия. Кроме того, пространственно-временные масштабы проведения экспериментов не совпадают с характерными пространственными и временными масштабами регуляторных механизмов, определяющих реакцию целостной экосистемы на токсическое действие и в конечном счете на ее судьбу. Все это определяет необходимость оперирования результатами пассивных экспериментов, примером которых может быть ряд биоценозов, расположенных на разном удалении от мощного источника эмиссии загрязнителей.

Другая трудность связана с неопределенностью дозы токсической нагрузки в реальной ситуации. Выбросы реальных источников загрязнения, как правило, многокомпонентны, и не всегда удается выделить один или два ведущих токсиканта. Выше мы отмечали, что в качестве меры токсического воздействия можно рассматривать уровни токсических элементов в отдельных компонентах биоценоза.

Часто в качестве относительного показателя общей токсической нагрузки используют сумму превышений подвижных форм токсических элементов над фоном концентраций в почве. При этом исходят из следующего:

- содержание элементов определяется их многолетним поступлением и, следовательно, отражает уровень многолетней токсической нагрузки;
- токсические элементы составляют основную часть пылевидных выбросов и хорошо определяются аналитически;
- перечисленные элементы определяют основное токсическое действие выбросов.

Подчеркнем, что переход к относительным показателям нагрузки означает переход к некоторой обобщенной характеристике всего комплекса загрязнителей. Строго говоря, относительный показатель теряет прямой токсикологический смысл, поскольку токсическое действие на экосистему определяется не только медью, свинцом, кадмием, но также и комплексом всех остальных поллютантов, связанных с этими элементами коррелятивными связями.

Наконец, третья трудность анализа зависимостей доза–эффект на уровне экосистем связана со значительно большей пространственно-временной вариабельностью параметров по сравнению с другими уровнями организации. Далее мы покажем, что она определяется как естественной мозаичностью экологических факторов, так и пространственной неоднородностью распределения дозы токсической нагрузки. Для ее преодоления необходимо соблюдение ряда условий. Прежде всего, источник выбросов должен действовать достаточно длительное время с тем, чтобы функционирование экосистем вышло на относительно стационарный уровень. Это позволяет редуцировать зависимость доза–эффект–время до зависимости доза–эффект. Второе условие касается подбора пробных площадей: необходима их максимальная однородность по параметрам рельефа, почв, растительности и т.д. Это дает возможность существенно уменьшить естественную мозаичность и вычленить действие техногенного фактора. Наконец, третье условие связано со статистическим характером зависимостей, для анализа которых необходим значительный объем выборки. Это входит в определенное противоречие с господствующей современной "опытно-контрольной" идеологией биоиндикационных исследований, когда акцент делается на парные сравнения. Для корректной аппроксимации дозовых зависимостей уравнениями регрессии и их последующего анализа оптимальный объем выборки должен составлять величину порядка 20–30 площадок.

Коротко остановимся на некоторых моментах математического аппарата при анализе дозовых зависимостей. Представляется наиболее целесообразным аппроксимировать зависимости доза–эффект логистическим уравнением первого порядка:

$$Y = \frac{A - a_0}{1 + e^{\alpha + \beta x}} + a_0,$$

где Y – эффект, x – доза, A – максимальный уровень, a_0 – минимальный уровень; α и β – коэффициенты. Это уравнение отражает современные

системные представления о существовании двух уровней функционирования системы и наличия более или менее резкого перехода между ними. Тем самым сохраняется преемственность классической токсикологии и экотоксикологии.

Нахождение коэффициентов уравнения может быть выполнено двумя путями:

– традиционным методом наименьших квадратов после линеаризации уравнения логарифмированием;

– итерационным методом численного оценивания Марквардта. Эта процедура требует значительного объема вычислений и поэтому эффективно может быть реализована только с использованием ЭВМ. Суть метода сводится к первоначальному заданию начальных значений параметров, на каждом шагу итерации значения коэффициентов "подгоняются" так, чтобы минимизировалась сумма квадратов отклонений от кривой. Остановка процедуры происходит при достижении заданной величины различий между последовательными шагами итераций.

В первом случае параметры A и a_0 интерпретируются как верхняя и нижняя асимптоты. Во втором – как средние значения "верхнего" и "нижнего" скопления точек. Если классический вариант расчета логистической кривой используется при описании временных процессов со стабильным выходом на плато, то во втором случае рассматривается изменение параметров в пространственном градиенте, когда разброс исходных значений велик.

Мы осуществляли оценку параметров логистического уравнения вторым способом. В процессе расчета выделяли три критические точки [20]:

- верхнюю X_v , соответствующую началу токсических проявлений;
- нижнюю X_n , отражающую выход на новый стационарный уровень;
- среднюю X_c , представляющую собой "полулетальную дозу".

Мы использовали также показатель, характеризующий переход между верхним и нижним уровнями (индекс крутизны):

$$K = 1 - \frac{x_v - x_n}{x_{\max} - x_{\min}},$$

где x_{\min} , x_{\max} – "начало" и "конец" градиента нагрузки. Теоретически индекс изменяется от нуля (очень плавный переход) до единицы (максимально резкий переход). Фактически индекс – удобно интерпретируемая форма тангенса угла наклона прямой, описываемой логистическим уравнением в логарифмических координатах. Очевидно, сравнивать различные кривые по параметру крутизны ступени можно только в том случае, если они построены на одном и том же градиенте.

Рассмотрим результаты нашего анализа дозовых зависимостей для отдельных компонент экосистем. Работы проведены в подзоне южной тайги в районе действия выбросов крупного медеплавильного завода. Основными ингредиентами эмиссии являются сернистый ангидрид и пылевидные частицы с адсорбированными на них тяжелыми металлами (Cu, Pb, Zn, Cd и др.). Пробные площадки расположены на удалении от 0 до 30 км от источника эмиссии и приурочены к нижним частям склонов. На каждой из площадок измерены концентрации подвижных форм меди,

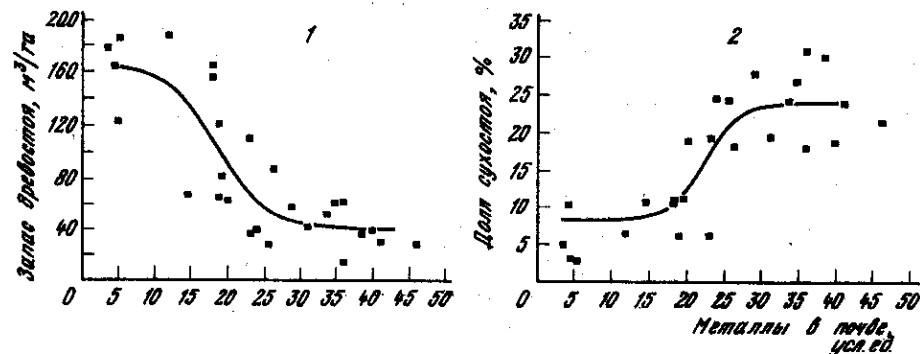


Рис. 3. Зависимости доза-эффект для запаса пихты (1) и доли сухостоя пихты по общей полноте древостоя (2)

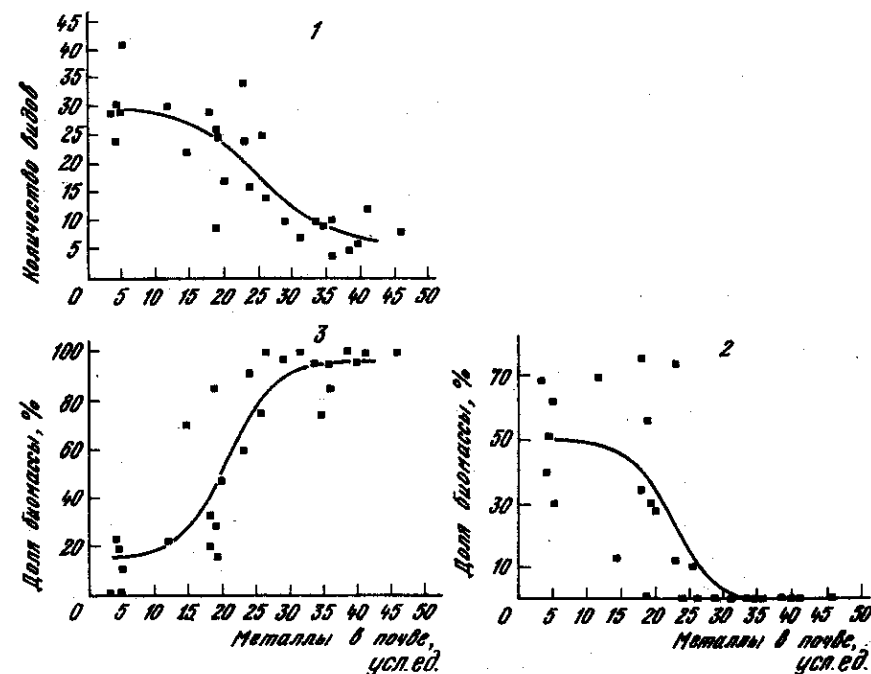


Рис. 4. Зависимости доза-эффект для видового богатства травостоя (1), доли крупнотравья (2) и хвоща (3) в общей биомассе

свинца и кадмия в верхнем (0–5 см) слое почвы. В анализ включены параметры древесного и травяно-кустарничкового ярусов (материал получен совместно с Е.В. Хантемировой и Г.Н. Ахметшиной), лесных подстилок, почвенного микробоценоза и эпифитных лишайников (материал предоставлен И.Н. Михайловой). Количество площадок для различных компонент колеблется в пределах 15–35.

Зависимости доза-эффект представлены для параметров древесного

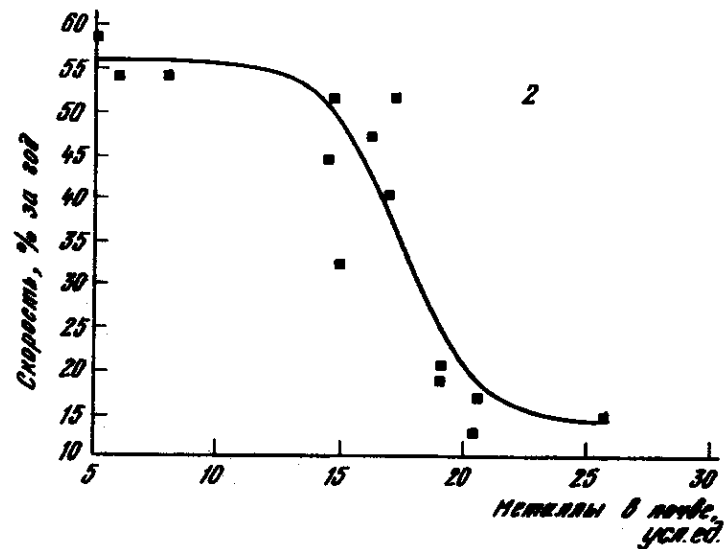
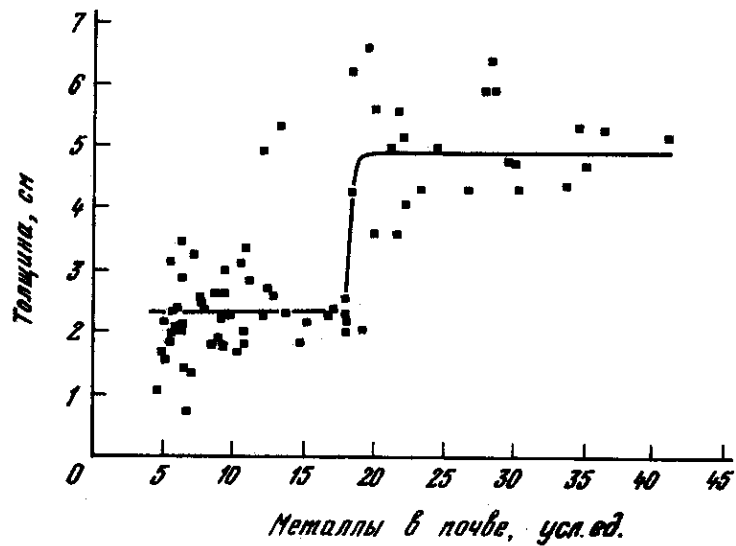


Рис. 5. Зависимости доза-эффект для средней толщины подстилки (1) и скорости деструкции целлюлозы (2)

(рис. 3), травяно-кустарничкового ярусов (рис. 4), толщины лесной подстилки (рис. 5), скорости разложения целлюлозы и плотности доминирующей группы почвенной мезофауны – дождевых червей (рис. 6). Подробная информация о характере дозовых зависимостей, включающая меру связи параметра с величиной токсической нагрузки, абсциссы критических точек кривых, индекс "крутизны ступени" и характеристику качества аппроксимации зависимости логистическим уравнением, приведена

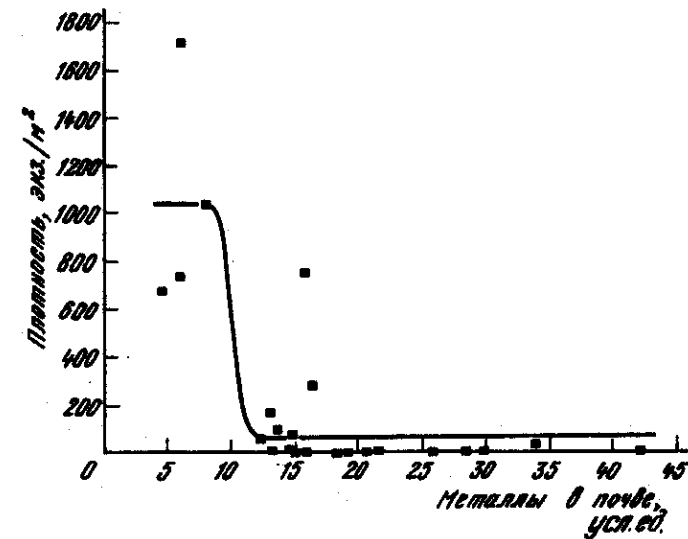


Рис. 6. Зависимости доза-эффект для плотности дождевых червей

в табл. 1. Абсциссы критических точек приведены в безразмерной форме и представляют собой кратность превышения фонового уровня токсической нагрузки.

Мы приводим не все исследованные параметры лесных экосистем, а лишь те из них, которые демонстрируют закономерное изменение в градиенте загрязнения. В ряде случаев оказалось, что логистическая кривая не выходит на плато в области рассмотренных уровней загрязненности.

Большинство полученных дозовых зависимостей носит S-образный характер. Это свидетельствует о наличии двух качественно различающихся уровней состояния экосистем – фонового и импактного. Переход между этими уровнями в большинстве случаев очень резок. Можно говорить, что реакция экосистемы на токсическую нагрузку проходит по типу триггера: имеются два метастабильных и одно неустойчивое (переходное) состояние. Фактически уровень критической нагрузки является оценкой устойчивости конкретной компоненты ценоза. Для наиболее чувствительных из них критическая нагрузка лежит в пределах 1,5–2,0-кратного превышения фоновых значений. В то же время некоторые параметры остаются стабильными вплоть до 6–8-кратного превышения. Кроме того, имеются параметры, которые остаются неизменными на всем градиенте загрязнения. Это, например, общая густота древостоя и общая фитомасса травяно-кустарничкового яруса. Мы видим в этом проявление одного из механизмов устойчивости экосистемы, когда за счет модификации структуры параметров поддерживается стабильность ее функционирования.

Отмеченные структурные изменения в лесных биоценозах могут отражать как прямое токсическое действие загрязнения, приводящее к поражению функционирования отдельных компонент биоты (число "поражен-

Таблица 1

Характеристики зависимости доза-эффект для параметров лесных экосистем

Параметр	R	Критические точки			K	D
		верхняя	средняя	нижняя		
Древесный ярус						
Запас						
ели	-0,27	7,33	7,38	7,45	0,99	30,64
пихты	-0,72***	3,38	4,48	5,55	0,76	70,41
Доля по запасу						
сухостоя ели	0,49**	5,86	6,57	7,29	0,84	44,03
" пихты	0,75***	4,52	5,29	6,05	0,83	66,44
Полнота						
ели	-0,32	7,38	7,86	8,33	0,90	28,64
пихты	-0,58**	4,45	4,55	4,67	0,98	51,06
Доля по полноте						
сухостоя ели	0,49**	6,17	6,81	7,43	0,86	44,28
" пихты	0,75***	4,62	5,31	6,02	0,84	66,12
Доля по плотности						
сухостоя ели	0,46**	7,52	7,69	7,86	0,96	36,13
" пихты	0,55**	3,64	5,12	6,60	0,67	50,21
Сомкнутость полога	-0,53**	8,02	8,40	8,76	0,92	44,71
Параметры возобновления древостоя						
Плотность						
подроста ели	-0,32	5,67	5,67	5,69	0,99	64,40
" пихты	-0,39*	5,69	5,69	5,71	0,99	37,23
Доля подроста (нена- дежного)						
ели	0,31	8,50	8,64	8,81	0,96	39,35
пихты	0,02	2,57	2,69	2,81	0,97	14,45
Травяно-кустарничковый ярус						
Количество видов						
мелкотравья	-0,78***	6,17	6,33	6,48	0,97	76,07
крупнотравья	-0,82***	4,21	5,62	7,02	0,69	71,64
эксплерентов	-0,62***	3,10	5,07	7,05	0,56	50,52
общее	-0,81***	4,43	5,98	7,55	0,66	69,80
Биомасса						
мха	0,74***	6,74	8,74	-	-	68,19
злаковых	-0,41*	4,90	8,95	-	-	16,89
мелкотравья	-0,53**	-	-	-	-	52,21
крупнотравья	-0,72***	-	-	-	-	56,80
хвоща	0,38*	2,88	3,74	4,60	0,81	17,37
эксплерентов	0,31	4,31	4,40	4,48	0,98	12,66
Доля биомассы						
мелкотравья	-0,64***	-	-	-	-	38,86
крупнотравья	-0,72***	4,45	5,38	6,33	0,79	57,57
хвоща	0,82***	3,83	4,93	6,02	0,76	79,16
эксплерентов	0,81***	3,36	4,67	6,00	0,71	78,20
Лесная подстилка ¹						
Толщина						
максимальная	0,46**	4,40	5,17	5,95	0,83	23,54
минимальная	0,52**	4,31	4,36	4,40	0,99	39,26
средняя	0,62***	4,19	4,74	5,29	0,88	45,17

Таблица 1 (окончание)

Параметр	R	Критические точки			K	D
		верхняя	средняя	нижняя		
Почвенный микроценоз						
Скорость деструкции цел- люлозы						
актуальная (in situ)	-0,83***	4,19	4,40	4,60	0,96	84,12
потенциальная	-0,85***	3,81	4,07	4,33	0,94	70,35
Накопление аминокислот	-0,84***	2,71	3,76	4,83	0,76	70,73
Интенсивность азотфик- сации	-0,65**	-	-	-	-	63,56
Почвенная мезофауна						
Плотность						
энхитреид	-0,58**	2,76	2,83	2,88	0,99	87,27
дождевых червей	-0,55**	2,29	2,40	2,50	0,98	71,54
взрослых						
коконов дождевых	-0,55**	2,36	2,48	2,60	0,97	91,60
червей						
пауков	-0,64***	3,71	3,90	4,10	0,96	44,28
дилопод	-0,35	-	-	-	-	50,55
геофилид	-0,64***	2,05	2,69	3,33	0,86	80,95
литобиид	-0,65***	2,79	2,90	3,00	0,98	73,17
жувелиц	-0,58**	2,62	2,74	2,83	0,98	85,75
стафилинов	-0,62***	1,95	2,07	2,17	0,98	88,59
долгоносиков	-0,36	2,86	2,93	3,00	0,98	40,06
личинки мух	-0,47*	2,90	2,95	2,98	0,99	51,08
моллюсков	-0,48*	3,05	3,12	3,19	0,98	56,83
всех групп	-0,60**	2,76	2,81	2,88	0,99	79,42
Доля сапрофагов	-0,63***	2,76	2,83	2,88	0,99	51,27
Эпифитные лишайники ²						
Число видов на площади	-0,68***	2,14	2,29	2,43	0,97	59,03
Покрытие на основании	-0,44*	2,26	2,29	2,31	0,99	25,28
ствола						
Покрытие на высоте	-0,36	1,48	1,50	1,52	0,99	36,94
1,3 м						

Примечание. R – коэффициент линейной корреляции (уровни значимости: * – P<0,05; ** – P<0,01; *** – P<0,001), K – параметр "крутизны ступени", D – доля объясняемой логистическим уравнением дисперсии, %; – – ситуация, когда критические точки кривой находятся вне области реальных значений; ¹ – мощность подстилки приведена для ельников-пихтарников, ² – эпифитные лишайники на березе.

ных" особей, интенсивность деструкционных процессов и т.д.), так и его опосредованное влияние через деградацию среды обитания и снижение или изменение кормовой базы (например, снижение численности вида).

В литературе описаны случаи, относящиеся главным образом, к насекомым-фитофагам, когда отрицательное влияние загрязнения приводит к подавлению защитных возможностей растений (в частности, древесных). Это снижает их способность противостоять действию фитофагов, что

является благоприятным фактором для насекомых и может привести к росту их численности.

Таким образом, из общих соображений следует, что для системы насекомые-фитофаги-древесные насаждения характерно результирующее влияние двух противоположно направленных тенденций: снижение численности из-за прямого токсического действия на насекомых и возрастание их численности в силу ослабления защитных свойств древесины.

По мнению ряда авторов, массовое размножение ксилофагов (стволовые вредители леса) начинается при такой степени ослабления хвойных пород, при которой отмирают лишь отдельные ветки деревьев. Эти условия могут сложиться на некотором отдалении от источников загрязнения. В более загрязненной зоне, где степень отмирания деревьев выше, но кормовая база, используемая ксилофагами, далеко не лимитирует их численность, массовых размножений уже не наблюдается в силу проявления прямого токсического эффекта техногенных выбросов.

Для филлофагов (листогрызущие насекомые) наблюдается подобная же форма зависимости от интенсивности загрязнения.

По мнению И.А. Богачевой [12], разнородной в литературных данных по этим проблемам объясняется тем, что, отбирая пробы вдоль трансекты в направлении от источника загрязнения, исследователь в зависимости от места пробы чаще всего может проследить лишь часть кривой динамики численности насекомых – восходящую или нисходящую ее ветвь. Более правильно с точки зрения экологической токсикологии использовать дозозависимость, определяемую по уровням загрязнителей в биоте (например, фтор в хвое), и при сравнении этих данных с контрольными – из незагрязненных участков. В этом случае возможно получение немоной зависимости, отражающей более высокие и более низкие численности насекомых в зависимости от уровня токсиканта в хвое на опытном и контрольном участках.

Мы привели ряд примеров зависимости доза-эффект, применяемых при оценке состояния биоты или ее отдельных компонент. Естественно, что многообразие токсических проявлений на уровне популяций растительных и животных организмов, их сообществ или целых биоценозов является отражением сложности систем, изучаемых экологической токсикологией, и их своеобразия. Если вводимые нами показатели меры токсического воздействия и эффекта для млекопитающих во многом аналогичны тем, которые применяются в гигиене (так называемые эпидемиологические подходы), то зависимости, отражающие численность объектов, интенсивность деструкционных процессов и др., применимы лишь в экологической токсикологии. Мы хотели еще раз подчеркнуть этим не столько своеобразие изучаемых в экологической токсикологии объектов и систем, сколько обязательный надорганизменный ранг тех показателей, которыми оперирует это направление экологии.

2. СОДЕРЖАНИЕ ТОКСИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ В КОМПОНЕНТАХ БИОТЫ – ВАЖНЕЙШИЙ ЭКОТОКСИКОЛОГИЧЕСКИЙ ПОКАЗАТЕЛЬ МЕРЫ ТОКСИЧЕСКОЙ НАГРУЗКИ

2.1. Влияние абиотических факторов среды

Многочисленными авторами было показано, что повышенное содержание токсических веществ во внешней среде, и прежде всего в почвах, неизменно ведет к повышенным концентрациям этих веществ в растительных и животных организмах.

Казалось бы, дело обстоит предельно просто: 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 техногенную нагрузку на отдельные компоненты биоты.

Однако в реальных условиях существования природных популяций множество трудно учитываемых механизмов влияют на эти процессы. Все многообразие этих проявлений можно условно разделить на две группы действующих факторов, включающих:

– пространственную мозаичность и различие уровней загрязненности территории, определяемых спецификой техногенного воздействия, локальными почвенно-климатическими и физико-химическими условиями среды и др.;

– особенности экологии растительных и животных сообществ, включающие видовую и сезонную специфику пищевых рационов, разнокачественность стадий обитания, миграционные потоки и т.д.

В качестве примера рассмотрим влияние кислотности среды на накопление некоторых токсических веществ в биоте.

Одним из приоритетных техногенных загрязнителей атмосферного воздуха являются выбросы сернистого газа. В результате его окисления до кислоты наблюдается возросшая кислотность дождевой воды. Это так называемые "кислые" дожди. Дренажное удаление такой дождевой воды через почвенные горизонты приводит к снижению pH в почвенных водах и водоемах. Конечным звеном трансформации выбросов сернистого газа являются водные экосистемы, в которые аккумулируется влияние загрязнения значительных территорий и уже в силу этого в наибольшей степени проявляются токсические последствия. В результате подкисления вод в реках и водоемах наблюдаются проявления, связанные не только с прямым токсическим действием на гидробионты низких pH, но и с опосредованным влиянием других факторов.

Из-за того что растворимые формы токсических элементов физиологически более активны, особое значение приобретают некоторые сопутствующие абиотические факторы, включающие процессы осаждения, гидролиза и комплексообразования, в конечном счете определяющие токсичность элементов для биоты естественных водоемов. К таким факторам следует отнести:

– адсорбцию токсических элементов на взвешенных частицах или гидроокислах железа, марганца и ряда других элементов;

– наличие в водоемах анционов, образующих слабо растворимые неорганические соединения (сульфиты, фосфаты, карбонаты и др.), активно сорбируемые донными отложениями;

– жесткость, соленость и pH воды водоема.

Проблемы влияния этих показателей на токсичность ряда элементов широко обсуждаются в литературе. Однако до настоящего времени мы не располагаем четкой и однозначной картиной этого явления.

Так, неоднозначность реакции биоты на изменение только pH водоема можно проиллюстрировать данными ряда авторов.

Американские авторы показали, что возрастание pH с 6 до 8 снижает токсичность свинца для амфибод [52].

Для радужной форели максимальная токсичность пятиоксида ванадия отмечена при pH = 7,7. При больших и меньших значениях этого показателя отмечено ее снижение [66].

На том же объекте изучали влияние токсичности меди при различной жесткости воды в диапазоне pH от 5 до 9. Показано, что влияние pH наиболее существенно при высокой жесткости и при значениях pH от 6 до 7. При меньших (pH = 5) и больших (pH = 8) значениях токсичность снижалась и вновь возрастала при pH = 9.

Другие авторы утверждают, что увеличение жесткости воды должно сопровождаться снижением токсичности металлов.

Характерным примером опосредованного влияния кислотности могут быть данные шведских авторов, которые на примере шведских озер показали, что концентрация свободной, наиболее токсичной формы алюминия в воде может возрастать в 5–6 раз при изменении pH озерной воды от 4,5 до 6 и ниже (рис. 7) [62].

Многие авторы подчеркивают роль гумуса донных отложений, влияние которого на устойчивость биоты не ограничивается его высокой комплексообразующей способностью к связыванию токсикантов. На рис. 7 это иллюстрируют точки А, которые выпадают из общей закономерности. По мнению авторов, донные отложения соответствующих озер характеризуются высоким содержанием гумуса.

Отметим, что, кроме чисто химических взаимодействий, в изменении метаболических свойств и токсичности ряда элементов может участвовать биота.

Так, большое значение имеет комплекс бактерий донных отложений, который в анаэробных или аэробных условиях может способствовать изменению химической формы ряда токсических элементов и изменению связанной с этим их токсичности. Показано, что в анаэробных условиях происходит восстановление мышьяка As^{5+} до As^{3+} . В аэробных условиях имеют место обратные процессы окисления. Установлено также наличие в донных отложениях четырех видов грибов, восстанавливающих As^{5+} до As^{3+} [53].

Другим ярким примером может служить ртуть в водных экосистемах. Мы имеем в виду интенсивные процессы биологического метилирования, которые, по мнению многих авторов, протекают наиболее интенсивно в поверхностных слоях донных отложений. Известно также, что интенсивность этих процессов прямо пропорциональна величине pH водной среды. В этих условиях накопление метил- и диметилртути в придонной фауне и

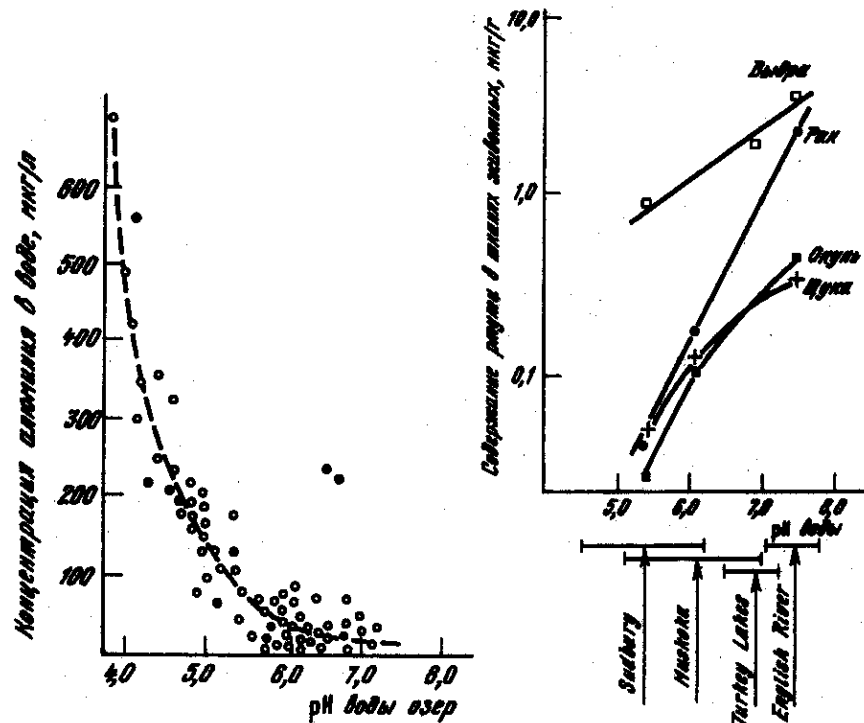


Рис. 7. Зависимость содержания свободного алюминия в воде шведских озер от величины pH

Рис. 8. Содержание ртути в тканях животных в зависимости от pH воды в озерах

планктоне, а вместе с этим и у животных следующих трофических уровней также зависит от кислотности водоема. Это хорошо иллюстрируют данные некоторых авторов, обработанные нами и представленные на рис. 8. Для четырех озер, отличающихся pH воды, показано закономерное возрастание содержания ртути в организмах рака, хищных рыб (щука, окунь), хищных млекопитающих (выдра) по мере возрастания pH в воде озер [72].

Таким образом, в реальных природных экосистемах любые загрязняющие вещества являются источником возникновения сложных смесей компонент, биологическое накопление которых биотой и их токсическое действие далеко не всегда можно предусмотреть.

2.2. Роль пищевых рационов в накоплении техногенных загрязнителей

Возможны два пути поступления техногенных элементов к живым объектам наземных биоценозов. Во-первых, это прямое поступление токсических веществ аэральным путем, через устьица растений, легкие или органы, их заменяющие, у животных. В водных экосистемах это прямое поступление поллютантов из воды, например, за счет ее фильтрации водными организмами.

Второй путь связан с предварительным накоплением загрязнителей в почве (для растений), растительности (для животных-фитофагов), у животных – в жертвах (для хищников).

Зная объем воздушной фильтрации у отдельных видов животных и растений, а также возможные концентрации токсикантов в воздухе или воде, можно показать, что прямой путь поступления значительно уступает пищевому поступлению токсических веществ от почвы к растительности и далее по пищевым цепочкам. Все это определяет особую роль состава пищевых рационов в накоплении токсических элементов отдельными компонентами биоты.

Так, накопление токсических веществ млекопитающими-фитофагами определяется главным образом содержанием загрязнителей в рационах животных. В работах В.С. Безеля [6] показано, что существует определенная корреляция между уровнем тяжелых металлов в растительности и в организмах различных видов мелких млекопитающих.

Считается общепринятым количественно выражать эту связь через коэффициенты накопления (КН), отражающие концентрирование токсических веществ при переходе с одного трофического уровня на другой:

$$КН = \frac{C_{\text{фитофага}}}{C_{\text{растительность}}},$$

где $C_{\text{фитофага}}$ и $C_{\text{растительность}}$ – содержание или концентрация токсических веществ у животных и в растениях.

В качестве примера приведем обработанные нами данные по концентрированию мелкими млекопитающими свинца и цинка [6]. Несмотря на значительный разброс данных, полученных различными авторами для различных видов полевок, в широком диапазоне концентраций свинца в растительности (от 1 до 200 мкг/г) показатель КН можно считать постоянным. Это значит, что содержание элемента в организмах животных прямо пропорционально его уровню в растительности (рис. 9).

Иной характер имеет зависимость для цинка. Особенность трофического перехода цинка определяется главным образом его физиологической значимостью как микроэлемента. Хорошо известен ряд ферментных систем животного организма, которые функционируют лишь в условиях достаточных количеств этого элемента. Упомянем хотя бы угольную ангидразу, катализирующую обратимые процессы гидратации двуокиси углерода, ряд гидротаз и других ферментов. Естественно поэтому, что статус цинка в организме эффективно поддерживается системой активного транспортного переноса через стенку желудочно-кишечного тракта. Регуляторные механизмы поддерживают состояние цинкового гомеостаза как в условия цинковой недостаточности, так и при избыточном его поступлении с рационом.

Поэтому, несмотря на повышенное содержание этого элемента в растительности (пяти-двадцатикратное), уровень цинка в организмах животных остается практически неизменным при концентрации в растительности до 200 мкг/г. Естественно, что коэффициент накопления соответственно снижается.

Приводимые выше содержания токсических элементов в растительности не могут точно соответствовать уровням их поступления в орга-

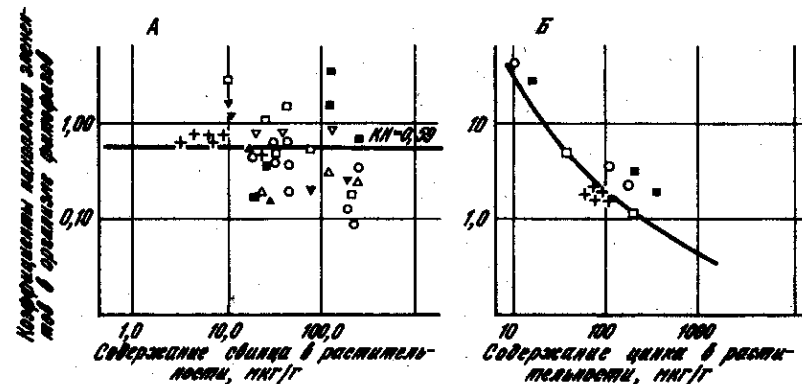
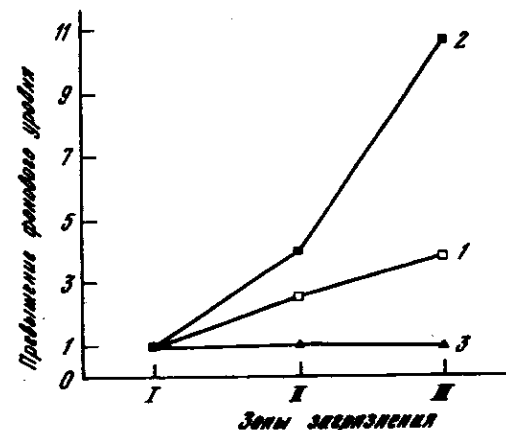


Рис. 9. Коэффициенты накопления свинца (А) и цинка (Б) мелкими млекопитающими по данным различных авторов

Рис. 10. Уровни накопления тяжелых металлов в перезимовавших рыжих полевах

1 – Pb в скелете; 2 – Cd в печени; 3 – Cu и Zn в печени. Зоны загрязнения: I – слабая, II – средняя, III – сильная



низмы животных, поскольку зверьки активно перемещаются по загрязненной территории, а состав их пищевых рационов достаточно пластичен.

Нами совместно с С.В. Мухачевой в качестве интегральной оценки поступления загрязнителей к животным принята концентрация токсических элементов в содержимом желудков. Приведем данные, полученные для рыжих полевок, отловленных на различном расстоянии от крупного завода цветной металлургии (Средний Урал). Условно выделены три зоны, отличающиеся по степени техногенного загрязнения природной среды. Определяли содержание двух приоритетных загрязнителей (свинец, кадмий) и двух металлов, которые относятся к физиологически необходимым (медь, цинк). Уровни этих металлов в содержимом желудков полевок отличались в различных зонах в 2–9 раз (табл. 2).

Из рис. 10 следует, что повышение содержания цинка и меди в рационах рыжих полевок соответственно в 2 и 9 раз практически не влияет на уровни этих физиологически значимых элементов в печени зверьков. В этих же условиях возрастание содержания свинца и кадмия соответственно в 2 и 5 раз приводит к резкому повышению уровня этих элементов в печени (кадмий в 10 раз) и скелете (свинец в 3 раза). Приведенные данные свидетельствуют о барьерной функции стенки желудочно-

Таблица 2

Уровни накопления тяжелых металлов в содержимом желудка рыжих полевок, отловленных в разных зонах техногенной нагрузки, мкг/г сухого веса

Металл	Зона техногенного загрязнения		
	Фоновое	Среднее	Сильное
Свинец	8,35±1,97	15,16±1,75	16,02±2,32
Кадмий	0,88±0,20	2,30±0,31	4,74±0,84
Медь	12,83±1,01	56,51±5,63	115,32±17,02
Цинк	107,06±20,53	135,27±22,67	230,95±30,93

кишечного тракта зверьков по отношению к физиологически необходимым элементам и отсутствию таковой для токсических металлов.

Отметим еще одну особенность накопления токсических элементов. Видовые различия накапливаемых уровней токсических элементов, обусловленные в определяющей мере видовой спецификой пищевых рационов, тем значительнее, чем больше общее загрязнение природной среды.

Герц с соавторами [54] изучали накопление свинца мелкими млекопитающими в придорожных экосистемах, подверженных воздействию выхлопных газов автотранспорта. Показано, что при низких уровнях загрязнения территории трудно говорить о наличии существенных видовых различий в содержании свинца в организмах. Но эти различия становятся значимыми и увеличиваются по мере возрастания загрязненности среды обитания (рис. 11). К подобным же выводам пришли мы при изучении уровней свинца у млекопитающих-фитофагов, обитающих в условиях различных геохимических провинций.

Наличие видовой специфичности накопления тяжелых металлов отмечено и другими авторами. При равных уровнях загрязнения внешней среды это различие естественно объяснить различием экологии животных, и прежде всего структурами пищевых рационов.

Полевки рода *Microtus* (чаще всего серая, или пашенная) являются типичными зеленоядными зверьками. В условиях аэрогенного воздействия отмечается высокое поверхностное загрязнение растительности токсическими элементами. У этих животных более высокие уровни загрязнения, чем у типичных зерноядных видов (например, у лесных мышей). Нужно иметь в виду, что в большинстве случаев зерна злаковых оказываются наименее загрязненными по сравнению с другими частями растений. Лесные полевки, чаще всего рыжие и красные, обладающие смешанным рационом, включающим веточный корм и частично насекомых, имеют промежуточные уровни накопления.

Использование содержимого желудочно-кишечного тракта для оценки уровня поступления токсических элементов в организмы особо оправдано в том случае, когда животные обладают обширной кормовой территорией. Нами совместно с Е.А. Бельским исследовалось содержание ряда токсических элементов в содержимом желудка и кишечника птенцов большой синицы (*Parus major*), обитающих в гнездах на различном расстоянии от крупного завода цветной металлургии. В качестве примера на рис. 12 приведена зависимость уровней свинца, накопленного в скелете птенцов, от

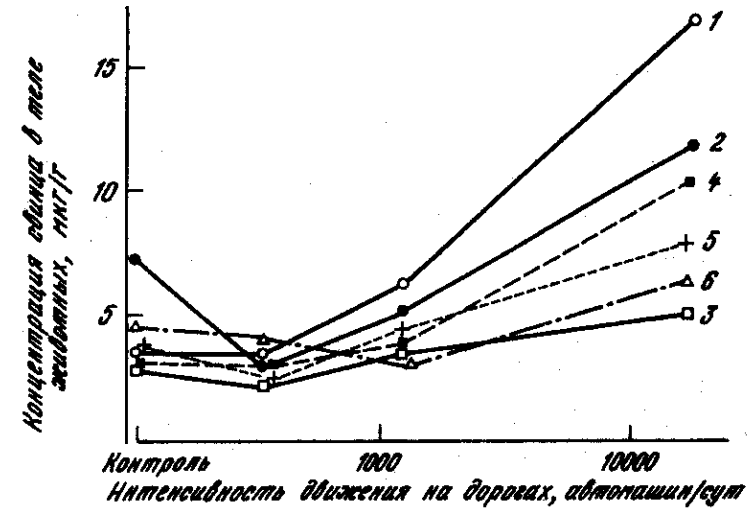


Рис. 11. Содержание свинца в организмах мелких млекопитающих, обитающих у дорог с различной интенсивностью движения (по Гетцу, 1977)

1 — землеройка короткохвостая; 2 — бурозубка короткохвостая; 3 — олений хомячок; 4 — западный хомячок; 5 — прерийная полевка; 6 — домовая мышь

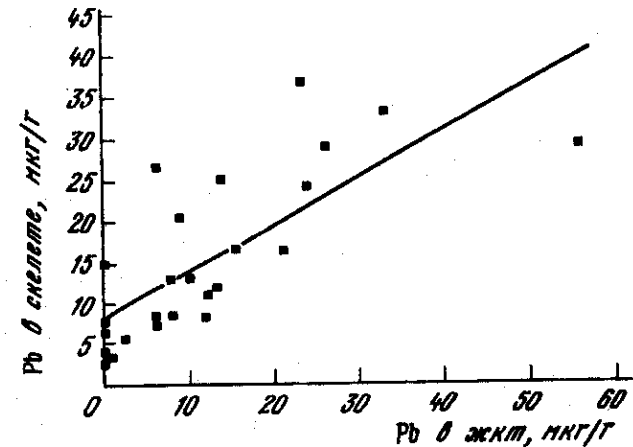


Рис. 12. Зависимость содержания Pb в скелете птенцов большой синицы перед вылетом от концентрации в желудочно-кишечном тракте

содержания этого элемента в желудочно-кишечном тракте. Подобно отмеченному ранее, свинец беспрепятственно проходит через стенки последнего, обуславливая почти линейное возрастание уровня этого элемента в костях.

Можно привести и другие примеры, подчеркивающие роль состава пищевых рационов. В этом плане особое значение в рационах имеет содержание в них мохообразных растений (бриофиты). Бриофагами являются многие виды беспозвоночных (жуки, бабочки, клопы, клещи и т.д.).

Среди позвоночных к бриофагам может быть отнесено свыше 7 видов птиц и более 70 видов млекопитающих. Особая роль бриофитов – в рационе животных северных биоценозов. Ряд авторов отмечают наличие в них ненасыщенной арахидоновой кислоты, защищающей клеточные мембраны млекопитающих и птиц от неблагоприятного влияния низких температур. С экотоксикологической точки зрения наличие бриофитов в рационе обуславливает резкое повышение поступления в организм большинства токсических элементов, поскольку эти растения известны в качестве активных концентраторов радиоактивных и стабильных элементов. По сравнению с другими растениями уровни загрязнителей в бриофитах выше в десять и более раз. Этим же объясняется повышенное поступление токсикантов в зимний период, когда бриофиты составляют значительную часть рациона (у леммингов до 70–80%) (см., например, [41]).

Отметим, что сезонность в поступлении токсических веществ с пищевыми рационами может быть обусловлена не только различием из состава, но и сезонной динамикой содержания токсических веществ в растительности [57]. Так, финские экологи показали, что независимо от типа леса и особенностей ландшафта в окрестностях металлургического завода наблюдается изменение концентраций некоторых элементов в листьях черники в течение вегетационного сезона. Осенью алюминия и ртути содержится в 2–3 раза больше, чем весной. Несколько повышена и концентрация кадмия. В случае цинка зависимость обратная.

Приведем примеры и для водных экосистем. Отмеченные выше биологические процессы метилирования ртути приводят к повышенному концентрированию этого элемента в придонной фауне и планктоне. Доля этих компонент в рационах животных высших трофических уровней определяет накопление ими ртути. Крупные рыбы (судак, щука в пресных водоемах; акулы, меч-рыба, тунец в океане) характеризуются максимальными уровнями ртути, до 90% которой представлено метилированной формой. Выявленная способность органической ртути накапливаться в животных организмах, в отличие от ее неорганической формы, обусловлена прежде всего ее практически полной абсорбцией в ЖКТ. Это в полной мере относится к млекопитающим, жизнь которых и питание связаны с водными экосистемами. Было исследовано содержание ртути во внутренних органах бобров (растительноядные), енотов (всеядные) и выдр (хищники). Содержание ртути в мышцах животных соответственно возрастало от 32 до 278 и 889 мкг/г по мере увеличения содержания рыб и водных животных в их рационах. Авторы этой работы отмечают также, что у енотов и выдр, в пище которых содержание метилртути повышено, в печени и почках возможен процесс деметилизации, приводящий к образованию менее токсичной неорганической формы ртути [71, 72].

Подобная способность различных видов животных к биологическому концентрированию ртути, в значительной мере определяемая долей в их рационах представителей водной фауны, богатой органическими соединениями, может быть проиллюстрирована и данными Клея с соавторами [51]. Они исследовали накопление ртути в тканях и оперении птиц, обитающих на озерах Финляндии. Установлена корреляционная зависимость между загрязнением животных ртутью и уровнем этого элемента в

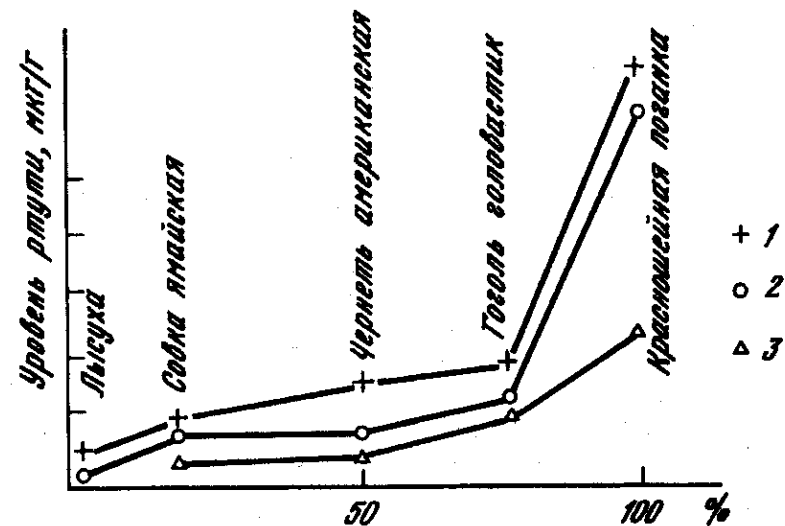


Рис. 13. Содержание ртути в перьях (1), печени (2) и мышцах (3) птиц в зависимости от доли животного корма в их рационе (по данным финских авторов)

рыбе водоемов. Мы представим эти данные для лысухи, совки ямайской, черныты американской, гоголя-головастика и красношейной поганки, доля животного корма в рационах которых возрастает в соответствии с приводимым перечнем. Параллельно с этим возрастает уровень ртути в органах птиц (рис. 13).

Мы привели лишь несколько примеров, иллюстрируя роль пищевых рационов в накоплении токсических элементов животными. Но объем и состав рационов характеризуют не только среду обитания, но и отражают энергетические потребности отдельных субпопуляционных групп, обуславливая в значительной мере гетерогенность уровней токсических веществ, накапливаемых популяцией.

2.3. Гетерогенность природных популяций по уровням токсических веществ

Литературные данные о возрастных особенностях накопления токсических веществ мелкими млекопитающими противоречивы. Показано, например, что у оленьих хомячков взрослые зверьки накапливают большее количество, чем молодые. Аналогичные данные по свинцу получены нами для нескольких видов грызунов [6]. При возрастных особенностях накопления токсических элементов у мелких млекопитающих целесообразно выделять в популяции три функциональные группы животных: неполовозрелые и половозрелые сеголетки, перезимовавшие особи.

Нами совместно с С.В. Мухачевой показано, что по мере увеличения содержания свинца и кадмия в пищевых рационах рыжих полевок максимальные уровни этих элементов в печени отмечены у перезимовавших зверьков (относительно контроля), меньшие уровни – у половозрелых

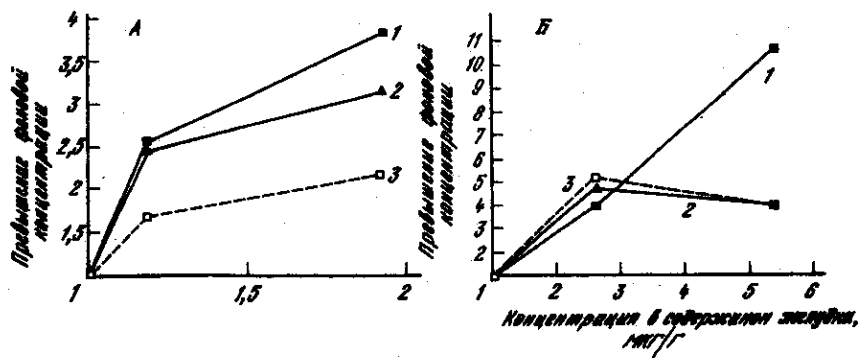


Рис. 14. Уровни накопления свинца в скелете (А) и кадмия в печени (Б) рыжих полевок
1 – перезимовавшие; 2 – половозрелые сеголетки; 3 – неполовозрелые сеголетки

сеголеток, минимальные – у неполовозрелых (рис. 14). При этом возрастные различия проявляются в максимальной степени по мере увеличения токсической нагрузки.

Поскольку аналогичная зависимость отмечена нами выше при анализе видовой специфичности накопления токсических элементов, то можно говорить о некоторой общей закономерности, согласно которой максимальная дифференциация животных (возрастная, видовая) по накоплению ими токсических элементов проявляется в наибольшей степени по мере возрастания токсической нагрузки на животных.

Возрастная динамика накопления токсических элементов, особенно радиоактивных изотопов, была предметом многих исследований. В лабораторных условиях, когда хроническое воздействие токсического элемента начинается в любой момент постнатального развития, концентрация последнего, особенно в скелете, постоянно возрастает. В природных условиях поступление загрязнителя в развивающийся плод происходит за счет организма матери. Однако низкая оссификация плода, а также ограниченная проницаемость плацентарного барьера для большинства токсических веществ приводят к тому, что в период утробного развития уровни загрязнителей в тканях плода далеко не достигают уровней, соответствующих материнскому организму. Показано, например, что содержание стронция-90 в скелетах новорожденных лабораторных крысят может быть в 4–10 раз ниже соответствующего уровня у матери [18]. Аналогичная картина наблюдается для других элементов. Это обстоятельство – низкий начальный уровень техногенных элементов в скелетах и других тканях – является причиной последующего роста концентрации элемента с возрастом. Наши исследования накопления свинца у полевок показали, что возрастные отличия тем выше, чем более высокие концентрации элементов обнаруживаются в рационе зверьков.

Влияние пола животных. Известен ряд работ, в которых указывается на половые различия в накоплении токсических элементов мелкими млекопитающими. По нашим данным, у красных полевок на всех участках содержание свинца в скелетах самцов превышает уровни этого элемента у самок [6]. Установлено, что метаболизм скелета позвоночных в значи-

тельной мере подвержен влиянию гормональных факторов. Возможно, что отмеченные половые различия обусловлены именно этим обстоятельством. Вместе с тем нельзя исключить возможное влияние природных условий и особенностей экологии животных (вообще говоря, не исключая опосредованное влияние на гормональную систему). По мнению В.Е. Соколова и Д.А. Каменова [38], повышенные уровни варфарина у самцов домовых мышей могут быть обусловлены необходимостью иметь более высокий энергетический потенциал в связи с их ролью в поддержании активной иерархической структуры популяции.

При анализе собственных данных по накоплению свинца красными полевками мы исходили из того, что составы пищевых рационов зверьков обоего пола не отличаются. Можно говорить лишь об особенностях экологии самцов и самок, обитающих в природных условиях (суточная активность зверьков, размеры индивидуальных участков, участие в размножении и т.д.). Различия, вероятно, могут быть сведены к энергетическим затратам зверьков и, как следствие этого, к количеству потребляемого корма и поступающего с ним токсического элемента. Для оценки энергетических потребностей зверьков различного пола мы проанализировали заполненность их желудочно-кишечного тракта. Показано, что у самцов суточное потребление пищи примерно на 30–40% выше, чем у самок [6]. Эти цифры хорошо соответствуют повышенным уровням свинца в скелетах самцов. Подобно возрастным зависимостям, половые различия тем значительнее, чем выше уровень техногенных элементов в окружающей среде.

В широком плане структурированность природных популяций мелких грызунов, характеризующихся ежегодной сменой поколений, предполагает не только отмеченную возрастную и половую дифференциацию, но и наличие разнокачественности отдельных функциональных группировок животных.

Поскольку смежные когорты животных несут в популяцию сходную функциональную нагрузку и обладают неоднородностью по большинству морфологических, физиологических и других показателей, то, желая упростить ситуацию, можно объединить эти когорты в следующие "физиологические функциональные группы" – ФФГ (по Г.В. Оленеву [34]).

ФФГ-1 – перезимовавшие животные, как правило в подавляющем большинстве размножающиеся. Им свойственны бурный весенний рост и активное вступление в размножение.

ФФГ-2 – неразмножающиеся сеголетки; обычно это представители последних осенних когорт. После короткого периода роста, на первом этапе постнатального развития (от выхода из гнезда до 30–35-дневного возраста), зверьки прекращают рост и в заторможенном состоянии "консервированной молодости" (термин С.С. Шварца) переживают зиму и переходят в ФФГ-1. Установлено, что среди животных ФФГ-2 могут быть и зверьки, родившиеся весной или в начале лета, т.е. представители первых когорт. При этом также происходят консервация молодых животных, выраженная в "несвоевременной" (ранней) задержке развития, и снижение интенсивности обменных процессов. Подобное состояние продолжается до весны, когда животные быстро достигают половозрелости. Если в обычных условиях доля таких "резервных" животных в популяции невелика

(редко превышает 10–15% от общей численности сеголеток первых когорт), то при неблагоприятных условиях весенне-летнего периода по этому резервному пути могут развиваться многие зверьки, родившиеся от перезимовавших родителей.

ФФГ-3 – размножающиеся сеголетки; обычно это большинство особей первых весенних когорт, по сравнению с ФФГ-2 не прекращающие рост, бурно развивающиеся и быстро вступающие в размножение.

Роль выделенных ФФГ в популяции строго специфична, как и их дальнейшая судьба. ФФГ-1 и ФФГ-3, несмотря на различие в возрасте и происхождении, по всем показателям взрослые. Размножаясь, они способствуют наращиванию численности. ФФГ-2 – физиологически молодые особи – основа популяции следующего года. Роль функции ФФГ-2 – пережить с наименьшими потерями осенне-зимне-весенний период и летом дать потомство. Существенной особенностью группировок является специфика продолжительности их жизни: ФФГ-2, переходящая весной в ФФГ-1, живет 12–14 месяцев, а ФФГ-3 – всего 3–4 месяца. Скорость старения при этом (по динамике возрастных маркеров) у ФФГ-3 в 1,8 раза выше, чем у ФФГ-2.

Возникает вопрос, в какой мере подобная разнокачественность способна защитить популяцию в условиях техногенного загрязнения. Мы имеем в виду возраст достижения зверьками половой зрелости, в течение которого даже в условиях длительной консервации продолжается накопление токсических элементов в организмах. Это может привести к повышенному количеству животных с высокими уровнями загрязнителей среди тех, которые должны обеспечить весенний подъем численности. Возможно, что резерв популяции, создаваемый ею при неблагоприятных погодных и кормовых условиях, наиболее уязвим при техногенном загрязнении среды.

Этот вопрос мы исследовали при имитации на математической модели обмена ртути всех трех перечисленных режимов развития животных, при которых достигается половозрелость [6].

Показательно, что для условий загрязнения природной среды неорганическими соединениями ртути у животных, находящихся в состоянии летне-зимней консервации, уровни элемента в организмах не превышают таковые у перезимовавших зверьков осенних генераций. Характерно, что в этих условиях половозрелые сеголетки (ФФГ-3) накапливают существенно меньшие количества ртути.

Таким образом, наиболее защищенными от техногенного загрязнения являются половозрелые сеголетки, определяющие летне-осенний подъем численности. Зимующая часть популяции, обеспечивающая ее выживание в зимнее время и появление первых летних генераций, подвержена наибольшему токсическому влиянию. Однонаправленность токсического действия загрязнителей и неблагоприятных факторов зимовки создает особые критические условия для выживания популяций мелких млекопитающих в зонах техногенного загрязнения, кроме того, относительная резистентность половозрелых сеголеток и благоприятные условия для быстрого летнего восстановления численности популяции могут привести к периодическому заселению зон интенсивного загрязнения за счет молодых мигрирующих зверьков.

2.4. Техногенная деградация природной среды и пространственная гетерогенность популяций

Важнейший момент, определяющий уровни накопления токсических элементов компонентами биоты, – 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. На эту естественную мозаичность природной среды накладывается неоднородность полей загрязнения, вызванная неравномерностью воздушных потоков, особенностью рельефа местности и других географических параметров территории. 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.

Пространственную неоднородность техногенной нагрузки на природные экосистемы можно оценить по загрязнению снежного покрова, традиционно используемого в прикладных экотоксикологических исследованиях в качестве субстрата, депонирующего аэральные выбросы поллютантов. Анализ его загрязненности позволяет оценивать величины их выпадений за зимний период и ориентировочно за год. Соответственно это дает возможность измерить не только величину, но и вариабельность "всегда" токсиканта в экосистему.

В качестве примера такого анализа рассмотрим результаты наших работ, проведенных на Среднем Урале возле крупного медеплавильного завода [16]. Было выбрано три пространственных масштаба: наномасштаб (площадка 10×10 м), микромасштаб (100×100 м), макромасштаб (4×5 км). Все масштабы проанализированы для трех зон нагрузки – сильной (удаление от завода 3–6 км), средней (13–16 км) и слабой (17–20 км). Пробы снега отобраны в конце зимы на всю глубину снежного покрова. В снеговой воде методом атомно-абсорбционной спектроскопии определены концентрации водорастворимых форм Cu, Pb, Cd, Zn, Ni и As; потенциометрически – фтор-иона и спектрофотометрически – сульфат-иона. Результаты представлены в таблице 3.

Обращают на себя внимание достаточно высокие величины коэффициентов вариации, свидетельствующие о значительной пространственной неоднородности, которая проявляется при всех масштабах рассмотрения. Эти значения во многом неожиданны, если учитывать априорно принимаемую достаточную однородность распределения концентрации поллютантов в атмосфере.

Величина пространственной вариабельности концентраций непостоянна – она меняется в зависимости от масштаба рассмотрения и зоны нагрузки. Для зоны слабой нагрузки неоднородность либо одинакова при разных масштабах, либо уменьшается с их увеличением. Для зоны сильной нагрузки проявляется обратная тенденция: варьирование увеличивается при переходе от нано- к макромасштабу. Уровень вариабельности в целом ниже в зоне сильного загрязнения.

Таблица 3

Коэффициент вариации концентраций токсикантов в снежном покрове для различных пространственных масштабов и зон нагрузки

Масштаб	Зона	Токсикант							
		F ⁻	SO ₄ ⁻²	Cu	Zn	Pb	Cd	Ni	As
Нано-	1	0,21	0,34	0,24	0,23	0,27	0,27	0,28	0,26
	2	0,12	0,46	0,26	0,08	0,84	0,62	0,35	0,24
	3	0,41	0,36	0,39	0,63	1,44	1,44	0,53	0,32
Микро-	1	0,16	0,37	0,26	0,33	0,28	0,17	0,30	0,30
	2	0,23	0,86	0,38	0,37	0,91	0,59	0,34	0,36
	3	0,46	0,52	0,49	0,49	0,58	1,43	0,47	0,35
Макро-	1	0,55	0,47	0,65	0,40	0,72	0,70	0,30	0,40
	2	0,29	0,20	0,28	0,34	0,60	0,42	0,43	0,52
	3	0,26	0,39	0,21	0,28	0,80	0,88	0,26	0,29

Примечание. Зоны нагрузки: 1 – сильная, 2 – средняя, 3 – слабая.

Рассмотрение причин наблюдающихся различий в пространственной неоднородности техногенной нагрузки выходит за рамки настоящей монографии и требует специального изучения. Важно подчеркнуть, что токсическая нагрузка от поступающих поллютантов существенно неоднородна уже на самой начальной стадии "входа" в экосистему. В дальнейшем при поступлении токсикантов в почву эта неоднородность может либо уменьшаться, либо увеличиваться.

Пространственная неоднородность загрязнения почвы и растительности. Распределение поллютантов в почве носит более сложный характер, поскольку определяется не только вариабельностью их поступления, но и перераспределением в радиальных и латеральных потоках, сорбцией на почвенных минералах, поглощением почвообитающими организмами и т.д. Структура загрязнения почвы – это основная часть "матрицы", определяющая структуру токсической нагрузки на все остальные компоненты экосистемы.

Изучение варьирования в почве тяжелых металлов было начато в работах Н.Г. Зырина [21], показавшего, 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 рассмотрения. Эти выводы подтверждаются также другими авторами [30], хотя приводимые оценки вариабельности в ряде случаев существенно выше (до 25–80% для валового содержания и до 130% для подвижных форм металлов).

Влияние техногенного поступления тяжелых металлов на неоднородность их распределения в почве рассмотрим на примере наших работ, проведенных совместно с И.В. Бабушкиной. В том же районе действия медеплавильного завода были выбраны отмеченные выше три зоны загрязнения. Последняя зона (слабого воздействия) характеризует региональный (фоновый) уровень. В каждой зоне были рассмотрены сходные пространственные масштабы (нано-, микро- и макро-). Для каждого из

Таблица 4

Коэффициент вариации концентраций тяжелых металлов в почве в разных зонах загрязнения и при разных пространственных масштабах отбора проб

Зона загрязнения	Пространственный масштаб отбора проб, м	Cu	Zn	Pb	Cd
Сильное	10×10	53,14	29,63	47,92	50,92
	100×100	88,36	19,66	57,81	45,93
	1000×1000	78,11	35,96	43,70	41,13
Среднее	10×10	67,95	31,24	29,61	37,86
	100×100	68,07	31,07	39,22	30,04
	1000×1000	70,71	19,68	68,33	40,65
Слабое	10×10	31,53	32,11	32,17	46,50
	100×100	45,25	23,28	45,41	37,69
	1000×1000	32,12	23,93	29,07	35,44

масштабов было отобрано по 25 физически усредненных проб верхнего (0–5 см) слоя почвы. Каждый образец составлялся из 5 индивидуальных, отобранных "конвертом", со сторонами 25 см, 5 м и 25 м (соответственно масштабам). Были измерены концентрации подвижных форм меди, цинка, свинца и кадмия¹. Результаты оценок коэффициентов вариации концентраций приведены в табл. 4. Прежде всего, необходимо отметить, что уровень вариабельности концентраций металлов в почве в целом выше, чем в снеге. Для всех элементов, кроме цинка, прослеживается тенденция увеличения пространственной неоднородности при переходе от зоны слабого загрязнения к сильному. Уровень вариабельности при разных пространственных масштабах различается незначительно.

Полученные нами оценки пространственной неоднородности совпадают с результатами других авторов. Так, например, в работе Л.Н. Серебряниковой и соавторов [37] было показано, что при техногенном загрязнении территории варьирование концентраций подвижных форм увеличивается с 8–20 до 40–85%.

Итак, при техногенном поступлении тяжелых металлов в экосистему пространственная неоднородность распределения их концентраций увеличивается в ряду снег–почва и еще сильнее возрастает неоднородность распределения дозы токсической нагрузки для почвенной и наземной биоты. Даже в пределах площадки 10×10 м концентрации металлов могут различаться в несколько раз. Из-за этого организмы, обитающие в пределах столь ограниченной территории, будут подвергаться существенно различающемуся риску поражения. Такая же ситуация имеет место и при рассмотрении других пространственных масштабов.

Одной из причин этого может быть вариабельность таких почвенных параметров, как содержание органического вещества, физической глины, емкости катионного обмена, кислотности почвенного раствора и т.д.

¹ Экстрагирование осуществлялось 5%-ной HNO₃ (соотношение почва: экстрагент равно 1:5, время экстракции – один сутки). Данная методика позволяет оценить подвижные формы и ближайший резерв металлов в почве.

Таблица 5

Коэффициент вариации концентраций тяжелых металлов у растений
в разных зонах загрязнения и при разных пространственных масштабах отбора проб

Зона загрязнения	Простран- ственный масштаб отбора проб, м	Вид растений	Cu	Zn	Pb	Cd	
Сильное	10×10	1	35,0	54,2	42,9	32,9	
		2	21,4	63,3	44,8	33,0	
		3	69,3	47,7	66,3	58,7	
	100×100	1	48,4	41,1	49,1	43,1	
		2	60,4	39,5	57,8	72,7	
		3	68,0	31,1	54,5	28,6	
	1000×1000	1	34,1	41,2	33,6	38,2	
		2	37,2	25,2	37,6	56,5	
		3	52,6	39,4	81,8	41,5	
Среднее	10×10	3	95,1	77,6	33,8	43,8	
		4	43,9	33,8	37,7	48,0	
	100×100	3	54,5	41,2	70,9	42,9	
		4	37,0	25,3	26,5	67,2	
	1000×1000	3	47,7	64,3	60,2	52,0	
		4	81,1	51,9	46,7	89,5	
	Слабое	10×10	3	42,1	10,8	67,1	25,4
			4	52,8	144,2	63,6	65,6
100×100		3	63,0	75,1	49,1	67,7	
		4	39,2	31,7	46,9	55,5	
1000×1000		3	60,0	89,7	69,1	37,8	
		4	49,8	86,8	43,0	48,2	

Примечание. 1 – брусника, 2 – черника, 3 – вейник, 4 – майник.

Естественно, что неоднородность загрязнения почвы сказывается на вариабельности концентраций тяжелых металлов в растительности. Сбор материала был осуществлен по той же схеме (работы проведены совместно с И.В. Бабушкиной). В анализ было включено четыре вида растений травяно-кустарникового яруса. Металлы определены в листьях (для брусники и черники) и листьях и стеблях (для вейника и майника). Результаты представлены в таблице 5.

Анализ материалов затруднен тем, что ряд видов присутствует не на всех зонах загрязнения (из-за их техногенной элиминации). Тем не менее установлено, что варьирование концентраций металлов в растениях выше, чем в почве. Имеются межвидовые различия в уровнях вариабельности. Наблюдается тенденция увеличения варьирования при переходе от зоны слабого загрязнения к сильному.

Итак, можно заключить, что пространственная неоднородность распределения тяжелых металлов увеличивается в ряду снег-почва-растительность. Те флуктуации в уровнях металлов, которые имеют место еще

на стадии поступления, не нивелируются, а, наоборот, увеличиваются. При переходе к каждому последующему блоку из-за действия специфических механизмов (в почве – это емкость поглощения металлов, биологическая активность и т.д.; в растениях – избирательность поглощения) происходит усиление пространственной неоднородности распределения металлов.

Пространственная неоднородность биологической активности почвы.
Пространственная вариабельность загрязненности почвы должна привести к вариабельности ее функционального состояния.

Одним из факторов, модифицирующих неоднородность распределения тяжелых металлов в почве, является ее биологическая активность, прежде всего целлюлозная. Она определяет скорость разложения органических остатков и тем самым интенсивность высвобождения из них тяжелых металлов. Представляет интерес оценить величину пространственной неоднородности этого показателя. Работа выполнена на тех же участках, подверженных влиянию атмосферных выбросов медеплавильного завода [15].

В отмеченных выше трех зонах техногенной нагрузки, расположенных на различном удалении от завода, в мешочках из капроновой сетки с ячейей 0,14 мм была заложена чистая целлюлоза. Пробы размещались на границе между почвой и подстилкой. Скорость деструкции оценена по убыли воздушно-сухой массы при времени экспозиции в один год. Использованный размер ячеек позволяет говорить, что процесс деструкции определялся исключительно деятельностью микроорганизмов. Пробы целлюлозы были расположены в регулярные 100-метровые линии с шагом в 1 м. Кроме того, в каждой зоне были использованы по три 1-метровые линии с шагом в 10 см, приуроченные к разным элементам пространственной структуры фитоценоза (проекция кроны, лесные поляны).

Характеристики пространственной неоднородности скорости деструкции, а также средние уровни загрязнения почвы тяжелыми металлами представлены в таблице 6. Обращает на себя внимание на фоне снижения средних показателей биологической активности закономерное и очень резкое увеличение величины коэффициентов вариации при переходе к сильно загрязненной зоне. Для 100-метровой линии он возрастает в 10, а для 1-метровой линии – почти в 30 раз. На рис. 15 представлено распределение скоростей по линиям. На фоновой территории скорость достаточно однородно распределена в диапазоне 70–95% и лишь в одном случае опускается ниже 50%. В зоне среднего загрязнения картина иная. Основная часть проб имеет скорости в том же диапазоне (лишь с незначительным смещением нижней границы до 60%), но выявляются пробы с низкими скоростями (10–30%). В зоне сильного загрязнения основная часть проб имеет скорость в диапазоне 5–20%, но выделяются пробы со скоростью выше 70%. Таким образом, действие токсической нагрузки приводит к кардинальному изменению пространственной структуры деструкционного процесса, выражающемуся в разделения территории на два типа микробиотопов – с высокой и низкой скоростями деструкции. На фоновой территории 100% площади занято первым типом; в зоне среднего загрязнения – на 7% площади представлен второй тип; а в зоне сильного загрязнения доля второго типа составляет около 70%.

Таблица 6

Характеристика пространственной неоднородности скорости деструкции целлюлозы и среднего содержания металлов в почве в разных зонах загрязнения

Параметр	Зона загрязнения		
	слабое	среднее	сильное
Концентрация подвижных форм металлов в почве, мг/кг			
Cu	40,68	184,05	280,88
Zn	46,43	80,30	105,20
Pb	22,97	55,20	254,63
Cd	1,16	2,64	6,38
Параметры биологической активности почвы			
Скорость разложения целлюлозы (за год), %	28,2±3,2	74,9±2,5	89,3±1,0
Толщина L и F горизонтов подстилки, см	2,3±0,1	5,5±0,2	5,9±0,2
Коэффициент вариации скорости деструкции, %			
Линия 100 м	9,4	27,6	99,5
Линия 1 м	1,8	31,3	52,4

Следовательно, функциональное состояние почвы в первую очередь определяется не средними величинами скоростей, а долей "пораженного" пространства.

Возможным механизмом изменения пространственной структуры деструкционных процессов может быть следующий. В лесах таежной зоны основной группой целлюлозоразлагающих организмов являются почвенные грибы. Известна их значительная толерантность к высоким концентрациям тяжелых металлов: причем толерантность спор значительно ниже, чем гифов [23]. Исходя из этого, можно предположить, что в первую очередь происходит нарушение процесса колонизации субстратов (за счет уменьшения продукции спор либо из-за снижения их жизнеспособности). В том месте, где спора проросла, образуется "очаг" с высокой скоростью деструкции, на остальной части территории скорость мала. В пользу такого объяснения косвенно свидетельствует тот факт, что вариабельность в 1-метровых линиях увеличивается столь же сильно, как и в 100-метровых. При этом также наблюдается разделение территории на два типа микробиотопов. Следовательно, характерный пространственный масштаб неоднородности деструкционного процесса составляет величину менее 10 см, что может быть связано с характером распространения спор.

Итак, в условиях техногенного загрязнения резко увеличивается пространственная неоднородность биологической активности почвы. С одной стороны, это может быть существенным фактором перераспределения тяжелых металлов в почве и увеличения вариабельности их концентраций, с другой – это является следствием нарушения структуры местообитания и токсического действия тяжелых металлов.

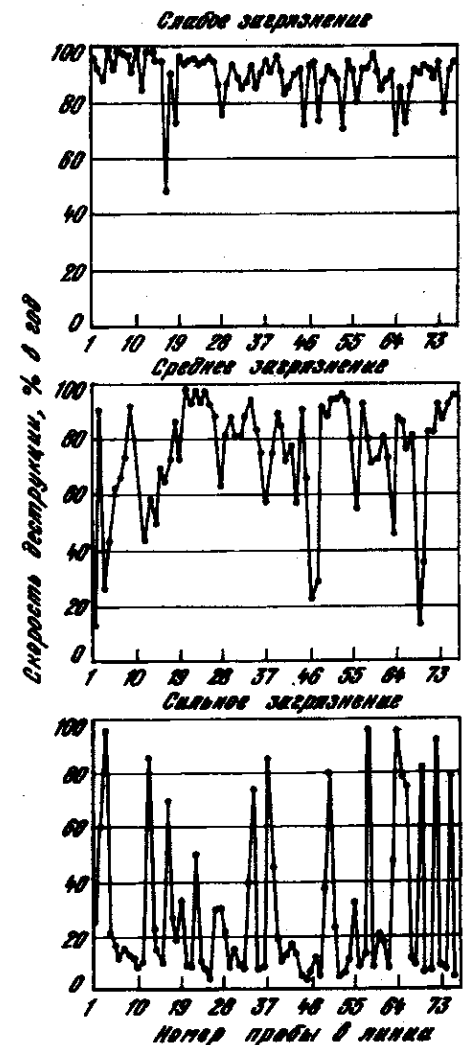
При рассмотрении пространственно-временного аспекта проблемы мы исходим из положения С.С. Шварца [44], согласно которому популяция

Рис. 15. Пространственная структура деструкционного процесса

организмов представляет собой совокупность микропопуляций, связанных друг с другом общностью происхождения из единых популяционных стадий резервации. Поэтому интересующему нас популяционному уровню организации должна соответствовать некоторая пространственно-временная группировка исследуемых организмов. При этом характер пространственной структуры изучаемых объектов популяционного ранга определяется как наиболее выгодным для них использованием ресурса стадий обитания в целом, так и мерой токсического воздействия на них.

Ниже мы подробно обсуждаем роль гетерогенности природной среды в поддержании устойчивости природных популяций. Здесь отметим лишь, что в проблеме техногенной деградации территории принципиальным является возможность пространственного перемещения биологических объектов. Мы имеем в виду возможность поддержания пораженных биоценозов за счет постоянного их пополнения растениями и животными с более чистых или полностью не загрязненных участков. При этом восполнение фитоценозов ограничивается возможностью пространственного рассеивания семян или вегетативных побегов.

Популяции животных, как правило, пространственно более мобильны, постоянный приток особей с чистых территорий может существенно "разбавить" коренное население загрязненных участков. Представим, что для оценки состояния природных популяций мелких млекопитающих мы составили линии ловушек. Среди отловленных животных наряду с коренными обитателями, накопившими максимальные количества загрязнителей, будут незагрязненные или слабо загрязненные зверьки, мигрировавшие с более чистых участков. Таким образом, мера токсического воздействия, определяемая по статистическому распределению токсикантов в



организмах животных, составляющих нашу выборку, может зависеть не только от прямого загрязнения участков, но и от наличия рядом более чистых стадий обитания, откуда возможен постоянный миграционный поток животных.

В заключение мы хотим еще раз подчеркнуть тот важнейший факт, что уровни токсических элементов, накапливаемых компонентами биоты, зависят не только от уровня техногенных выбросов (это очевидно!), но в значительной мере контролируются рядом факторов внешней среды, а также важнейшими внутривидовыми процессами.

3. РЕАКЦИЯ ПОПУЛЯЦИИ НА ЗАГРЯЗНЕНИЕ СРЕДЫ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ЭКОТОКСИКОЛОГИЧЕСКОГО ЭФФЕКТА

3.1. Роль внутривидовых структур в ответе популяции на токсическое воздействие

Сегодня очевидно, что любые попытки предвидеть реакцию систем надорганизменного уровня на загрязнение природной среды должны учитывать исходную сложность их пространственно-функциональной структуры. Обладая различной толерантностью к действию токсического фактора, отдельные субпопуляционные группировки по-разному реагируют на его влияние. Следствием этого могут быть серьезные структурные изменения (например, численности отдельных субпопуляционных группировок, которые могут адаптивно компенсироваться или не компенсироваться изменениями функциональными).

Подобная разнокачественность природных популяций по отношению к действию токсических факторов подтверждается некоторыми авторами.

Различная чувствительность самцов и самок к токсиканту содержится в работе [69]. Авторы в лабораторных условиях исследовали действие повышенных концентраций кадмия в пище на популяционные параметры коллемболы (*Orchesella cincta*(L.)), в том числе ее скорость роста. На рис. 16 приведены данные, иллюстрирующие большую чувствительность самок. Этот факт нельзя связывать с истощением самок в связи с откладкой яиц, поскольку отмеченная картина имела место как при наличии, так и при отсутствии размножения.

В работе [68] в условиях лабораторного эксперимента исследовано действие кадмия на скорость роста свободноживущей почвенной нематоды (*Coenorhabditis elegans*). На рис. 17 представлены результаты при экспозиции культуры нематод в растворе хлорида кадмия в течение 168 часов, имитирующем условия почвенного раствора.

В той же работе определяли влияние кадмия на важнейшую популяционную характеристику – среднюю плодовитость особей (см. рис. 16). В этой связи отметим, что одним из интегральных популяционных показателей является кратность прироста. Использование этого показателя в экологической токсикологии представляется наиболее целесообразным, поскольку по соотношению рождаемости и смертности можно оценить состояние популяции, в том числе и влияние на нее загрязнения среды обитания [13].

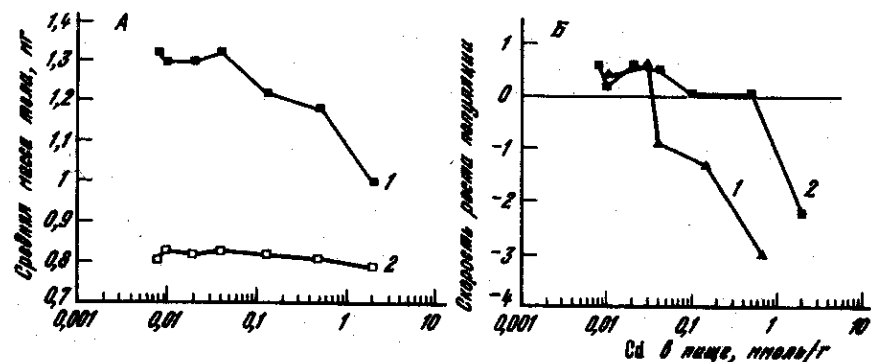


Рис. 16. Зависимости скорости роста (А) самок (1) и самцов (2) коллемболы *Orchesella cincta* и внутренней скорости роста (Б) популяций клеща *Platynothrus peltifer* (1) и коллемболы *O. cincta* (2) от концентрации кадмия [69]

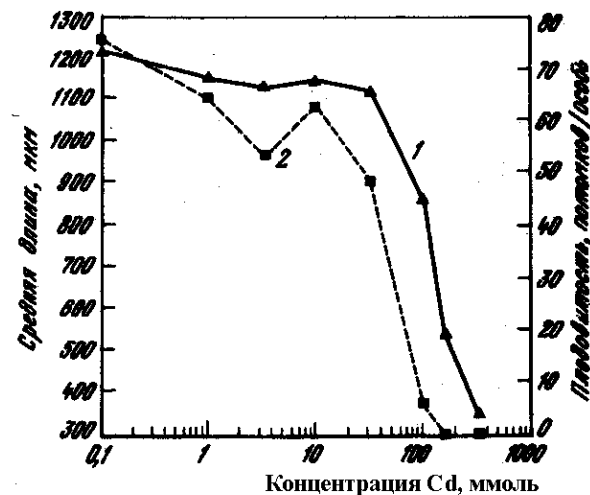


Рис. 17. Зависимость длины (1) и плодовитости (2) почвенной нематоды *Coenorhabditis elegans* от концентрации кадмия [68]

Далее мы более подробно остановимся на показателе кратности прироста. Отметим лишь то, что снижение этого показателя ниже единицы отражает тот факт, что популяция не воспроизводит себя и обречена. В качестве примера приведем данные по влиянию кадмия на два вида почвенных артропод – клеща (*Platynothrus peltifer*) и коллемболу (*Orchesella cincta* L.).

На рис. 16 представлена зависимость популяционной скорости роста от концентрации кадмия в пище. Коллембола может поддерживать положительные скорости до концентрации 0,5 ммоль/г, тогда как клещ – только до 0,026 ммоль/г. Доказательством наличия прямого токсического действия является тот факт, что концентрации кадмия в выживших особях клеща были ниже, чем в погибших: $1,36 \pm 0,06$ и $2,24 \pm 0,22$ ммоль/г (для коллемболы соответственно $0,36 \pm 0,03$ и $0,55 \pm 0,05$ ммоль/г). Различная чувствительность скорости популяционного роста рассмотренных видов к токсическому действию может быть следствием различий в их жизненных циклах: *O. cincta* – короткоживущий плодовитый вид, а *P. peltifer* – долгоживущий малоплодовитый.

В качестве оценки состояния природных популяций грызунов мы рассматривали долю зверьков, в организмах которых содержание токсичных элементов превышает некоторый критический уровень. Различным признакам токсического действия конкретного элемента соответствуют отличающиеся значения критических концентраций. Сошлемся на данные медицинской токсикологии [17]. Многочисленными исследованиями показано, что при воздействии свинца на человека при уровнях элемента в крови, превышающих 10 мкг свинца на 100 мл, наблюдается ингибирование эритроцитарной аминолевулинатдегидрогеназы. Это первичные признаки интоксикации. По мере увеличения уровня свинца проявляются более глубокие сдвиги. Так, при концентрациях элемента в пределах 20–35 мкг/100 мл повышается количество свободных порфиринов эритроцитов, а при 30–40 мкг/100 мл – ингибирование эритроцитарной АТФазы. При больших уровнях воздействия (свыше 50 мкг/100 мл) наблюдается анемия. Характерно, что эти уровни не должны рассматриваться в качестве индивидуального диагностического теста. Например, при уровнях элемента 50 мкг/100 мл у конкретного человека могут не обнаруживаться признаки анемии, в то же время для некоторых людей этот типичный признак свинцовой интоксикации может проявиться при уровнях существенно меньших. Таким образом, приведенные оценки следует рассматривать лишь как некоторый усредненный уровень. Несмотря на относительный характер этих цифр, очевидно, что с каждым проявлением конкретного токсического эффекта можно сопоставить некоторые критические уровни содержания свинца в крови.

В экологической токсикологии при определении этого критического значения несомненным приоритетом должны обладать ранние признаки токсического действия, непосредственно влияющие на судьбу популяции: воздействие на репродуктивную функцию и на выживаемость животных.

Проведенный нами анализ обширного материала, полученного различными авторами в лабораторных условиях, показал, что для свинца и ртути, например, критические уровни этих металлов в крови могут быть соответственно приняты равными 20–40 мкг/100 мл и 0,8–1,0 мкг/100 мл [17, 28].

Оценка состояния популяции по доле "пораженных" особей носит, несомненно, популяционный характер, поскольку связана с отмеченной ранее структурированностью природных популяций по уровням токсических веществ, содержащихся в выделяемых субпопуляционных группировках. Любые изменения уровня загрязненности внешней среды у животных, так же как и изменение возрастной и половой структуры популяции, приводит к изменению в ней доли особей с повышенным содержанием токсикантов (см. рис. 2).

Прежде чем привести некоторые оценки состояния природных популяций мелких млекопитающих, отметим определенную условность выбранных нами показателей.

1. О применении термина "пораженные" животные. При установлении критических уровней токсикантов мы имели в виду наличие первичных признаков токсического действия, связанных с поражением репродуктивных функций животных или с изменением в функционировании ЦНС. В первом случае речь идет о целом комплексе неспецифических проявлений

(изменение сперматогенеза, различные формы эмбриотоксического действия, включающие повышенную эмбриональную смертность), которые при низких уровнях воздействия часто не поддаются прямой диагностике. Практически невозможно установить в природных популяциях и наличие у животных признаков поражения ЦНС, выраженных в изменении двигательной активности зверьков, их повышенной возбудимости или торможении, в изменении условных рефлексов и т.д. Эти отклонения ведут к неадекватной реакции зверьков на изменение внешней обстановки и являются мощным фактором избирательной элиминации "пораженных" особей хищниками.

2. В отличие от растительных объектов мелкие млекопитающие способны к мобильному перемещению по территории. Признаки токсического действия и связанное с этим стрессовое состояние животных могут явиться причиной активной миграции зверьков с загрязненных участков. Это "очищение" популяции от "пораженных" особей может объяснить несовпадение наших оценок с истинным состоянием популяции. Эта же повышенная миграция зверьков с загрязненных участков может явиться причиной наблюдаемого некоторыми авторами обеднения видового состава мелких млекопитающих на территориях, подверженных интенсивному техногенному загрязнению.

3. Наличие признаков токсического действия возможно установить при сравнении показателей в выборках животных, отловленных на контрольном участке и в зоне с повышенным уровнем загрязнения. Низкие уровни ожидаемых эффектов, их высокая пластичность и неспецифичность проявления – все это с особой остротой ставит вопрос об идентичности зон отлова. Однако в настоящее время мы не располагаем сведениями о влиянии разнообразных природных факторов (включая токсические воздействия) на анализируемые показатели, поэтому требование аналогичности условий обитания животных не может быть реализовано в полной мере при выборе участков.

4. Несмотря на трудности прямой диагностики состояния животных, перечисленные показатели токсического действия являются ведущими демографическими параметрами, определяющими судьбу популяции. Естественно, что любые изменения плодовитости животных, включающие эмбриональную смертность и сниженную жизнеспособность потомства, а также выживаемость взрослых особей, должны реализовываться в особенностях динамики численности популяции.

Добавим к этому, что неустойчивость популяционных группировок в значительной мере основывается на сложнейших формах поведения животных. Любые отклонения в поведенческих реакциях зверьков чреваты опасностью не только для "пораженных" особей, но могут привести к нарушению механизмов популяционной устойчивости. Однако подобный анализ динамики двух популяций не исключает отмеченного выше требования идентичности сравниваемых участков по многочисленным экологическим условиям существования.

Необходимо считаться также с пространственной неоднородностью размещения животных, не совпадающей с полями загрязнения. Связанные с этим миграционные потоки животных из смежных зон нивелируют возможные различия в динамике численности.

5. Нельзя исключить и избирательность методов отлова. Было показано, что в процессе многодневного отлова в ловушки или давилки в первые сроки преимущественно идут крупные, наиболее активные зверьки. В условиях техногенного загрязнения это может нарушить репрезентативность анализируемых выборок.

Приведенные примеры убеждают нас в том, что оценки состояния природных популяций, которые исходят из проявлений токсичности на организменном уровне, должны учитывать специфику механизмов, поддерживающих их стабильность. Вместе с тем слабая изученность популяционных механизмов поддержания численности не позволяет в полной мере оценить последствия для природных популяций определенного нами "груза" неполноценных особей. В этих условиях мы можем ориентироваться лишь на существенное упрощение ситуации.

Приведем некоторые примеры. Мы проанализировали данные ряда авторов. Установлено, что в ряде случаев животные, отловленные на загрязненных свинцом участках, должны обладать более высоким процентом "пораженных" особей (вплоть до 100%) по сравнению с животными контрольных зон.

Наши данные по выборкам красных полевок показали, что на Южном Урале доля "пораженных" животных низка (около 0,1%), на участках Северного Урала, характеризующихся повышенным содержанием свинца в растительности, этот показатель возрастает до 8%.

В работе Балла и соавторов [49] проведено исследование уровней ртути в почвах, расположенных на расстоянии 0,5 км (загрязненный район) и 10 км (контрольный район) от источника техногенного атмосферного выброса паров элементарной ртути. Приводимые данные о концентрации элемента в воздухе и растительности позволяют оценить поступление ртути в организмы животных, а также возможные ее уровни в крови. Показано, что общее ежедневное поступление ртути (1,33 мкг/сут) обусловлено главным образом ее поступлением с пищей. Доля легочного пути поступления не должна превышать долей процента этой величины. Уровень ртути в крови животных на загрязненном участке достигает 17 мкг/100 мл, что почти в 40 раз превышает таковой у животных из контрольной зоны. В соответствии с принятым уровнем критической концентрации для ртути в крови, равным 0,8 мкг/100 мл, доля "пораженных" зверьков возрастает с 4,5 у контрольных до 100% у загрязненных животных.

Приводимые оценки носят общий характер, не отражая состояния популяции как системы взаимосвязанных группировок. Мы имеем в виду упоминавшиеся ранее эколого-функциональные группировки, различающиеся по накапливаемым уровням токсикантов.

В качестве примера рассмотрим случаи загрязнения природной среды ртутью и свинцом (рис. 18). Мы рассмотрели три выделенные ранее ФФГ животных в популяции [10]. При оценке доли "пораженных" в каждой из них учитывали уровень ежедневного поступления токсического агента с рационом и длительность воздействия до момента достижения половозрелости. Отметим, что половое созревание мелких млекопитающих наступает при достижении животными определенной массы тела, независимо от возраста.

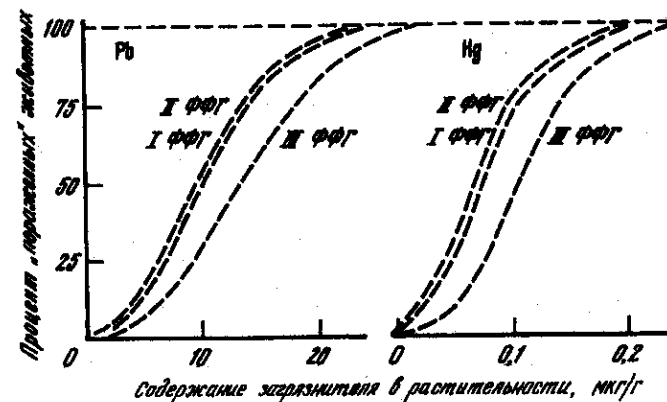


Рис. 18. Содержание загрязнителя в растительности

В приводимых на рисунке зависимостях при начальных уровнях загрязнения, достигающих 0,01 и 2,0 мкг/г соответственно для ртути и свинца, токсическим влиянием можно пренебречь. Несмотря на различие накапливаемых концентраций токсических элементов, количество "пораженных" животных во всех ФФГ невелико и не может влиять на судьбу популяции. Столь же очевидна и область значительных загрязнений, превышающая для рассматриваемых элементов концентрации в растительности 0,2 и 25,0 мкг/г соответственно. Высокие в этих условиях уровни токсикантов у животных всех ФФГ ответственны за полное "поражение" популяции.

Наибольший интерес представляют промежуточные уровни загрязнения. Возможно, что этот достаточно узкий диапазон концентраций токсикантов в растительности (для ртути от 0,01 до 0,18 мкг/г, для свинца от 5 до 20 мкг/г), определяющий переход популяции от состояния благополучия к ее полному "поражению", характеризуется не только различием в них доли "пораженных" особей. Именно при таких воздействиях ответ популяции определяется ее физиолого-функциональной гетерогенностью. Если зимующие особи (ФФГ-2 и ФФГ-1) характеризуются примерно равной и наибольшей "пораженностью", то половозрелые зверьки-сеголетки (ФФГ-3), быстро достигающие репродуктивного возраста, являются наиболее защищенной частью популяции.

Таким образом, обсуждаемая разнородность зимующей части популяции, обеспечивающая ее выживание при неблагоприятных факторах среды, в условиях техногенного загрязнения не может гарантировать ее сохранность. Наоборот, однонаправленность токсического действия загрязнителей и неблагоприятных условий зимовки создает особые критические условия для выживания популяции в зонах техногенного загрязнения. Кроме того, относительная резистентность половозрелых сеголеток, обеспечивающая быстрое восстановление численности популяции, может привести к периодическому заселению зон интенсивного загрязнения за счет мигрирующих зверьков.

Необходимо отметить, что обсуждаемая разнородность природных популяций по накапливаемым уровням токсикантов (и, следовательно, по

количеству "пораженных" особей) не связана только с принадлежностью зверьков к различным возрастным когортам. Есть основания предполагать, что дифференцированный ответ популяций на загрязнение среды может быть обусловлен и другими, в том числе внутривидовыми факторами.

3.2. Роль зоосоциальных отношений в популяции

Данные об иерархической дифференциации отдельных половозрастных или иных групп грызунов в природных популяциях фрагментарны.

Внутрипопуляционные отношения, влияя на различные стороны морфофизиологической конструкции и уровни энергетического обмена, могут определить не только дифференциацию популяции по накапливаемым уровням токсикантов, но и явиться причиной различной устойчивости организмов к химическому веществу, в токсикодинамике которого поражаются или изменяются соответствующие функции.

Впервые роль зоосоциальных отношений в реакции животных на токсическое воздействие показал Чанс [50], обнаруживший явление "групповой токсичности фенамина". Позднее Вельх Б. и Вельх А. [70] показали, что у мышей, изолированных до воздействия фенамином в течение 5 нед., чувствительность к смертельной дозе была выше, чем у животных, живущих группами. Время гибели различалось в 2–9 раз.

При выявлении групповых эффектов, а также при определении чувствительности животных различного иерархического статуса часто используют показатели ЛД-50, определяемой как доза, в результате действия которой погибает 50% подвергнутых ее действию животных. Устанавливаемые различия в этом случае не столь значительны. Другие факторы, в том числе и наследственные, могут перекрывать это влияние. Следует ожидать, однако, что на уровне малых доз влияние группового фактора и ранга животных будет более значительным. Это подтверждается данными по токсичности фенамина [70].

Пороговые (минимально действующие) дозы чаще всего оценивают по показателям состояния ЦНС различными тестами, регистрацией двигательной активности, условными рефлексам. Так, Джевет и Нортон [56] показали, что метамфетамин в дозе 0,5 мг/кг снижает двигательную активность изолированно содержащихся крыс и не влияет на сгруппированных животных. Изолированные животные также более чувствительны к аминазину (при дозе 5 мг/кг снижение двигательной активности).

Приводимые в литературе различия чувствительности животных, содержащихся изолированно или в группах, по отношению к токсическому фактору неоднозначны. В каждом конкретном случае реактивность животных в токсикологическом эксперименте изменяется не всегда в одну и ту же сторону, делая их менее или более устойчивыми за счет различия в состоянии общих нейрогуморальных механизмов адаптации. Результирующий эффект зависит от характера токсического фактора, его интенсивности, а также состояния изучаемой функции или системы, степени ее подверженности зоосоциальным воздействиям. В ряде случаев состояние напряжения, испытываемое особями низших иерархических рангов, может быть причиной их более высокой резистентности в отношении токсических

факторов. Показано, например, что это влияние более значительно в определении морфофизиологического статуса самцов, чем самок.

Наличие прямой связи между численностью экспериментальных групп грызунов и состоянием гипофизарно-надпочечниковой системы подчеркивается рядом авторов (например, [43]). Скуденность животных является стрессорным фактором, усиливающим адренотропную функцию гипофиза и влияющим на половые функции животных.

Установлено, что масса семенных пузырьков и простаты больше у одиночных самцов мышей, чем у животных в группе. Аналогичный эффект отмечен у золотистых хомячков. Время наступления половой зрелости у самок мышей в условиях изоляции меньше, чем при групповом содержании.

Отметим еще одно обстоятельство, прямо влияющее на репродуктивный успех животных различного ранга подчинения. Показано, что у грызунов – самок с высоким и низким социальным рангом подчинения – число детенышей от самцов с высоким рангом меньше, чем в иных сочетаниях.

Трудно однозначно оценить это явление с точки зрения судьбы популяции. Возможно, что активные самцы, обладающие, вероятно, повышенными уровнями загрязнителей, в репродуктивном отношении проигрывают подчиненным особям, поддерживая тем самым иную эколого-генетическую структуру популяции, отличную от таковой на чистой территории.

Эмпирические данные относительно роли зоосоциальных факторов в реакции особи на воздействие токсических веществ немногочисленны и не поддаются еще количественной интерпретации. Это особенно относится к природным популяциям. Отметим работу И.А. Шилова и соавторов [47], в которой показано, что групповая изменчивость уровня потребления кислорода и степени устойчивости дыхания к амитолу (уровень стрессового напряжения) у рыжих полевок в значительной мере зависит от плотности животных в природных популяциях. На рис. 19 представлена наша обработка данных по подавлению дыхания амитолом для ряда лет наблюдений. На фоне общего снижения этого показателя по мере увеличения численности 1967-й год выделяется тем, что является годом повторной высокой численности и характеризуется минимальным уровнем дыхания. Максимальный уровень отмечен в период депрессии численности (рис. 19, 1, 2).

Сегодня можно лишь обсуждать общий ответ популяции на загрязнение среды обитания. Можно ожидать, что прямым следствием действия токсикантов будет изменение иерархической структуры популяции. Прямые опыты на монгольской пищухе показали, что после поедания приманки с резерпином у животных резко изменилась групповая структура, следствием чего может быть снижение выживаемости зверьков при изменении климатических условий [48]. Если при этом допустить, что свойства, определяющие иерархический ранг животных и выраженные через морфофизиологические, функциональные и зоопсихологические особенности, в значительной мере обусловлены их генетическим своеобразием, то фактически в условиях загрязнения мы можем иметь дело с качественно иной популяционной структурой.

Смена доминирования может иметь следствием изменение состава популяции. Робертс и Вольф [64] показали, что социально-доминирующие

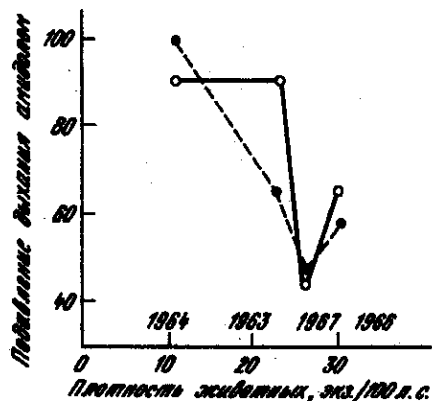
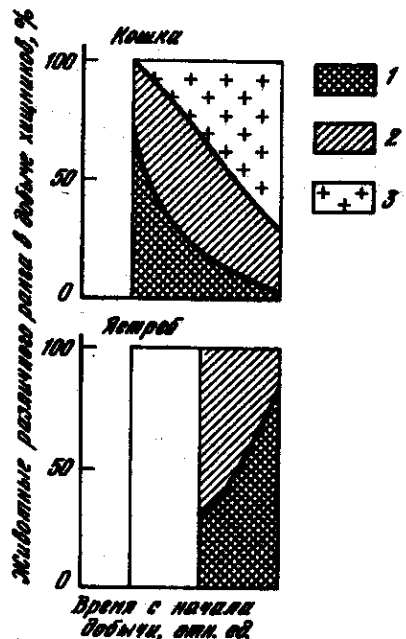


Рис. 19. Подавление дыхания амитолом в зависимости от плотности населения рыжих полевок (по Шиллову и соавторам, 1969)

Рис. 20. Динамика доли хлопковых крыс в добыче хищников при различном зоосоциальном статусе жертв (по Робертсу, Вольфу, 1974)

1 – животные I ранга; 2 – животные II ранга; 3 – животные III ранга



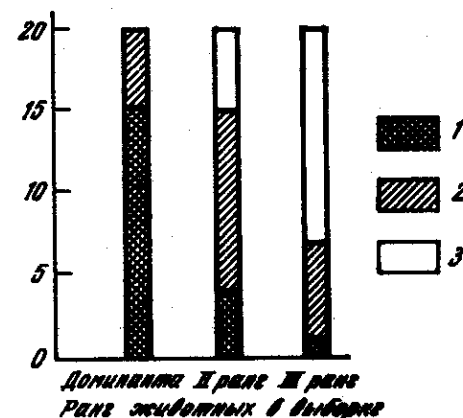
особи подвержены большей исследовательской деятельности, чем подчиненные. Это предопределяет их повышенную гибель за счет хищников. Иначе говоря, те экологические преимущества, которыми располагают доминирующие особи (лучшие индивидуальные участки, укрытия, успех в размножении и т.д.), компенсируются их повышенной гибелью, в том числе за счет хищников.

В результате лабораторных экспериментов Робертс и Вольф показали, что двигательная активность доминирующих и подчиненных особей хлопковых крыс в присутствии хищника снижается. Однако если у доминирующих животных это снижение составляет в среднем 36%, то в тех же условиях субдоминанты снижали активность до 89%. По данным тех же авторов, нами получена динамика вылова грызунов, обладающих различным иерархическим статусом, дневными хищниками (рис. 20). Показано, что численность доминирующих особей (животные 1-го и 2-го рангов доминирования) преобладает в добыче хищников по сравнению с подчиненными особями (3-й ранг животных).

При этом необходимо иметь в виду, что в результате загрязнения природной среды у животных проявляются четко выраженные признаки поражения как периферической, так и центральной нервной системы. Нейротоксические проявления наблюдаются, как правило, при низких уровнях воздействия, предшествующих другим клиническим признакам.

Рис. 21. Соотношение между реакцией на отлов и зоосоциальным статусом животных в 20 группах хлопковых крыс (по Самерлину, Вольфу, 1973)

1 – первый отлов; 2 – второй отлов; 3 – третий отлов



Проявляющиеся при этом определенные нейронсихические сдвиги, выраженные в изменении скорости реакции на внешний раздражитель и поведения животных, ведут не только к изменению зоосоциального статуса животного, но и к неадекватной реакции зверьков на опасность.

Так, показано на оленьих хомячках, что животные, отравленные дильдрином, резко снижали реакцию на появляющуюся тень хищника. Сошлемся еще на данные, любезно сообщенные нам московским орнитологом И.А. Рябцевым, полученные в зоне известного теперь радиоактивного следа Челябинской аварии. Птенцам канюка была наложена лигатура, не позволившая им заглатывать животных, доставляемых в гнездо родительской парой. Ученый отбирал добытых хищниками мелких млекопитающих и анализировал их на содержание радиоактивных элементов. Оказалось, что уровень радиоактивности добытых зверьков во много раз превышал таковой, измеряемый у животных, попавших в обычные ловушки, установленные на той же местности.

Это еще один пример избирательной эмиссии хищниками наиболее "пораженных" (а значит, и более загрязненных) животных. Прямым следствием этого является преимущественное накопление загрязнителей у хищников.

Таким образом, наблюдаемая в природных популяциях повышенная элиминация хищниками животных высших социальных рангов может быть усилена в условиях техногенного загрязнения неадекватной реакцией на опасность тех зверьков, у которых уровни токсикантов достигают критического.

По приводимым ранее оценкам такие повышенные уровни загрязнителей могут наблюдаться с большей частотой у доминирующих особей.

Последний аспект проблемы зоосоциальных отношений в условиях техногенного загрязнения связан с неадекватностью получаемых нами в природе выборок животных. Речь идет о дифференцированном отношении к ловушкам животных различного социального ранга.

Данные Самерлина и Вольфа [67] свидетельствуют, что доминантные особи более активно идут в ловушки, чем подчиненные. Меньшая поисковая активность субдоминантов может быть иллюстрирована рис. 21, заимствованным из работы этих авторов. По их оценкам, в конкретном лабораторном эксперименте среднее время попадания доминант в ловушку составляет 7,6 мин, а для животных следующего ранга подчинения эта величина равна 159 мин.

Таким образом, более мелкие и молодые животные в силу их подчиненного положения в популяции и более выраженной ноофобийной реакции на ловушки попадают в них в меньшем количестве, изменяя тем самым зоосоциальный состав отловленных животных.

Этим, в частности, объясняется тот факт, что иногда отлов животных в ловушки в более поздние сроки, когда из популяции выбиты доминирующие особи, может возрасти за счет большего количества подчиненных особей.

Таким образом, неоднозначная реакция на ловушку особей различного зоосоциального ранга может привести к изменению наших оценок уровней токсических элементов в популяции, вероятнее всего, в сторону их завышения.

3.3. Роль пространственной неоднородности природной среды

Ранее мы подчеркивали особую роль пространственной неоднородности природных биоценозов в накоплении токсических элементов компонентами биоты. Сочетание неравномерности техногенной нагрузки с разнокачественностью отдельных участков в значительной мере определяет ее ответ на техногенный пресс.

Рассматривая популяцию организмов в качестве пространственной системы взаимосвязанных группировок, обладающих к тому же эколого-функциональной структурой, можно предположить, что реакция популяции на загрязнение среды обитания будет неоднозначна.

Действительно, наличие в непосредственной близости от деградированных территорий участков с благоприятными условиями способствует постоянному поддержанию некоторой численности растительных и животных организмов и на "пораженных" участках, создавая иллюзию отсутствия прямого техногенного воздействия.

Возможны и обратные случаи. Некоторые территории оказываются очень чувствительными даже к незначительному техногенному загрязнению уже в силу того, что исходно отсутствует достаточное количество благоприятных природных резерваций.

Все это можно иллюстрировать при некотором упрощении ситуации (моделировании) следующим примером. Рассмотрим популяцию мелких млекопитающих. Территория их обитания состоит из резерваций, которые характеризуются круглогодичной высокой плотностью размножения животных. Значительно больше площади зоны сезонного режима пользования, размножение на которых происходит только в благоприятные годы и только в эти годы животные могут там пережить межсезонье и зиму. Имеются, наконец, транзитные территории, в летнее время заселенные размножающимися 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 производные от них временные поселения.

В неблагоприятных условиях (обильные дожди или засуха летом, наледи или мелкоснежье зимой и др.) площадь освоения мелкими млекопитающими резко сокращается, ограничиваясь лишь локальными резервациями.

По данным И.Е. Бененсона и О.Ф. Садыкова [11], в неблагоприятные годы в горных тундрах (массив г. Ирмель Белорецкого района Башкортостана) пригодны для обитания красной полевки на около 1% всей территории (в благоприятные годы до 20%), в горнолесной и подгольцовой зонах – 20 и 80% соответственно. Основываясь на результатах мечения животных, авторы оценивают общую площадь, соответствующую по своей структуре и функции 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 красных полевков показали, что площади этих стадий, пригодных для размножения летом и переживания зимой в горной местности Южного Урала, могут изменяться в 20 раз.

Таким образом, резервации, соответствующие оптимальным условиям существования популяции, образуют сеть постоянных, ограниченных по площади ее 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 половозрастная структура популяции определяют важнейшие популяционные характеристики таких групп (емкость среды, выживаемость различных эколого-функциональных групп в летний и зимний периоды и т.д.). Иллюстрацией могут служить оценки этих параметров для популяции красных полевков, приводимые И.Е. Бененсоном и О.Ф. Садыковым [11]. Если емкость благоприятных участков оценивается ими равной 40 экз/га, то во второстепенных зонах она снижается до 3 экз/га. Аналогичным образом для этих 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 территории при загрязнении ее техногенными выбросами [7].

Мы сделали следующие упрощения реальной ситуации:

1. Приняли, что наилучшие условия существования в стадиях (участках), обозначенных нами Ст-1, несколько худшие – в стадиях Ст-2, еще более неблагоприятные условия – в буферной зоне. Для упрощения самцы в модели не учитываются, поскольку вклад самок в создание экологической плотности представляется нам решающим вследствие свойственной им жесткой территориальности.

2. Выделяемые в модели стадии и буферная зона заселяются зверьками из других участков при достижении критической плотности их населения. Принципиальное отличие буферной зоны от стадий состоит в том, что в ней невозможно размножение животных. Взрослые особи "знают" всю популяционную территорию, и при достижении критической плотности в зоне Ст-1 "лишние" зверьки имеют возможность мгновенно, за один временной шаг модели, переместиться в местообитание, соответствующее второму типу (Ст-2) или в буферную зону. Если по каким-либо причинам плотность зверьков в стадии Ст-1 стала ниже критической, а стадия Ст-2 и буферная зона обитаемы, то освободившиеся участки мгновенно занимают особи из этих зон.

3. В каждой станции животные подразделены на четыре функционально-возрастные группы, различающиеся стадиями онтогенеза и характером участия в размножении: а) неполовозрелые особи (Ю); б) половозрелые, не участвующие в размножении (САД); в) половозрелые, размножающиеся (АД); г) беременные самки (Б).

Во всех перемещениях, описанных в п. 2, первыми "мигрируют" половозрелые животные, а наиболее оседлы беременные и кормящие самки.

4. Как было показано авторами, сравнительное "качество" зон разного типа удобно характеризовать кратностью прироста численности за год. Этот интегральный популяционный показатель однозначно определяется по параметрам размножения и смертности животных, т.е. непосредственно связан с такими характеристиками состояния организма, по которым в первую очередь следует ожидать проявления упомянутых ранее первичных признаков токсического действия. В нашем случае кратность прироста численности равна 2,0 и 0,9 для станций Ст-1 и Ст-2 соответственно. Это кратность ежегодного прироста населения популяционного ядра и прилежащих к нему субоптимальных станций в годы со средними погодноклиматическими условиями для районов Южного Урала.

5. В качестве примера примем, что популяционное ядро (Ст-1) занимает площадь 5 га, субоптимальные местообитания (Ст-2) – 20 га, а буферная зона – 75 га. Основные демографические параметры моделируемой популяции соответствуют условиям обитания красной полевки в районе массива Ирмель.

Было рассмотрено несколько вариантов воздействия техногенного загрязнения на популяцию.

1. Имеется лишь станция Ст-1 и буферная зона. Токсический элемент действует лишь в пределах зоны Ст-1 и вызывает снижение плодовитости зверьков с 3,5 до 2,0 (рис. 22, вариант I). Подобный режим приводит почти к 20-кратному снижению численности грызунов в течение 10 лет загрязнения (кривая А, рис. 22). Наличие на этой же территории второй станции (Ст-2, вариант II), не подвергающейся токсическому воздействию, обеспечивает лишь незначительное и кратковременное поддержание численности зверьков в станции Ст-1. Затем численность популяции выходит на низкий уровень, определенный в варианте I (кривая Б, рис. 22). Полученный результат подтверждал тот факт, что даже локальное воздействие загрязнителя на ядро популяции (Ст-1) приводит к значительному опустошению смежных территорий, не подверженных прямому загрязнению (кривая Б, рис. 22).

2. Воздействие техногенного загрязнения на большую территорию второстепенных станций (Ст-2, вариант III), реализованное в том же снижении плодовитости с 3,5 до 2,0, приводит почти к 4-кратному снижению численности зверьков в этой зоне. Однако в этом случае за счет постоянного притока мигрантов из Ст-1 численность зверьков устанавливается на уровне, почти в 4 раза превышающем полученный в варианте II, при воздействии токсического агента на ядро популяции (ср. кривые Б и А на рис. 22).

Отметим также, что численность зверьков в станции Ст-1 в данном варианте практически остается неизменной (кривая В, рис. 22).

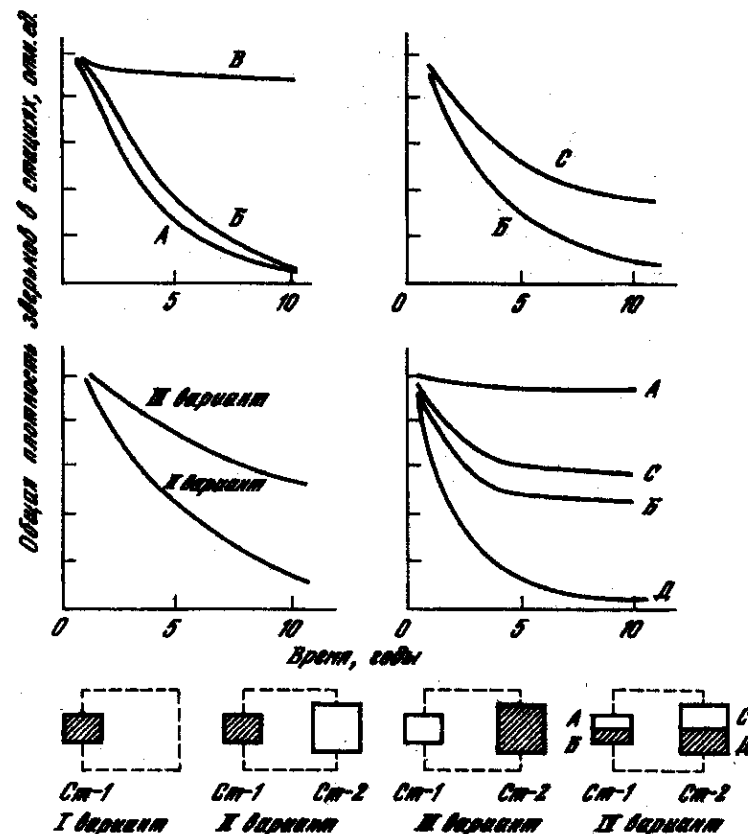


Рис. 22. Изменение плотности населения мелких грызунов в отдельных станциях при имитации на модели условий техногенного загрязнения среды обитания

Заштрихованная площадь условно соответствует зоне техногенного загрязнения (объяснения в тексте)

Тот факт, что наиболее серьезные последствия для природных популяций грызунов следует ожидать в случае совпадения полей загрязнения и зон преимущественного обитания зверьков, иллюстрируется общим, не связанным с конкретными станциями, снижением численности грызунов в моделируемом районе (рис. 22).

3. Наиболее реальной представляется нам ситуация, когда токсическому воздействию подвергается часть территорий станций обоого типа (вариант IV). Естественно, что и в этом случае наблюдается закономерное снижение численности во всех станциях: минимальная в чистой зоне Ст-1 (кривая Д, рис. 22). Этот вариант убеждает нас вновь, что зона, в которой следует ожидать снижения численности животных, в том числе и ниже критической, может значительно превышать загрязненную территорию. Так, в нашем варианте загрязнению подвергнуты 2,5 и 10 га станций Ст-1 и Ст-2 соответственно. Наиболее значимые последствия этого воздействия (двукратное и более снижение численности) сказыва-

ваются на площади 22,5 га. Лишь в незагрязненной части станции Ст-1 этот эффект выражен слабо (кривая А, рис. 22).

Таким образом, рассматриваемые варианты техногенного загрязнения, учитывающие пространственное распределение стадий обитания мелких грызунов и полей загрязнения, убеждают нас в том, что последствия такого воздействия могут выходить за рамки зоны прямого токсического действия, оказывая значительное влияние на смежную территорию. Кроме того, проведенный анализ подчеркивает особую значимость пространственно-функциональной гетерогенности природных популяций, позволяющую им поддерживать свою жизнеспособность даже в условиях интенсивного техногенного загрязнения среды.

4. ВОЗМОЖНА ЛИ АДАПТАЦИЯ БИОТЫ К ТЕХНОГЕННОМУ ЗАГРЯЗНЕНИЮ

В многочисленных дискуссиях о судьбе природных объектов в условиях техногенного воздействия часто звучат аргументы, связанные с возможной адаптацией биологических систем к действию токсического фактора. Действительно, в медицинской токсикологии явление адаптации – процесса приспособления животных организмов к неблагоприятному влиянию внешней среды – широко обсуждается и учитывается при оценке допустимых уровней воздействия.

В этой связи остановимся на понятиях компенсации и адаптации. Терминологические разногласия в этой сфере не новы.

По-видимому, само понятие "компенсация" подразумевает наличие некоторого, уже состоявшегося нарушения биологической системы (применительно к организму – некоторой патологии), которое оказывается компенсированным, т.е. – в прямом значении 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 сохранить 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.

Приведем пример из медицины. Увеличение толщины стенки левого желудочка в результате длительных тренировок при различных физических нагрузках принципиально отличается от увеличения толщины той же стенки при митральном пороке прежде всего не степенью этого увеличения (т.е. степенью "напряжения защитных сил"), которое в зависимости от величины нагрузок в первом случае и от выраженности клапанного дефекта во втором может соотноситься по-разному, а как раз его физиологическим смыслом. В первом случае – это механизм приспособления к изменившимся условиям существования, т.е. типичный пример адаптации, во втором – механизм возмещения нарушений внутрисердечной гемодинамики, позволяющий сохранить адекватную гемодина-

мику в системе кровообращения в целом, т.е. компенсация. Видимо, такие же различия понятий "адаптация" и "компенсация" следует учитывать и применять по отношению к реагированию экологических систем.

В экологической токсикологии, изучающей функционирование систем надорганизменного ранга, можно говорить о двух уровнях адаптации:

1. Приспособительные реакции в организмах, выраженные в различной коррекции определенных биохимических, физиологических и иных процессов, обеспечивающих их нормальное функционирование. Наличие подобных реакций у животных и растительных объектов широко подтверждается многочисленными данными медицинской токсикологии и не вызывает сомнения.

2. Приспособительные реакции надорганизменного характера, типичные для природных систем, подверженных длительному влиянию неблагоприятных 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 естественного отбора адаптироваться к переменным условиям окружающей среды. (Все это в предположении, что значения частот и амплитуд всех этих изменений не выходят за рамки вполне определенных границ).

Из широкого спектра возможных явлений надорганизменного ранга мы остановимся на эффектах, связанных с изменением эколого-генетической структуры растительных и животных популяций.

Изложенный ранее материал убеждает нас, что реакция природных популяций на внешнее токсическое воздействие носит неспецифический характер. На влияние как естественных, природно-климатических факторов, так и факторов антропогенного происхождения популяция отвечает "традиционным" комплексом реакций, закрепленных в процессе длительной эволюции. Эта неспецифичность популяционного ответа, с одной стороны, затрудняет диагностировать наличие экотоксикологического эффекта; с другой – наши сведения о механизмах популяционных реакций на действия природных факторов позволяют предвидеть процессы, защищающие популяцию и компенсирующие неблагоприятное влияние, вызванное действием токсических факторов.

Одним из важнейших проявлений адаптационных явлений в растительных популяциях является направленное изменение их эколого-генетической структуры, позволяющее растительным сообществам выполнять свои биогеоценотические функции в измененных условиях среды. Такое изменение структуры возникает в результате взаимодействия токсического фактора и исходного полиморфизма природных популяций.

В качестве примера приведем данные Ву и соавторов [73], изучавших луговые сообщества полевницы (*Agrostis stolonifera*), расположенные вблизи медеплавильного завода. В качестве меры устойчивости растений к токсическому фактору был использован так называемый тест корневых систем. Индекс толерантности растений определяли как отношение средней длины корней растений, культивируемых в питательных растворах с добавлением определенных количеств меди, к такому же показателю у растений, произрастающих в аналогичных растворах без меди. Авторы изучали

растения, отобранные на лугах различного возраста. Почвы около завода были загрязнены настолько, что молодая трава, посеянная пятью годами раньше, 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 полевицы из незагрязненных мест были полностью нетолерантны к меди. Показано, что с течением времени неуклонно возрастает доля растений, обладающих повышенным индексом толерантности к меди. Эти данные иллюстрирует рис. 23. Если на незагрязненных участках растения с индексом толерантности, большим 25%, полностью отсутствуют, то по мере старения луга все больше и больше растений обладают повышенной устойчивостью, и к 70 годам более половины растений характеризуются индексом толерантности выше 50%. На том же рисунке приведены также данные среднего индекса толерантности. К 70 годам этот показатель достигает 50–60% по сравнению с 25% при возрасте лугов 4 года и 4–6% на незагрязненных территориях.

По мнению авторов, характерный разброс в реакции такой популяции растений на загрязнение медью является проявлением наследственной изменчивости исходно разнокачественной популяции этого вида.

С целью обоснования этого вывода авторами проведен морфологический и генетический анализ клональной структуры полевицы. Разнообразие различных клонов показано по отличию энзимограмм (отсутствие или наличие изоэнзимов эстеразы). На более старых популяциях установлено высокое разнообразие генотипов на площадях, подверженных техногенному загрязнению. Авторы видят в этом еще одно указание на исходную разнокачественность популяции.

Интересные данные по реакции другого вида полевицы (*Agrostis tenuis*) на то же медное загрязнение почвы содержатся в работе Мак Хейли [61]. Тот же тест корневых систем был использован автором для расчета индекса толерантности взрослых растений, произрастающих на различном расстоянии от источника загрязнения, и толерантности семян тех же растений, определяемой по устойчивости к меди выросших из них взрослых особей (рис. 24). Там же приведена концентрация меди в почве. Растения были отобраны на трансекте по ветру от источника выбросов, поэтому градиент загрязнения выражен слабо. На удалении, где загрязнение почвы медью проявляется очень слабо, семена растений характеризуются большей толерантностью, чем родительские особи¹. Незагрязненные участки отражают исходный полиморфизм растений, в том числе и толерантных, к действию конкретного токсического фактора, генерируемый взрослыми растениями.

При отсутствии токсического фактора или его слабой выраженности формы, толерантные 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 понижен.

По мере приближения к заводу все большую роль в отборе играет

¹ Отметим еще раз, что под толерантностью семян авторы понимают толерантность, определяемую по корневому индексу для взрослых растений, выращенных из этих семян.

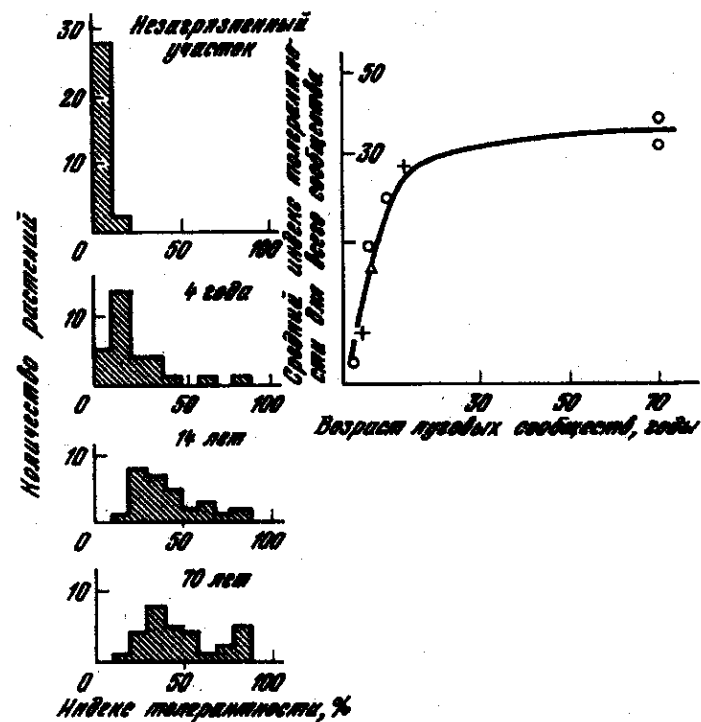


Рис. 23. Распределение растений по толерантности к меди для лугов различного возраста

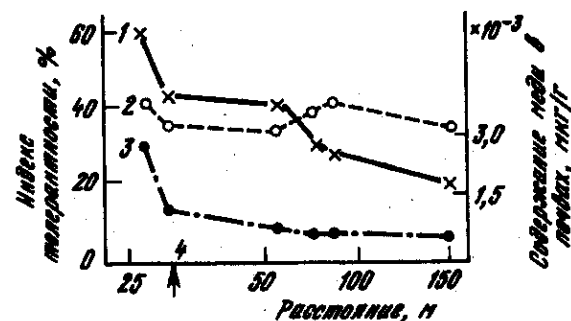


Рис. 24. Толерантность к меди семян и растений полевицы на различных расстояниях от источника загрязнения

1 – толерантность у взрослых растений; 2 – толерантность семян тех же растений; 3 – содержание меди в почвах; 4 – место расположения источника загрязнений

токсический фактор. Устойчивые к нему формы, обладая этим преимуществом, в большей мере закрепляются, повышая общий индекс толерантности взрослых растений. На некоторых расстояниях в популяциях полевицы этот индекс взрослых особей начинает превышать показатель для семян. Дальнейшее резкое повышение загрязненности почвы (по ветру от источника) ведет к резкому возрастанию средней толерантности.

По мнению авторов этой работы, различие в толерантности растений и семян на слабо загрязненных участках может быть объяснено иначе. Имеется в виду возможный перенос генов, ответственных за повышенную толерантность к меди, с участков, подверженных большему загрязнению и имеющих поэтому высокий средний индекс толерантности, на более чистые зоны; тем самым на этих участках обеспечивается повышенная устойчивость семян к этому фактору.

Видимо, нет смысла обсуждать правомерность каждого из приведенных объяснений различия толерантности к меди растений и их семян. Подчеркнем лишь один важнейший, с нашей точки зрения, факт. Независимо от интенсивности действующего токсического фактора средний индекс толерантности семян на всех участках практически не изменен (примерно на уровне 40%), в то время как этот показатель для выросших из этих семян растений существенно зависит от интенсивности загрязнения. В этом видим мы прямое указание на популяционные процессы адаптации растений, в результате которых на основе неизменной степени полиморфности семян (неизменный для них показатель толерантности), обеспечивается в зависимости от интенсивности токсического фактора повышенная или пониженная толерантность к нему растений. Из этих данных следует также, что при прекращении загрязнения восстановление исходной полиморфной структуры растительных популяций полевицы будет происходить достаточно быстро. Исследованиями Н.В. Алексеевой-Поповой с соавторами [3, 4] показано, что даже незначительное постоянное увеличение уровня тяжелых металлов в почвах может вызвать внутривидовую дифференциацию ряда дикорастущих видов растений. Ими отмечена повышенная устойчивость к свинцу, цинку, меди популяций некоторых южноуральских видов в районе медно-колчеданного рудопроявления [2-4].

В качестве примера приведем распределение приростов корней в двух популяциях дикорастущей астры альпийской. Одна из них произрастает на фоновых территориях, другая – в районе с повышенным уровнем свинца в почвах. Распределения прироста корней растений этих популяций в контрольном растворе и в растворе, содержащем добавки солей свинца, представлены на рис. 25. Показано, что в отсутствие токсического элемента распределения корневых приростов в обоих случаях совпадают. При содержании в растворе свинца (3×10^{-4} моль) происходит дифференциация этих популяций. Более устойчивая к токсиканту популяция характеризуется большим приростом корневой системы.

Сегодня трудно однозначно говорить о механизмах повышенной толерантности растений. Одним из возможных общих механизмов устойчивости к тяжелым металлам является уменьшенное их передвижение в наземные части растений. Снижение корневого поглощения металла, к которому адаптирована металлоустойчивая популяция, наблюдали на нескольких видах растений [60, 61].

Имеются и другие примеры влияния техногенного загрязнения на структуру растительных популяций. Л.Ф. Семериков и Н.С. Завьялова [36] изучали влияние нефтяного загрязнения на изменчивость длины проростков семян канареечника, выращиваемых в нейтральной среде и средах, содержащих стимулирующий или ингибирующий раствор. Если эколого-генетическую изменчивость длины проростка семян растения в

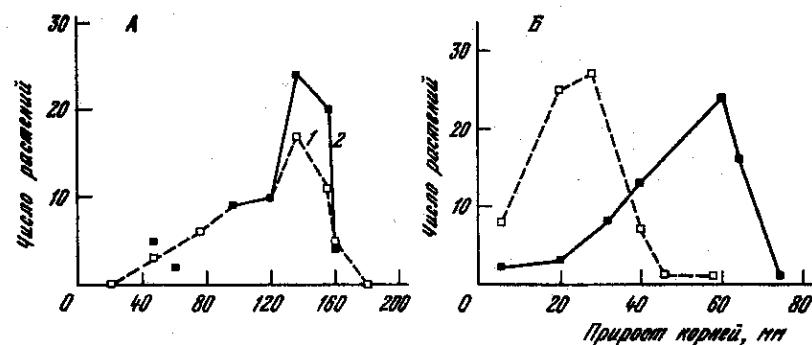


Рис. 25. Внутривидовая дифференциация астры альпийской под влиянием избытка свинца в среде

А – контроль; Б – раствор со свинцом; 1 – популяция из фонового района; 2 – устойчивая к свинцу популяция

различных средах рассматривать как отражение генотипической структуры его популяций, то можно сделать вывод, что нефтяное загрязнение способно существенно изменить генетическое разнообразие канареечника. При этом при сильном загрязнении подобраны генотипы растений, мало отличающиеся друг от друга как по средним значениям длины проростка, так и по их реакции на среду.

В литературе имеются данные о реакции на загрязнения популяций животных. Мы имеем в виду, например, работу Хопкина и Мартина [55], которые показали, что хищные многоножки (*Chilopoda*), отловленные на местах, характеризующихся повышенным содержанием цинка, кадмия, свинца, меди, показывают большую устойчивость к действию токсических факторов, чем животные с чистых участков, если тех и других содержать на рационах с повышенным количеством перечисленных металлов. Несмотря на возможность индивидуальной адаптации животных к повышенному поступлению токсикантов, приводимые данные, подобно обсуждаемым ранее для растительных популяций, скорее всего, отражают эффект адаптированности популяционного уровня. В силу исходной разнокачественности природных популяций происходит своеобразное "обогащение" популяции толерантными особями. Именно поэтому при экспериментальном содержании животных на рационах с высокими уровнями токсических элементов эта группа многоножек характеризовалась повышенной выживаемостью по сравнению с контрольной.

Подобные же данные для млекопитающих приведены А.В. Коросовым и Б.К. Павловым [26]. Авторы сравнивали популяции лесных полевок на склонах Хамар-Дабана, подверженных длительному (в течение 18 лет) воздействию выбросов Байкальского целлюлозного комбината, с контрольными. При анализе фенотипических признаков скелета установлено, что длительное действие техногенного фактора привело к изменению генотипической структуры популяции. При этом обнаруженные изменения не выходят за рамки сезонной изменчивости каждой из популяций.

Приведем еще данные Л.С. Некрасовой [31]. Изучалась толерантность по отношению к хлорофосу личинок комаров (*Anopheles dorsalis*). Показано, что выборки этих личинок из водоемов, расположенных на

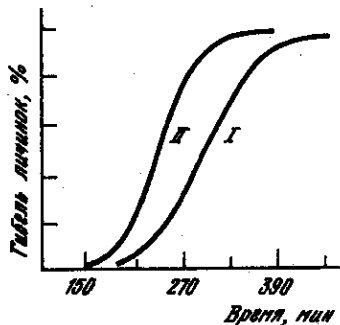


Рис. 26. Гибель в хлорофосе личинок комаров, отловленных в водоемах, расположенных на расстояниях в 1 км (I) и 15 км (II) от медеплавильного комбината

расстоянии 1 и 15 км от медеплавильного комбината, существенно отличаются по чувствительности к яду. Разнокачественность этих популяций проявляется по скорости гибели личинок, помещенных в раствор хлорофоса (рис. 26). Нам кажется, что установленные различия в сроках выживания двух групп животных могут свидетельствовать о наличии некоторых адаптивных

механизмов популяционного ранга, обеспечивающих повышение общей неспецифической устойчивости популяции к действию токсического фактора разнообразной природы. Механизмы возникновения подобной неспецифической толерантности автором не выявлены. Возможно, что имеет место простой отбор по интенсивности фильтрации воды, приходящейся на единицу массы личинок и определяющей тем самым уровни поступления в организмы любых ядов. Можно предполагать и другие механизмы такого отбора. Характерно лишь одно — наличие неспецифической толерантности в популяциях, подверженных техногенному загрязнению.

Подобные же данные на других видах животных получены А.Н. Мисурой [29]. У лягушек, обитающих в районе водоемов с промышленным загрязнением, отмечены увеличения показателей абсолютного веса печени, почек, легких и жировых тел во всех возрастных группах амфибий из биотопов зоны промышленного загрязнения. По мнению автора, все это свидетельствует о повышении уровня метаболизма и, возможно, связано с интенсификацией функций органов и тканей под влиянием токсикантов. Хотя по имеющимся данным нельзя однозначно выделить роль адаптации на организменном уровне, есть серьезные основания считать, что и в этом случае речь идет о популяционных процессах.

Отметим еще один момент, прямо связанный с процессами популяционной адаптации.

Факт повышенной изменчивости некоторых показателей, возникающей под влиянием техногенного воздействия, отмечается многими исследователями на растительных и животных объектах. Является ли это многообразие форм (в нашем случае, например, спектр индексов толерантности у растений на загрязненных участках) благом для популяции?

Однозначного ответа, видимо, не существует. Действительно, с одной стороны, если рассматривать техногенный фактор в качестве постоянно действующего, то появление в популяции широкого набора форм, в различной мере приспособленных к его влиянию, видимо, обеспечивает популяции большую устойчивость (см. рис. 23). В случае с полевницей появление со временем на загрязненных участках хорошо развитого растительного покрова подтверждает этот вывод.

С другой стороны, увеличение популяционной устойчивости по отношению к токсическому фактору, видимо, сопровождается потерей иных свойств, повышающих ее приспособленность в "обычных" природных ус-

ловиях. Ведь неслучайно популяция на чистых участках состоит из иных форм растений по сравнению с загрязненными.

Проблема популяционной адаптации — сложнейшая в экологической токсикологии. Ее решение базируется на фундаментальных закономерностях популяционной генетики. Сегодня мы располагаем лишь немногочисленными примерами проявления таких адаптационных явлений популяционного ранга, подробный анализ которых лишь предстоит.

5. МИНИМАЛЬНАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Обсуждаемый нами принцип оценки состояния популяций по доле в ней "пораженных" особей прямо выходит на кардинальную проблему экологии — определение минимальной численности популяции данного вида, достаточной для его поддержания. В последнее время опубликована посвященная этой проблеме монография "Жизнеспособность популяций" под редакцией одного из крупнейших западных экологов М. Сулея [19]. Характерно, что эпиграфом к одной из глав авторы взяли цитату из Первой Книги Моисеевой: "Введи также в ковчег из всех животных и от всякой плоти по паре". Этого было достаточно, чтобы полностью восстановить после потопа все многообразие жизни на Земле. Однако необходимо помнить, что Ною крупно повезло, потому что в его распоряжении была свежеевымытая и хорошо увлажненная планета. Наша задача насравненно сложнее. Необходимо оценить тот минимальный набор условий, включающий техногенное загрязнение среды, который обеспечил бы длительное выживание вида или популяции в данном месте, учитывая возможную адаптацию к изменению среды обитания. Уже в такой постановке проблемы мы сталкиваемся с необходимостью определения понятия "длительное выживание".

Известны критерии краткосрочного выживания, например "правило 50 особей", которое применимо исключительно к разведению животных в неволе. Для природных популяций оно неприменимо, потому что не предохраняет популяцию от частичной потери генетического разнообразия, а это неизбежно ведет к снижению ее жизнеспособности. По мнению авторов упомянутой книги, долговременное выживание должно означать способность популяции к самоподдержанию без какого-либо существенного демографического или генетического вмешательства.

При обсуждении проблемы нижнего допустимого предела численности часто оперируют понятиями удельной скорости роста популяции, представляющей разность между рождаемостью и смертностью особей, ее составляющих. Сложность этих процессов и подверженность их влиянию многих внутренних и внешних факторов усложняет строгую количественную оценку этого параметра. Поэтому часто ссылаются на эмпирические выражения, одно из которых для млекопитающих предложено Каглеем и Кребсом:

$$r_m = 18W^{-0,36},$$

5. В.С. Безель и др.

где W – масса тела животных, г. Естественно, что это лишь приближительная оценка, далекая от возможных реальных колебаний скорости r_m . Непостоянство этого показателя характеризуется дисперсией S_r , состоящей как минимум из двух компонент.

Индивидуальная компонента дисперсии S_n отражает вариабельность показателей рождаемости и смертности, обусловленных состоянием каждой особи вне зависимости от других животных. В первом приближении можно считать, что $S_n = S_1/N$ (N – численность популяции). Определим смысл S_1 .

Представим, что на однородном с точки зрения условий обитания участке пребывает множество особей. Если оценить вклад каждой из них в общий рост численности популяции в течение некоторого времени, то будут обнаружены некоторые различия. Характеризующая эти различия дисперсия и будет S_1 .

Средовая компонента дисперсии скорости роста популяции S_{cp} определяется в тех популяциях, где все различия по рождаемости и смертности обусловлены непостоянством условий существования, воздействию которых подвержена популяция в целом. В условиях, когда причиной непостоянства r_m являются только колебания условий среды обитания, можно считать, что S_{cp} постоянна и отражает степень непостоянства внешних факторов. Общая дисперсия скорости роста объединяет обе дисперсии:

$$S_r = S_{cp} + S_1/N.$$

Таким образом, на продолжительность существования популяции в определенной мере влияют колебания внешних условий среды, а не индивидуальная изменчивость процессов рождения и смертности. Исключение составляют лишь крайне малочисленные популяции, когда S_1/N резко возрастает.

Как правило, значительная часть площади, занятой популяцией, состоит из набора мелких местообитаний. В различных частях этого набора условия могут отличаться, включая различия в техногенном загрязнении. При независимости влияния внешних факторов на различные участки средняя "популяционная" дисперсия представляет результат усреднения по всем местообитаниям. Это несомненно упрощение, поскольку реальная численность популяции то возрастает, то убывает, а животные при этом то рассеиваются по всей территории (в нашем случае и по более загрязненным участкам), то собираются в местообитаниях немногочисленных, но наиболее благоприятных по всем показателям. Это те участки, которые мы называли ранее станциями переживания.

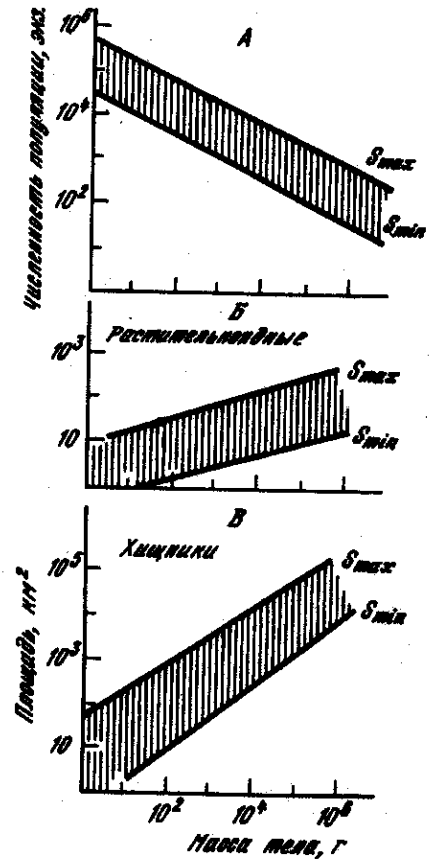
Поскольку любая популяция, какой бы ни была ее численность, подвержена известному риску вымирания в результате случайного колебания последовательности неблагоприятных событий, то оценка длительности выживания такой популяции представляет собой сложную задачу, требующую обоснованного прогноза. Для оценки минимальной численности популяции, обеспечивающей ее выживание в условиях непостоянства среды, применяются многочисленные математические модели.

Сошлемся на одну из них, описанную в цитированной выше монографии

Рис. 27. Результаты численной реализации модели вымирания популяций (А) и аналогичные оценки минимальной площади обитания животных (Б, В)

Указана минимальная численность различной массы тела, гарантирующая 95%-ную вероятность выживания в течение 100 лет

Зависимости соответствуют максимальной (S_{max}) и минимальной (S_{min}) величинам дисперсии удельной скорости роста популяции



[19]. На рис. 27 приведена оценка численности популяций млекопитающих с различной массой тела, выживаемость которых в течение последующих 100 лет может быть определена с вероятностью 95%. Расчеты выполнены для двух вариантов: при самых высоких (S_{max}) и при самых низких (S_{min}) из возможных значений средней средовой дисперсии удельной скорости роста численности.

С помощью приведенных зависимостей оценку численности, соответствующей 95% вероятности выживания популяции, нетрудно пересчитать на площадь, необходимую для поддержания существования такой популяции.

Установление соответствия между требуемой для выживания численностью и площадью занимаемой территории существенно при оценке территории, допустимой в отчужденности в результате техногенного загрязнения.

Естественно, что расчетное значение площади, необходимой для выживания популяции, или оценки допустимой минимальной численности должно изменяться в зависимости от характера питания животных (растительноядные, хищные) и от условий существования (умеренные широты, тропики). Авторами модели показано, что наибольшей опасности вымирания подвержены населяющие высокоизменчивые тропические местообитания хищники, а наименьшей – населяющие малоизменчивые местообитания умеренных широт растительноядные млекопитающие.

Это подтверждается и конкретными наблюдениями. Животные корма не так обильны, как растительные, поэтому хищникам нужны пространства более обширные, чем растительноядным. Кроме того, показано, что если речь идет о сопоставимых животных, то плотности их популяций в тропиках ниже, чем в умеренных широтах.

Таким образом, решающее значение в поддержании жизнеспособности популяции имеет средовая дисперсия ее скорости роста.

В результате анализа математических моделей однозначно показаны сравнительные достоинства совокупности нескольких небольших резерватов, обеспечивающих благополучное переживание популяции по сравнению с большими, занимающими такую же площадь. "Дробный резерват" предпочтительнее слитного, если, конечно, условия существования в различных его частях хотя бы отчасти независимы и если те части, где в силу каких-либо причин, включая техногенное загрязнение, происходит вымирание популяции, могут заселяться вновь из сохранившихся резерватов.

Последнее обстоятельство особенно важно в интересующей нас проблеме техногенного загрязнения, приводящей к пространственной деструкции природных биогеоценозов и их частичной деградации.

Прежде всего это относится к популяциям животных, способных к значительным и направленным перемещениям в пределах территории, занимаемой популяцией. Ранее мы уже показали, что сложная пространственная структура популяций мелких млекопитающих и характерная для них высокая подвижность и миграционная активность сочетаются с локальным характером техногенного загрязнения, частично или полностью перекрывающего станции их обитания.

Неравномерность размещения источников загрязнения, наличие вокруг каждого из них нескольких зон с различной интенсивностью загрязнения, сложный характер наложения таких зон сочетаются со спецификой использования мелкими млекопитающими жизненного пространства. Мы имеем в виду активный выбор участков для размножения, устройство убежищ, мест кормления и перемещения. Ранее эти проблемы мы обсуждали в рамках имитации различных режимов загрязнения на математических моделях. Было показано, что влияние техногенного загрязнения на природные популяции может выходить за рамки зоны прямого токсического воздействия.

Это важное обстоятельство необходимо учитывать при оценке минимальных площадей, обеспечивающих жизнеспособность популяции.

Важно и другое. Определение минимальной численности популяции или оценка необходимой для ее выживания площади как основы для регламентации уровней техногенного загрязнения не могут быть выполнены в общем виде. В каждом конкретном случае речь должна идти о выделении необходимого количества станций переживания, в наименьшей степени подверженных токсическому воздействию, и участков, на которых возможно периодическое восполнение численности за счет миграционных потоков. Вместе с тем оценка допустимого уровня воздействия от конкретного источника предполагает, что известно, что имеются площади, подлежащие отчуждению, существование на которых популяция невозможно.

6. ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО НОРМИРОВАНИЯ

При практическом решении проблем защиты природной среды часто приходится исходить из признания невозможности полного предотвращения ее техногенного загрязнения даже при условии совершенствования производства и перехода на так называемые безотходные технологии. Поступление в природные биогеоценозы загрязняющих отходов в опреде-

ленных пределах в ближайшее время, по-видимому, неизбежно в силу чрезвычайно больших материальных затрат, необходимых для полной очистки промышленных выбросов. Поэтому проблема научно обоснованного нормирования техногенного воздействия в качестве прикладной задачи экологической токсикологии прямо смыкается с экономикой народного хозяйства.

Было бы неправильно считать, что вопрос регламентации антропогенного влияния возник лишь в последние годы. В широком практическом плане перед человеком всегда стояла проблема: что, где и сколько можно себе позволить при взаимодействии с природой. Требовалось подбирать для землепользования соответствующие культуры, соблюдать агротехнику, сроки и нормы посева, регулировать интенсивность полива, пастбищных нагрузок и т.д. Добавим к этому богатейшую практику лесостроительства, и в частности использование расчетных лесосек.

Сегодня нормирование загрязняющих веществ в природных биогеоценозах базируется на санитарно-гигиенических принципах и нормах, т.е. на приоритетности защиты прежде всего человека. Из этих принципов исходят гигиенисты при установлении предельно допустимых концентраций (ПДК) различных веществ в воде, воздухе, почве и продуктах питания. Этот принцип ориентации на обеспечение безопасности человека отражает наше антропоцентрическое мировоззрение и, как правило, оправдан.

Однако человек как биологический вид, и человечество как социальная общность, и каждый отдельно взятый ее член в конечном итоге страдают не только от прямого неблагоприятного воздействия на них антропогенных (в том числе техногенных) факторов, но – раньше или позже – и от вызываемых этими факторами существенных, а то и необратимых нарушений состояния отдельных экосистем и в целом биосферы. 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 имеют своим следствием ухудшение условий существования человека. Сегодня ответ на вопрос, в какой мере санитарно-гигиенические нормативы обеспечивают защиту природных компонент, остается неоднозначным.

Приведем ряд примеров. Значения ПДК антропогенных радионуклидов в воде, воздухе защищают не только человека, но и другие виды живых организмов. Иначе обстоит дело при загрязнении атмосферы сернистым газом. При длительном воздействии этого загрязнителя в концентрациях, не превышающих санитарно-гигиенические нормы для воздуха, происходит повреждение хвойных лесов.

Другие примеры. Известно, что лишайники гибнут в городской атмосфере, которая по санитарно-гигиеническим стандартам считается допустимой для человека. В странах Западной Европы и у нас нередки случаи использования питьевой воды, в которой могут выжить далеко не все пресноводные организмы. При некоторых загрязнениях почвы нефтью или тяжелыми металлами может сильно пострадать почвенная мезофауна, в то время как сельскохозяйственная продукция с этих участков может соответствовать санитарным нормам для продуктов питания.

Подобные примеры можно продолжать, но сегодня ясно, что не все объекты природных биоценозов можно "нормировать" по регламентам человека. Здесь требуются другие подходы, учитывающие надорганизменный характер экологической токсикологии и ее прикладной стороны.

При обсуждении современного состояния экологического нормирования нельзя умолчать о двух современных подходах к проблеме.

В первом случае предполагается, что в процессе развития производительных сил общества человек возьмет на себя все регуляторные функции, касающиеся стабильности всех биогеохимических циклов как в локальном, так и в региональном масштабе. Иначе говоря, подобно тому как контролирует и регулирует сегодня человек качество среды своего обитания (промышленной и коммунальной), он сможет организовать и отрегулировать по своим потребностям и функционирование природных биоценозов.

Подход этот представляется утопическим, отражающим современное технократическое мышление, открывающее широкие возможности для спекуляций понятием "ноосфера" и определенных упрощений идей В.И. Вернадского. Видимость соответствия этих подходов современным научным взглядам в сочетании с использованием для экологического нормирования санитарно-гигиенических регламентов создают опасную иллюзию правомерности и оправданности большинства технических решений.

Второй подход основан на представлениях о регуляторной функции биосферы, которая может успешно осуществляться только при сохранении естественного состояния природных систем различного уровня. Исходным моментом является здесь концепция планетарной роли живого вещества, связанная с именем В.И. Вернадского [14]. Экологическое нормирование при этом должно исходить из недопустимости нарушения естественного состояния природных экосистем, т.е. неизменности скоростей и объемов биогеохимических круговоротов в локальном и региональном масштабах.

Таким образом, определяющим в стратегии экологического нормирования должны быть принципы сохранности естественных природных экосистем, а не их замена или приспособление их к нуждам человека.

Любые подходы к экологическому нормированию исходят из понятия допустимой антропогенной нагрузки. Согласно Ю.А. Израэлю [22], в широком смысле под допустимым антропогенным воздействием на окружающую природную среду следует понимать воздействие, складывающееся из отдельных однородных и разнородных воздействий, которые не влияют на качество природной среды или изменяют ее в допустимых пределах, т.е. не разрушают существующие экосистемы и не вызывают неблагоприятных последствий у важнейших популяций, и, конечно, в первую очередь у человека.

Проблемы экологического нормирования могут быть сведены к решению двух кардинальных вопросов: что подлежит нормированию и как реализовать процедуру такой регламентации. В настоящее время однозначных ответов на эти вопросы нет.

Д.А. Кривоуцкий с соавторами [27], обсуждая вопросы экологического нормирования при воздействии ионизирующей радиации, определяет три возможных подхода.

1. Требование сохранности устойчивости экосистемы в целом, рассматривая ее как систему взаимосвязанных подсистем. Если под ее устойчивостью понимать способность системы функционировать как целое, то пределы допустимых воздействий оказываются неоправданно широкими. Свойства биоценозов таковы, что при токсических воздействиях, наносящих поражение отдельным звеньям системы, возникает компенсация за счет других элементов, и ценоз продолжает функционировать. Подобная компенсация наблюдается даже в случае гибели отдельных видов, роль которых в сообществе принимают на себя другие звенья. Несмотря на сохранность биоценоза как функционирующей системы, происходящие изменения далеко не всегда можно считать допустимыми, поскольку они могут привести к нежелательным изменениям условий существования некоторых видов, которые, с нашей точки зрения, являются ценными или уникальными, в том числе и человека.

По С.С. Шварцу, упрощение биогеоценозов, их омоложение, изменение структуры отдельных звеньев цепей питания, увеличение роли животных как деструкторов первичного органического вещества, – все это не простая деградация биосферы, а ее эволюция в новых условиях, причем далеко не все последствия такого рода следует считать нежелательными [46].

2. Требование сохранности каждой популяции. При этом имеется в виду прямое токсическое воздействие на организмы, составляющие популяцию, и их потомство, а также косвенное воздействие, опосредованное через систему трофических связей. Например, воздействие на консументы низших порядков может привести к недостаточности кормовой базы для консументов более высокого порядка.

Нами совместно с Е.А. Бельским показано, что влияние воздушных выбросов сернистого газа приводит к частичному опаданию лиственных пород, что демаскирует гнезда некоторых видов птиц и ведет к их разорению хищниками. Практическая реализация этого принципа требует подробного изучения конкретного биоценоза с выделением наиболее чувствительных его звеньев, учитывая как прямое, так и опосредованное влияние на них техногенного загрязнения.

3. Третий возможный подход к экологическому нормированию исходит из необходимости учета диапазона естественных колебаний основных экологических параметров, определяемых по многолетним наблюдениям за функционированием отдельных звеньев или биоценоза в целом. Ранее мы отмечали, что граница нормы в этом случае определяется уровнем допустимого риска и может быть задана волевым образом с учетом дисперсии изменений соответствующих параметров.

Перечисленные подходы фактически постулируют несколько уровней экологического нормирования, соответствующих надорганизменному характеру экологической токсикологии.

Высший уровень экологической регламентации предполагает ограничение общей антропогенной нагрузки на элементарную ландшафтно-географическую единицу, интегрирующую все разнообразие действующих

природных и техногенных факторов. Так, при загрязнении природной среды в качестве такой элементарной ландшафтно-географической единицы целесообразно рассматривать элементарный водосборный бассейн 2–3-го или иных порядков, обусловленных конкретными условиями региона и характеризующих его эколого-географическую уникальность [8, 9]. В любом случае подобный ландшафтно-географический комплекс представляет собой совокупность взаимосвязанных отдельных биогеоценозов, объединенных в единую систему за счет потоков абиотических веществ, переноса биомассы, энергии и информации. В силу природного разнообразия биогеоценозов и неравномерности нагрузки отдельные элементы ландшафта не в равной мере подвержены действию антропогенного пресса. Поэтому стремление в целях экологического нормирования оперировать некоторыми интегральными показателями, характеризующими состояние ландшафтного комплекса в качестве целостной биологической системы, трудно реализовать практически.

В этих целях необходимо выделить несколько биоценозов, в силу своей метаболической активности максимально воспринимающих и трансформирующих как потоки эндогенных веществ и энергии, так и экзогенные потоки антропогенного происхождения.

Предварительная экспертная оценка конкретной ситуации в ландшафтно-географическом районе, включающая инвентаризацию источников техногенного воздействия и объема токсических выбросов, а также определение качества отдельных биогеоценозов с точки зрения их толерантности к конкретному виду воздействия позволяют выделить их ограниченное количество, по отношению к которому необходима регламентация уровня воздействий. Например, при загрязнении поллютантами атмосферы или водной среды такими критическими звеньями могут быть экосистемы эстуариев, в наибольшей степени кумулирующие загрязнители и испытывающие в связи с этим максимальное техногенное воздействие.

В случае аэрального загрязнения лесных экосистем сернистым газом в качестве критического биоценоза следует рассматривать хвойные леса, максимально приближенные к источникам выбросов.

Стоит проблема выделения ограниченного количества экологических критериев, характеризующих качество природной среды. В соответствии с предложениями Шварца "хороший" биоценоз должен отвечать следующим требованиям [46]:

- продукция (биомасса) на всех основных трофических уровнях должна быть высокой: превышение фитомассы над зоомассой не должно быть резко выражено;

- высокой продукции должна соответствовать высокая продуктивность; это необходимо для быстрой компенсации возможных потерь биомассы на отдельных трофических уровнях в результате внешнего воздействия, так как высокая продукция сама по себе не гарантирует достаточную компенсаторную активность биологических систем;

- разнородность трофических уровней и структура экосистемы в целом должны способствовать высокой стабильности биоценоза в широком диапазоне внешних условий. Динамическое равновесие биогеоценоза должно обеспечивать состояние гомеостаза его абиотической составляющей, в

том числе и гидрологического режима территории и газового состава атмосферы;

- скорость биологической самоочистки экосистемы должна быть максимальной за счет большой скорости обмена веществ и энергии (обеспечение биологического круговорота в течение немногих годовых циклов);

- высшая резервная активность (способность к быстрой перестройке структуры сообщества) должна дополнять высшую степень продуктивности и стабильности экосистемы, что поддерживает биогеоценоз в оптимальном состоянии при изменении условий среды.

Удовлетворение этим требованиям для хорошего состояния биоценоза обязательно как для развития в естественной среде, так и в среде, подвергшейся антропогенному воздействию.

Определение допустимых техногенных нагрузок на конкретный биогеоценоз, принятый в качестве критического, прямо связано с возможностью выделения ограниченного количества интегральных показателей, характеризующих с максимальной полнотой перечисленные выше свойства биогеоценоза. При этом важнейшим и даже решающим условием является аппаратная и методическая возможность оперативного контроля этих показателей. Последнее обстоятельство вынуждает нас к введению следующего уровня регламентации – нормированию нагрузки на отдельные популяции растений и животных.

Таким образом, экологическое нормирование техногенной нагрузки на ландшафтно-географическом уровне может быть реализовано через обоснованный выбор ограниченного количества биогеоценозов, подлежащих регламентации. В равной мере нормирование нагрузки на отдельные биогеоценозы может быть осуществлено через регламентацию состояния отдельных популяций или их сообществ, отнесенных нами к критическим звеньям соответствующих биогеоценозов.

Требует серьезной научной проработки проблема выбора и обоснования того минимального количества видов-индикаторов, оценка состояния популяций которых может в достаточной степени отражать состояние природных экосистем. Подобный подбор популяционных индикаторов неизбежно должен учитывать целевую задачу нормирования – идет ли речь о сохранности уникальных природных комплексов (заповедных территорий), отдельных "краснокнижных" или редких видов, или же допустима антропогенная трансформация ландшафта и отдельных биоценозов.

Можно говорить лишь о некоторых общих принципах отбора видов-индикаторов:

- это должны быть массовые виды, хорошо представленные в выбранном биогеоценозе и смежных территориях;

- выбранные виды должны быть видами-эдикаторами, представляющими основу биогеоценоза и играющими основную роль в создании биогеоценозической среды;

- условия обитания вида-индикатора, учитывающие общую его распространенность, пребывание в оптимуме и на периферии обитания;

- сведения по фоновой динамике численности вида в условиях аналогичных, исключая техногенное воздействие;

- данные об изменчивости основных популяционных параметров вида-индикатора, в том числе генетически обусловленной изменчивости.

Разработка экологических нормативов возможна лишь на основе количественной оценки ограниченного числа параметров, характеризующих состояние регламентируемого объекта. Это предполагает необходимость существенной формализации и упрощения реальных процессов функционирования природных популяций и их взаимоотношения с окружающими компонентами биогеоценоза.

В этом плане последствия техногенного загрязнения среды или иные виды антропогенного воздействия можно рассматривать в качестве "потребления" некоторого условного биологического ресурса. При этом экологическое нормирование техногенного воздействия должно исходить из регламентации интенсивности производственных процессов [8, 9]. В качестве таковых можно рассматривать следующее:

- прямое изменение биологической продуктивности выделенного индикаторного звена ценоза, выраженное через ежегодный прирост биомассы;
- средние показатели плодovitости или плодоношения, прямо определяющие восполнение биологического ресурса;
- средние показатели интенсивности деструкционных процессов, обуславливающих круговорот абиотических и биотических веществ;
- частоту проявления признаков поражения как показателя, характеризующего популяционные процессы;
- упрощение биогеоценоза, выраженное в снижении видового разнообразия сообществ и, как следствие этого, снижение биологической продуктивности;
- в ряде случаев возможно использование показателей ландшафтно-географического уровня;
- показатели интегрального стока водосборного бассейна;
- уровни развития эрозионных процессов, выраженные через количество (площадь) деградированных биогеоценозов;
- уровни сельскохозяйственного использования территории (пашни, выпас, сенокос и др.);
- показатели лесистости территории и т.д.

Выделяемые показатели должны отражать неспецифические ответы биологических систем на разнообразные виды техногенного воздействия. Это позволит рассматривать их в качестве показателей сочетанного действия многих синхронно действующих техногенных факторов и оценивать их влияние интегральными показателями.

В заключение отметим, что в силу неизбежной неполноты имеющейся информации, сложности и нелинейного характера динамики природных экосистем, с одной стороны, и насущной необходимости скорейшего внедрения системы экологического нормирования – с другой, разработка экологических регламентов, приуроченных к конкретной природной ситуации на современном этапе возможна лишь на основе опыта и общенаучных, в том числе интуитивных, представлений тщательно отобранных специалистов-экспертов.

Мы сознательно акцентируем внимание на проблемах экологического нормирования, рассматривая его как некий антипод санитарно-гигиеническому. Однако практическая реализация этих двух систем нормирования должна быть построена не только на разграничении их функций (различие объектов нормирования, надорганизменный и организменный ранги токси-

ческих эффектов и т.д.), но и, что особенно важно с практической точки зрения, на принципах взаимной увязки экологических и санитарных регламентов.

Следует указать еще одну причину необходимости такой интеграции. Как только экологическая токсикология сочтет разрабатываемую ею методологию нормирования достаточной для того, чтобы от дискуссии по тем или иным нормативам перейти к передаче их государству для утверждения в качестве стандартов, то наличие, скажем, для одного и того же загрязнителя в одной и той же точке пространства двух предельно допустимых концентраций (одна из которых удовлетворяла бы санитарный надзор, но не удовлетворяла бы органы охраны природы) создает ситуацию, совершенно нелепую как с позиций государства, так и с позиций субъекта хозяйственной деятельности.

Таким образом, интеграция здесь совершенно необходима не только с теоретических, но и с сугубо практических позиций.

По-видимому, только единая система экологического и санитарного нормирования в состоянии сегодня обеспечить благополучие человека и природной среды, защиту их от все возрастающего пресса промышленности и сельского хозяйства.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последнее время резко возросло количество публикаций, посвященных описанию последствий загрязнения конкретных районов или регионов, подверженных техногенному воздействию.

Расширяется сегодня и круг экспериментальных исследований. Работы, выполненные в лабораторных или виварных условиях с поддержанием постоянства основных параметров среды и уровней токсического воздействия, позволяют получить ценную информацию. Это касается прежде всего исследования механизмов токсического действия на природные биологические объекты и оценок действующих уровней поллютантов.

Кроме того, в научных публикациях активно обсуждаются общие концептуальные подходы к оценке допустимого антропогенного воздействия на природную среду. Вводятся понятия экологического резерва, критического состояния экосистемы, допустимой экологической нагрузки и т.д. При всей значимости этих работ вводимые понятия экологического резерва, допустимой нагрузки и др. в этих работах часто не имеют количественного выражения для конкретных ситуаций.

Таким образом, по крайней мере три активно разрабатываемых направления: 1) полевые исследования конкретных территорий, подверженных действию техногенного загрязнения, 2) экспериментальное изучение механизмов токсического действия и 3) теоретические разработки концепций устойчивости природных систем сегодня представляют то направление, которое понимается нами в качестве экологической токсикологии.

Трудности становления экологической токсикологии в качестве самостоятельного направления связаны сегодня с отсутствием достаточно строгой теоретической основы, объединяющей накапливаемый полевой и экспериментальный материал и объясняющий его. Неоднозначность исходных данных, получаемых в различных природных условиях и при различных воздействиях, отсутствие объяснимой связи между натурными наблюдениями и экспериментом, оторванность теоретических положений от конкретного их приложения к решению практических задач, – все это признаки новизны научного направления, его первых шагов.

Трудности эти объективны и связаны прежде всего с тем, что биологические системы надорганизменного ранга представляют собой сообщество многих взаимосвязанных и взаимообусловленных компонент, от почвенных микробных сообществ до популяций крупных животных и высших растений. Естественно, что описание реакции такой сложной системы на техногенное воздействие, выраженной в форме аналога зависимости доза-эффект – необходимого элемента экологической токсикологии, требует знаний о функционировании таких систем, причем в достаточно строгом количественном виде.

Сегодня биогеоценология не располагает сколько-нибудь строгой обобщающей теорией функционирования природных экосистем, когда параметры среды не выходят за рамки многолетних фоновых значений. Последнее обстоятельство серьезно. Ведь стоит вопрос: можно ли говорить о теории и практической реализации основанных на ней рекомендаций, если мы не располагаем достаточными сведениями о функционировании "в норме" большого количества компонент и биогеоценоза в целом?

Современное состояние природной среды часто не оставляет нам возможности на промедление в принятии кардинальных решений по ее сохранению.

У нас сегодня просто нет времени для детальной проработки проблем экологической токсикологии. В этой связи сошлемся на Итоговый документ Бергенской конференции ООН по окружающей среде, в котором отмечается, что "лучше, если мы окажемся более или менее правы в нужный момент, нежели абсолютно правы слишком поздно" (цит. по [25]).

И тем не менее уже сегодня (если на вчера!) необходимо ставить задачу разработки теории функционирования природных систем в условиях техногенного воздействия, с тем чтобы организовать направленность работы по сбору и анализу полевого материала, постановке экспериментов, методологической проработке практических аспектов проблемы.

Мы далеки от мысли, что в рамках настоящей книги можно решить эти задачи. Сделана лишь попытка последовательно рассмотреть некоторые возможные методологические подходы экологической токсикологии.

Мы видим определенную фрагментарность изложенного в настоящей книге. Прежде всего, авторы, будучи специалистами в области популяционной экологии животных и токсикологии, невольно акцентировали внимание на эти аспекты экологической токсикологии. Это понятно, ведь именно млекопитающие, включая человека, являются основным объектом медицинской токсикологии и гигиены, основные методические подходы и общая концепция которых наиболее близки экологической токсикологии. Кроме того, основные закономерности функционирования природных популяций мелких млекопитающих сегодня являются наиболее изученными. Это позволило с максимально возможной последовательностью провести единую линию от определения популяционной меры токсического воздействия к мере популяционного эффекта и далее до оценок минимально допустимой численности популяции.

Мы надеемся, что знакомство с нашей книгой окажется интересным и полезным для экологов различных направлений, что по аналогии с рассмотренными подходами в популяционной экотоксикологии млекопитающих будут рассмотрены другие компоненты биоценозов. Будет сделан еще один шаг в формировании важнейшего и актуального для современности направления экологической науки.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Алексеев А.С., Тарасов Е.В.* Количественный анализ связи состояния древостоев ели и загрязнения снегового покрова // Экология и защита леса. Л., 1990. С. 3–7.
2. *Алексеева-Попова Н.В.* Токсичность меди и механизм устойчивости к ней у высших растений // Регуляция адаптационных реакций и продуктивности растений элементами минерального питания. Кишинев, 1987. С. 139–156.
3. *Алексеева-Попова Н.В.* Внутривидовая дифференциация дикорастущих видов под влиянием избытка тяжелых металлов в среде // Труды Биохимической лаборатории. М., 1990. Вып. 21. С. 62–71.
4. *Алексеева-Попова Н.В., Игошина Т.И., Косицин А.В., Ильинская Н.Л.* Устойчивость к тяжелым металлам (Pb, Zn, Cu) отдельных видов и популяций естественных фитоценозов из района медноколчедановых рудопроявлений // Растение в экстремальных условиях минерального питания. Л., 1983. С. 22–42.
5. *Арманд А.Д., Кайдакова В.В., Кушнарва Г.В., Добродеев В.Г.* Определение пределов устойчивости геосистем на примере окрестностей Мончегорского металлургического комбината // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1991. № 1. С. 93–104.
6. *Безель В.С.* Популяционная экотоксикология млекопитающих. М.: Наука, 1987. 129 с.
7. *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.
8. *Безель В.С., Кражимский Ф.В., Семериков Л.Ф., Смирнов Н.Г.* Экологическое нормирование антропогенных нагрузок. 1. Общие подходы // Экология. 1992. № 6. С. 3–14.
9. *Безель В.С., Кражимский Ф.В., Семериков Л.Ф., Смирнов Н.Г.* Экологическое нормирование антропогенных нагрузок. 2. Методология // Там же. 1993. № 1. С. 36–47.
10. *Безель В.С., Оленев Г.В.* Внутривидовая структура грызунов в условиях техногенного загрязнения среды обитания // Там же. 1989. № 3. С. 40–45.
11. *Бененсон И.Е., Садыков О.Ф.* Концепция и модель популяционной динамики мелких млекопитающих в гетерогенной среде // Журн. общ. биологии. 1989. № 2. С. 244–259.
12. *Богачева И.А.* Зависимость численности насекомых-фитофагов от уровня загрязненности лесных биоценозов фтором // Техногенные элементы и животный организм. Свердловск, 1986. С. 43–47.
13. *Большаков В.Н., Садыков О.Ф., Бененсон И.Е.* и др. Актуальные проблемы популяционного мониторинга // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1987. Т. 10. С. 47–63.
14. *Вернадский В.И.* Живое вещество. М.: Наука, 1978. 359 с.
15. *Воробейчик Е.Л., Воробейчик Л.А.* Влияние техногенного загрязнения среды на пространственную неоднородность скорости деструкции целлюлозы // Проблемы лесопатологического мониторинга в таежных лесах европейской части СССР: Тез. докл. Петрозаводск, 1991. С. 20–21.
16. *Воробейчик Е.Л., Фарафонов М.Г.* Пространственные аспекты определения нагрузки на экосистемы (по данным загрязнения снежного покрова) // Проблемы устойчивости биологических систем: Тез. докл. Харьков, 1990. С. 88–90.
17. *Гигиенические критерии состояния окружающей среды. 3. Свинец.* М.; Женева: ВОЗ, 1980. 193 с.
18. *Гольдман М., Оелла Р. Дж.* Исследование динамики метаболизма стронция в зависимости от возраста при непрерывном поступлении изотопа с диетой // Метаболизм стронция. М., 1977. С. 175–191.
19. *Жизнеспособность популяций: Природоохранные аспекты.* М.: Мир, 1989. 223 с.
20. *Зайцев Г.Н.* Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
21. *Зырин Н.Г.* Распределение и варьирование содержания микроэлементов в почвах Русской равнины // Почвоведение. 1968. № 7. С. 77–87.
22. *Израэль Ю.А.* Экология и контроль состояния природной среды. М.: Гидрометеоиздат, 1984. 560 с.
23. *Кобзев В.А.* Взаимодействие загрязняющих почву тяжелых металлов и почвенных микроорганизмов: (Обзор) // Тр. Ин-та эксперим. метеорологии. 1980. Вып. 10 (86). С. 51–66.
24. *Комплексная экологическая оценка техногенного воздействия на экосистемы южной тайги / А.М. Степанов, Р.Р. Кабиров, Т.В. Чернышкова и др.* М.: ЦЕПЛ, 1992. 246 с.
25. *Коптиог В.А.* Конференция ООН по окружающей среде и развитию. Новосибирск, 1992. 62 с.
26. *Коросов А.В., Павлов Б.К.* Изменение генотипической структуры популяций при продолжительном давлении антропогенных факторов // Долгосрочное прогнозирование состояния экосистем. Новосибирск, 1988. С. 220–225.
27. *Кривоулицкий Д.А., Федоров Е.А., Смирнов Е.Г.* и др. Экологическое нормирование в радиоэкологии // Общие проблемы биогеоценологии. М., 1990. С. 187–210.
28. *Критерии санитарно-гигиенического состояния окружающей среды. 1. Ртуть.* М.; Женева: ВОЗ. 1979. 149 с.
29. *Мисюра А.Н.* Экология фонового вида амфибий центрального степного Приднепровья в условиях промышленного загрязнения водоемов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепродзержинск, 1989. 16 с.
30. *Мотузова Г.В.* Уровни и природа варьирования содержания микроэлементов в почвах лесных биогеоценозов // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. СПб., 1992. Т. 14. С. 57–68.
31. *Некрасова Л.С.* Связь гибели личинок кровососущих комаров в хлорофосе с их биологической неоднородностью // Экология. 1989. № 4. С. 39–46.
32. *Нижников А.И., Агапов М.Т., Дикая Е.Я.* и др. Некоторые параметры обмена Рb-210 в организме коренных жителей Крайнего Севера // Радиационная гигиена. Л., 1980.
33. *Никаноров А.М., Тепляков Ю.В.* Проблемы изучения процессов трансформации загрязняющих веществ методами физического моделирования // Методология экологического нормирования: Тез. докл. Харьков, 1990. Ч. 1. С. 46–47.
34. *Оленев Г.В.* Популяционные механизмы приспособлений к экстремальным условиям среды // Журн. общ. биологии. 1981. Т. 62, № 4. С. 506–511.
35. *Салиев А.В.* Моделирование воздействия атмосферных фитотоксикантов на растения – пространственный аспект // Основы биологического контроля загрязнения окружающей среды. М., 1988. С. 137–160. (Тр. Ин-та прикл. геофизики; Вып. 72).
36. *Семериков Л.Ф., Завьялова Н.С.* Влияние нефтяных загрязнений на изменчивость популяций канареечника тростниковидного // Экология. 1990. № 2. С. 31–34.
37. *Серебренникова Л.Н., Горбатов В.С., Старцева Е.Ф.* Вариабельность содержания тяжелых металлов (свинца, цинка, меди, кадмия) в почвах, растениях техногенных ландшафтов // Тяжелые металлы в окружающей среде. М., 1980. С. 34–39.
38. *Соколов В.Е., Каменов Д.А.* О роли процессов возбуждения и торможения нервной системы домашних мышей в регуляции эндокринного ответа при действии варфарина // ДАН СССР. Т. 249, № 3. С. 764–768.
39. *Степанов А.М.* Методология биоиндикации и фонового мониторинга экосистем суши // Экоэкология и охрана природы. М., 1988. С. 28–108.
40. *Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В.* Очерки учения о популяциях. М.: Наука, 1973. 277 с.
41. *Тишков А.А.* Позвоночные животные в консорции бриофитов тундровых и таежных экосистем // Растительные животные в биогеоценозах суши. М., 1986. С. 165–171.
42. *Тэрриц К.В., Покаржевский А.Д.* Методический подход к оценке влияния загрязняющих веществ на почвы (на примере мощных черноземов) // Биоиндикация и биомониторинг. М., 1991. С. 247–263.
43. *Уджавини Э.Р.* Групповые отношения животных. Л.: Наука, 1980. 145 с.
44. *Шварц С.С.* Популяционная структура вида // Зоол. журн. 1967. Т. 20, № 2. С. 1456–1469.
45. *Шварц С.С.* Эволюционная экология животных. Свердловск, 1969. 200 с. (Тр. Ин-та экологии растений и животных; Вып. 65).
46. *Шварц С.С.* Теоретические основы глобального экологического прогнозирования // Всесторонний анализ окружающей природной среды: Тр. II Сов.-амер. симпозиум. Л., 1976.

47. Шилов И.А., Ивашкина И.Н., Королев А.И., Полищук Г.М. О функциональной неоднородности особей в популяциях грызунов // Биол. науки. 1969. № 4. С. 17–24.
48. Шилова С.А., Туров И.С. Попытка направленного изменения внутривидовых взаимоотношений некоторых млекопитающих вредителей под действием нейротропных средств // ДАН СССР. 1977. Т. 233, № 3. С. 498–501.
49. Bull K.R., Roberts R.D., Inskip M.J., Goodman G.T. Mercury concentration in soil, grass, earthworms and small mammals near an industrial emission on source // Environ. Pollut. 1977. Vol. 12, N 2. P. 135–140.
50. Chance M.R. Aggregation as a factor influencing the toxicity of sympathomimetic amines in mice // J. Pharmacol. and Exp. Therapy. 1946. Vol. 87. P. 214–219.
51. Clay D.L., Brisbin I.L., Buch P.B., Provost E. Patterns of mercury contamination in a wintering water fowl community // Proc. Annu. Conf. S.E. Assoc. Fish and Wild. 1980. P. 309–317.
52. Feedman M.L., Cunningham P.M., Schindler J.E., Zimmerman M.J. Effect of lead speciation on toxicity // Bull. Environ. Contam. and Toxicol. 1980. Vol. 25, N 3. P. 389–393.
53. Freeman M., Aggeft J., O'Brien G. Microbial transformations of arsenic in Lake Uhakuri // Water Res. 1986. Vol. 20, N 3. P. 283–294.
54. Getz L.L., Verner L., Prather M. Lead concentration in small mammals // Environ. Pollut. 1977. Vol. 13, N 2. P. 151–157.
55. 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.
56. Jewett R.E., Norton S. Measurement of behaviour of rats under isolation and observation on preliminary drug // Psychopharmacologia. 1964. Vol. 6. P. 151–158.
57. Koski E., Venalainen M., Nuorteva P. The influence of forest type, topographic location and season on the levels of Al, Fe, Zn, Cd and Hg in some plants in Southern Finland // Ann. Bot. Fenn. 1988. Vol. 25. P. 365–370.
58. Lenian J.M.A. Activation analysis and public health // Symp. on nucl. activation techniques in the life science. Vienna, 1967. P. 601.
59. Lolkema P.C., Vooijs R. Copper tolerance in silene cucubalus: Subcellular distribution of copper and its effects on chloroplasts and plastocyanin synthesis // Planta. 1986. Vol. 167, N 1.
60. Mathys W. Vergleichende Untersuchungen der Zinkaufnahme von resistenten und sensitiven Population von *Agrostis tenuis* // Flora. 1973. Bd. 165, H. 5. S. 492–499.
61. McHeilly T. Evolution in closely adjacent plant populations. 3. *Agrostis tenuis* on a small copper mine // Heredity. 1968. Vol. 23. P. 99–108.
62. Moriarty F. Ecotoxicology: The study of pollutants in ecosystems. N.Y.: Acad. press, 1983.
63. Ott W.R. A physical explanation of the lognormality of pollutant concentrations // J. Air Waste Manag. Assoc. 1990. Vol. 40. P. 1378–1383.
64. Roberts M.W., Wolfe J.L. Social influences on susceptibility to predation on cotton rats // J. Mammol. 1974. Vol. 55, N 4. P. 869–872.
65. Shmamura S., Kimura A., Nakagawa H., Tokao M. Mercury levels in human hair and sex factors // Environ. Res. 1980. Vol. 22. P. 22–30.
66. Stendahl D.H., Sprague J.B. Effect of water hardness and pH on vanadium lethality to rainbow trout // Water Res. 1982. Vol. 16, N 10. P. 1479–1488.
67. Summerlin C.L., Wolfe J.L. Social influences on trap response of the cotton rat, *sigmodon*, *hispidus* // Ecology. 1973. Vol. 54, N 5. P. 1156–1159.
68. Van Kessel W.H.M., Brocades Zaalberg R.W., Seinen W. Testing environmental pollutants on soil organisms: A simple assay to investigate the toxicity of environmental pollutants on soil organisms, using CdCl₂ and nematodes // Ecotoxicol. and Environ. Safety. 1989. Vol. 18, N 2.
69. Van Straalen N.M., Schobben J.H.M., Goede R.C.M. Population consequences of cadmium toxicity in soil microarthropods // Ibid. Vol. 17, N 2. P. 190–204.
70. Welch B.L., Welch A.S. Differential effect of chronic grouping and isolation on the metabolism of brain amines // Fed. Proc. 1966. Vol. 25, N 2. pt 1. P. 623–638.
71. Wren C.D., MacCrimmon. Mercury levels in the sunfish, *Lepomis gibbosus*, relative to pH and other environmental variables of Precambrian shield lakes // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1983. Vol. 40, N 10. P. 1737–1744.
72. Wren C.D., Stokes P.M., Fischer K.L. Mercury levels in Ontario mink and otter relative to food levels and environmental acidification // Canad. J. Zool. 1986. Vol. 64, N 12. P. 2854–2859.
73. Wu L., Bradshaw A.D., Thurman S. The potential for evolution of heavy metal tolerance in plants. 3. The rapid evolution of coppertolerance in *Agrostis stolonifera* // Heredity. 1968. Vol. 23. P. 99–108.

ВВЕДЕНИЕ	3
1. ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ХАРАКТЕР ЗАВИСИМОСТИ ДОЗА-ЭФФЕКТ.....	7
1.1. Градированный и альтернативный характер дозовой зависимости.....	7
1.2. Понятие нормы. Меры токсического воздействия и эффекта.....	10
1.3. Дозовая зависимость для биологических систем надорганизменного уровня.....	16
2. СОДЕРЖАНИЕ ТОКСИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ В КОМПОНЕНТАХ БИОТЫ – ВАЖНЕЙШИЙ ЭКОТОКСИКОЛОГИЧЕСКИЙ ПОКАЗАТЕЛЬ МЕРЫ ТОКСИ- ЧЕСКОЙ НАГРУЗКИ	25
2.1. Влияние абиотических факторов среды.....	25
2.2. Роль пищевых рационов в накоплении техногенных загрязнителей.....	27
2.3. Гетерогенность природных популяций по уровням токсических веществ	33
2.4. Техногенная деградация природной среды и пространственная гетерогенность популяций.....	37
3. РЕАКЦИЯ ПОПУЛЯЦИИ НА ЗАГРЯЗНЕНИЕ СРЕДЫ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ЭКОТОКСИКОЛОГИЧЕСКОГО ЭФФЕКТА	44
3.1. Роль внутривидовых структур в ответе популяции на токсическое воздействие.....	44
3.2. Роль зоосоциальных отношений в популяции	50
3.3. Роль пространственной неоднородности природной среды.....	54
4. ВОЗМОЖНА ЛИ АДАПТАЦИЯ БИОТЫ К ТЕХНОГЕННОМУ ЗАГРЯЗНЕ- НИЮ.....	58
5. МИНИМАЛЬНАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ.....	65
6. ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО НОРМИРОВАНИЯ.....	68
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	76
ЛИТЕРАТУРА.....	78

Научное издание

Безель Виктор Сергеевич, Большаков Владимир Николаевич,
Воробейчик Евгений Леонидович

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОТОКСИКОЛОГИЯ

Утверждено к печати

Институтом экологии растений и животных Уральского отделения РАН

Редактор издательства Е.В. Тихомирова. Художественный редактор Н.Н. Михайлова
Технический редактор Т.В. Жмелькова. Корректор А.Б. Васильев

Набор выполнен в издательстве на компьютерной технике

ИБ № 1187

ЛР № 020297 от 21.XI.91 г.

Подписано к печати 24.10.94. Формат 60×90¹/₁₆. Гарнитура Таймс. Печать офсетная
Усл.печ.л. 5,0. Усл.кр.-отт. 5,4. Уч.-изд.л. 6,2. Тираж 470 экз. Тип. зак. 332,
Издательство "Наука", 117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., 90
Московская типография № 3 РАН, 107143, Москва, Открытое шоссе, д. 28