

Министерство образования и науки Российской Федерации

Уральский федеральный университет
имени первого Президента России Б. Н. Ельцина

В. Л. ВЕРШИНИН

ЭКОЛОГИЯ ГОРОДА

Рекомендовано в качестве учебного пособия для студентов,
обучающихся по программам бакалавриата и магистратуры
по направлениям подготовки 060301 «Биология», 060401
«Биология», 050306 «Экология», 050406 «Экология»

Екатеринбург
Издательство Уральского университета
2014

ББК 28.708я73-1
УДК 502.22(075.8)
В 37

Рецензенты:

Т. Н. Филинкова, кандидат биологических наук, доцент кафедры биологии, экологии и методики их преподавания УрГПУ;

О. А. Жигальский, доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией ИЭРиЖ УрО РАН.

Вершинин, В. Л.

В 37 Экология города : [учеб пособие] / В. Л. Вершинин. – 2-е изд., испр. и доп. – Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2014. – 88 с.

ISBN 978-5-7996-1349-5

В пособии приводятся точки зрения на ландшафтную типизацию, генезис человеческих поселений, структуру фауны и флоры городских территорий. Выделены общие закономерности преобразования биоты городских агломераций. Обсуждается связь проблем городской экологии с вопросами экологии человека.

Во второе издание включены новые сведения о трансформации коэволюционных систем «паразит – хозяин» в условиях урбанизации, о роли эпигенетических механизмов в формировании дефинитивного фенотипа.

Издание адресовано студентам, преподавателям биологических дисциплин, учащимся школ и средних специальных заведений, интересующимся экологическими проблемами современности.

ББК 28.708я73-1
УДК 502.22(075.8)

Фото на обложке В. В. Вершинина

ISBN 978-5-7996-1349-5

© Вершинин В. Л., 2014
© Уральский федеральный университет, 2014

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	4
Глава 1. Современная биосфера и место урбанизированных территорий в ней.....	7
Глава 2. Типизация урбанизированных территорий. Представление о классификациях городских ландшафтов	13
Глава 3. Генезис городских агломераций в условиях развития промышленного производства. Специфика человеческих поселений на Урале	22
Глава 4. Биота урбанизированных территорий. Закономерности формирования урбоценозов	26
Глава 5. Специфика пространственного распределения и структуры популяций в условиях городских агломераций ...	35
Глава 6. Структурно-функциональные особенности видовых сообществ в условиях антропогенных воздействий ...	40
Глава 7. Адаптивные и негативные процессы, наблюдаемые в урбоценозах	44
Глава 8. Проблемы экологии городских сообществ и их связь с вопросами экологии человека	57
Глава 9. Некоторые вопросы экологического мониторинга. Значение и методология биоиндикационных исследований ...	65
Глава 10. Общетеоретическое значение экологических исследований на территории городских агломераций	75

ВВЕДЕНИЕ

Прогрессивное развитие человечества невозможно остановить или повернуть вспять, также как необратимы эволюционные процессы. В связи с этим можно сказать, что урбанизация – это будущее всего человечества, поскольку доля городского населения на планете неуклонно растет. В определенном смысле урбанизированные ландшафты представляют собой модельные территории, на примере которых специалистам-биологам предоставляется шанс решить ряд вопросов глобальной экологии, экологии человека и современных проблем эволюции.

Сейчас, когда накоплен достаточно большой объем информации об эволюционных процессах, а методическая и методологическая база исследований достигли небывалого доселе уровня, мы вплотную приблизились к принципиально новой ступени познания биоты как планетарного явления.

Следует заметить, что современные проблемы экологии не сводятся к сумме химических анализов образцов почвы, воды и воздуха, оценке биоаккумуляции и доза-эффекта. Это лишь та часть информации, которая предшествует и сопутствует анализу собственно биологических явлений. Многообразие жизни и ее реакций – прекрасная иллюстрация к последнему утверждению.

Проблемы городской экологии при должном методологическом подходе могут стать ключом к решению ряда серьезных теоретических вопросов общебиологического характера.

Идея написания настоящего пособия возникла в процессе чтения автором курса лекций по экологии города и проведения спецсеминаров на эту тему.

В настоящее время понятие экологии вышло за рамки собственно научной категории, что во многом связано с усложнением экологической ситуации в глобальных масштабах в первую очередь в густонаселенных промышленных регионах Земли, а также антропоморфным восприятием комплекса современных экологических процессов как «экологического кризиса» или «экологической катастрофы», которые случались многократно за период существования биосферы. Все эти процессы обусловили значительный рост социальной значимости экологических иссле-

дований в целом и на антропогенно преобразованных территориях в частности.

По вышеупомянутым причинам исследования в области городской экологии в данное время можно отнести к одним из наиболее актуальных направлений. Поскольку в антропогенных ландшафтах уже в течение относительно продолжительного времени на громадных территориях ведущую роль в поддержании природного баланса играют несколько видов-убиквистов, то в функционировании современной биосферы популяционные механизмы поддержания биогеоэкологического равновесия имеют большее значение, чем в нетронутой природе. Именно поэтому наиболее перспективным является проведение экологических исследований на уровне популяций и видовых комплексов.

В данном пособии мы даем обзор наиболее распространенных представлений о составе городской флоры и фауны, генезисе литогенной основы урбанизированных территорий и селитебных комплексов.

Учебное пособие составлено с использованием литературных и оригинальных материалов автора из курса лекций по городской экологии в соответствии с учебной программой УрФУ. Приводятся различные точки зрения на ландшафтную типизацию, генезис человеческих поселений, структуру фауны и флоры городских территорий. Содержатся сведения, относящиеся к методологии и практике экологического мониторинга. Выделены общие закономерности трансформации биоты городских агломераций. Обсуждается связь проблем городской экологии с вопросами экологии человека, а также теоретическая значимость подобных исследований.

Излагаемые в пособии сведения соответствуют последним научным достижениям в данной области и содержат новые сведения об экологии ряда систематических групп наземных животных (элатерид, амфибий, мелких млекопитающих), занимающих важное место в биогеоценозах естественных и антропогенных ландшафтов Урала.

Одна из важных региональных особенностей урбозонозов связана с многовековой спецификой истории развития Уральского региона. Так как большинство крупных уральских городов создавались как заводы, то проблема промышленного загрязнения здесь

возникла одновременно с человеческими поселениями. Благодаря этому на Урале сложился уникальный комплекс городских агломераций с высокой концентрацией крупных промышленных предприятий, в течение длительного времени оказывающий значительное воздействие на окружающую среду, что, в свою очередь, не могло не привести к возникновению новых видовых сообществ и качественно специфических популяций.

Пособие не только представляет собой обзор ряда точек зрения и представлений по базовым аспектам городской экологии, но и содержит библиографические ссылки к каждой из 10 глав, которые позволяет студентам при необходимости обратиться к первоисточникам приведенной информации.

Содержание книги изложено в доступной форме, в соответствии с терминологическим и понятийным аппаратом современной экологии, а также методическими и научными требованиями преподавания биологических и экологических дисциплин. Автор надеется что, представленное пособие в доступной форме и концентрированно излагает современные ключевые вопросы городской экологии и будет интересно и полезно специалистам-экологам, студентам биологических специальностей при подготовке к соответствующим спецкурсам и самостоятельным занятиям, а также читателям, интересующимся кругом современных проблем экологии и охраны природы.

СОВРЕМЕННАЯ БИОСФЕРА И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НА УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ

Хотим мы того или нет, эволюция человечества и биоты взаимозависимы и протекают совместно. К настоящему моменту эволюция человека и развитие человеческого общества привели к ситуации, когда технологические возможности цивилизации превышают способность человечества полностью адекватно оценивать и прогнозировать последствия применения этих технологий. Человечество, его эволюция и судьба во многом зависят от дальнейших путей развития цивилизации.

В течение уже достаточно продолжительного времени хозяйственная деятельность человека носит глобальный характер и достигает планетарных масштабов. Результаты этой деятельности легко обнаруживаются во всех трех средах. По объемам она сопоставима с геологическими процессами, что не может не сказываться на состоянии биоты и путях ее эволюции. Деятельность человечества, ничтожного по своей биомассе, оказывает влияние на состав земных океанов и атмосферы. Сейчас уже можно сказать, что человек, овладев громадной энергией, сам является мощнейшим фактором эволюции биосферы. Человечество – уникальный, естественный интегрирующий компонент биосферы, его повсеместное присутствие сделало экосистемы Земли наиболее открытыми с точки зрения обмена веществом и энергией [Jacobs, 1975]. Только сейчас, благодаря хозяйственно-производственной деятельности человека, вовлекаются в глобальный круговорот (по словам В. И. Вернадского) осколки былых биосфер в виде запасов углеводородов (угля, нефти, газа и т. п.).

Экологические кризисы в истории Земли не являются чем-то исключительным и происходят с определенной регулярностью, но, в отличие от прежних, современный, вызванный антропогенными причинами, обладает рядом особенностей, поскольку спровоцированные человечеством вымирания не приводят к по-

явлению свободных ниш, а к их уничтожению или заполнению человеком.

Новые, омоложенные биогеоценозы, не обладающие внутренней согласованностью, характерной для древних сообществ, отличаются меньшей степенью замкнутости; число доминирующих видов в таких биогеоценозах резко сокращается, стабильность сообщества поддерживается биологической пластичностью и популяционной внутривидовой разнородностью нескольких видов-убиквистов [Шварц, 1976].

Ареной быстрых эволюционных изменений в первую очередь становятся популяции на наиболее загрязненных и измененных человеком территориях [Захаров, Сергиевский, 1984; Bengtsson, Rundgren, 1988]. Некоторые из примеров высоких темпов микроэволюционных процессов стали уже хрестоматийными.

Среди различных типов антропогенно трансформированных ландшафтов особое место принадлежит городам и городским агломерациям. На территориях крупных промышленных городов, в условиях значительного комплексного загрязнения, высокой разнородности всех параметров среды, темпы микроэволюционных преобразований могут существенно отличаться от естественных экосистем. Наблюдаемые нами трансформации биогеоценозов в изменяемой человеком среде и примеры быстрого появления ядостойких популяций свидетельствуют, что происходящие процессы, представляют собой естественную реакцию популяций и сообществ на изменения среды [Шварц, 1976]. Новые сообщества наиболее соответствуют преобразованной среде, а экологическая ситуация на антропогенно трансформированных территориях нередко не контролируема и не поддается прогнозированию.

Именно по этим причинам городские экосистемы – один из самых интересных объектов для экологов-популяционистов и эволюционистов. Это удобный естественный полигон для изучения микроэволюционных процессов, нормы реакции, диапазона изменчивости, толерантности и адаптивных возможностей популяций. В условиях пространственной изоляции, низкой численности, измененной химии среды и других ее параметров многие закономерности популяционной динамики и микроэволюционных пре-

образований приобретают более ярко выраженный, рельефный характер, а скорость подобных процессов выше, чем в естественных сообществах. В наблюдаемых изменениях наличествуют адаптивная и негативная составляющие. Первая способствует популяционному успеху, выживанию и нормальному воспроизводству популяций в новых условиях среды. Вторая отражает последствия изоляции, низкой численности, роста генетического риска вследствие инбридинга и аутбридинга, а также действия поллютантов и разного рода иных стрессорных воздействий на онтогенез и наследственный аппарат.

Выделение и исследование вышеперечисленных особенностей возможно только при проведении разносторонних, комплексных исследований, базирующихся на современных теоретических представлениях, из которых, как следствие, вытекает (сопутствующий фундаментальному) прикладной аспект.

Проблемы городской экологии – квинтэссенция экологических проблем современности. Биота на территории городских агломераций подвержена наиболее мощному и глубокому преобразованию благодаря комплексной трансформации среды и сочетанному действию поллютантов. Существенные изменения происходят на всех уровнях организации живого – сообществ, популяций, особей, тканевом, цитогенетическом (что может иметь весьма серьезные отдаленные генетические последствия).

Несмотря на то, что за время, прошедшее с момента возникновения человека, его роль как средообразующего эволюционного фактора значительно выросла, нельзя однозначно сказать, что все происходящие в биосфере и биогеоценозах изменения – исключительно следствие применения нашей цивилизацией различных новых технологий, вообще имеют место и столь необратимы, как, например, гипотеза парникового эффекта, история с озоновыми дырами, которые существовали всегда (развернутая кампания была, судя по всему, направлена против производителей фреонов и традиционных аэрозолей). Репаративные способности биоты весьма высоки – первые признаки восстановления появляются вскоре после прекращения воздействия (достаточно вспомнить ситуацию с Великими американскими озерами, Рейном, Карабашским медеплавильным заводом на Южном Урале).

На наш взгляд, желание человека убедить себя в том, что если все (или многое) зависит от него и, следовательно, ему подконтрольно, – не что иное, как одно из проявлений антропоморфизма. Антропоцентрическое выделение человека из природы – одно из препятствий в объективной оценке наблюдаемых явлений [Кряжимский и др., 2001].

Необходимо осознавать, что человек ни что иное, как всего один, хотя и необычный биологический вид, обладающий высокими технологиями, системой сложного социального наследования, который конечен в своем существовании во времени. С этой точки зрения биота как сложная многоуровневая самоорганизующаяся система значительно менее уязвима и не столь ограничена временными рамками, как любой из биологических видов.

Все это, по нашему мнению, следует помнить при проведении исследований, связанных с антропогенными трансформациями биоты, и при формировании мировоззрения новых поколений.

Человек, сам являясь частью биосферы и одним из объектов непрекращающейся эволюции, подвержен всем им же созданным факторам в не меньшей мере, чем другие компоненты биоценозов.

Экосистемы города, их состояние и структура напрямую связаны с проблемами экологии человека, санитарно-эпидемиологическим и психофизическим состоянием среды. Многие тенденции в динамике городских популяций животных могут сигнализировать о возможности и потенциальной опасности появления тех же особенностей в городских популяциях человека, чья биологическая природа лишь скрыта социальной. Подтверждением этому служит рост распространенности онкологических, сердечно-сосудистых заболеваний, заболеваний нервной системы и появление все новых «болезней цивилизации».

Урбанизация как основная черта современной цивилизации непосредственно затрагивает большую часть населения мира и представляет собой частный случай общей «экологической» проблемы, которая по существу является биологической (сохранение биоразнообразия, в частности, выживание человека как вида), а по пути ее решения заболеваний – социальной.

Правовые аспекты поднимаемой проблематики соответствуют вопросам, затрагиваемым Градостроительным кодексом Россий-

ской Федерации [Градостроительный кодекс, 1998]: «Градостроительная деятельность – деятельность с учетом интересов граждан, экологических, природных особенностей территорий и поселений. Устойчивое развитие поселений – ... в целях благоприятных условий проживания населения, в том числе ограничение вредного воздействия хозяйственной и иной деятельности на окружающую природную среду и ее рациональное использование в интересах настоящего и будущего поколений» (гл. I, ст. 1).

«...ограничение вредного воздействия хозяйственной и иной деятельности на окружающую среду ..., улучшения экологической обстановки. В случае, если градостроительная деятельность противоречит общественным интересам, такая деятельность может быть прекращена» (гл. I, ст. 3, п. 2).

«К территориям, на которых градостроительная деятельность подлежит особому регулированию, могут относиться ... территории зон чрезвычайных экологических ситуаций, экологического бедствия, территории депрессивных районов и иные территории» (гл. I, ст. 6, п. 3).

Обеспечение прав граждан на благоприятную среду жизнедеятельности (гл. II).

Рекреационные зоны (гл. VIII, ст. 45).

Регулирование использования территорий пригородных зон городов при осуществлении градостроительной деятельности (гл. IX).

Несмотря на изменения, произошедшие в законодательной базе за последние десятилетия, многие изменения флоры и фауны городских территорий обусловлены тем, что строительство городских объектов и хозяйственная деятельность по-прежнему ведутся без учета животного и растительного населения территорий и какой бы то ни было экологической экспертизы.

Для получения целостной, объективной картины процессов антропогенного преобразования биоты, необходимо проведение полномасштабных популяционных исследований на современном теоретическом и технологическом уровне с привлечением новых точных методов из смежных областей знаний, что позволяет не только констатировать внешнюю феноменологию (как это бывает при использовании традиционных методик), но и понять биологическую подоплеку наблюдаемых явлений. Малоэффективно идти

по пути упрощения и искать некие универсальные интегральные показатели – область их применения весьма ограничена.

Решать эти проблемы необходимо как можно скорее и грамотнее с глубоким (всеобъемлющим) пониманием происходящих процессов. Правильная и своевременная постановка проблемы позволит сформировать общественное мнение, объединить и скоординировать усилия общества для изменения экологической ситуации в позитивную сторону.

Библиографические ссылки

Градостроительный кодекс Российской Федерации. М., 1998. С. 3967–4014.

Кряжимский Ф. В., Большаков В. Н., Корюкин В. И. Человек в свете современных экологических проблем // Экология. 2001. № 6. С. 403–408.

Захаров И. А., Сергиевский С. О. Популяционный меланизм двуточечной божьей коровки как пример техногенной эволюции // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. Пущино, 1984. С. 74–76.

Шварц С. С. Эволюция биосферы и экологическое прогнозирование // Вестн. АН СССР. 1976. № 2. С. 61–71.

Bengtsson G., Rundgren S. Gusum case: a brass mill and the distribution of soil Collembola // Can. J. Zool. 1988. V. 66. P. 1518–1526.

Jacobs J. Diversity, stability and maturity in ecosystems influenced by human activities // Unifying concepts in ecology. Ed.: van Dobben W. H. et al., Publishers, The Hague and Centre for agricultural publishing and documentation, Wageningen, 1975. P. 187–207.

ТИПИЗАЦИЯ УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ. ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О КЛАССИФИКАЦИЯХ ГОРОДСКИХ ЛАНДШАФТОВ

В местах, вовлекаемых в сферу деятельности человека, складываются антропогенные ландшафтные системы со специфическими физико-географическими условиями. Такие системы занимают все большую долю в спектре ландшафтов планеты. Следует заметить, что человек далеко не единственный вид, преобразующий среду в результате своей жизнедеятельности – вся биота, адаптируясь к условиям среды, преобразует и саму среду [Вернадский, 1978].

Местообитания, встречающиеся на урбанизированных территориях, различаются по возрасту, происхождению, степени антропогенного воздействия. Эти ландшафтные системы, в зависимости от вышеупомянутых особенностей, можно подразделить на ряд групп.

К антропогенным ландшафтным системам относятся как заново созданные человеком ландшафты, так и те природные комплексы, в которых коренным изменениям под влиянием человека подвергся каждый из компонентов, в том числе и растительность с животным миром [Мильков, 1973]. По своему содержанию антропогенные ландшафты делятся [Мильков, 1978] на:

- 1 – сельскохозяйственные ландшафтные комплексы;
- 2 – лесные комплексы;
- 3 – водные комплексы;
- 4 – селитебные комплексы (ландшафты населенных пунктов) [Мильков, 1978].

В последнем случае всегда отмечается коренная перестройка существовавшего на его месте природного ландшафта.

В связи с тематикой разберем детально лишь классификацию ландшафтов населенных пунктов.

Селитебные комплексы подразделяются следующим образом:

- 1 – сельские ландшафты (начало развития селитебного комплекса);

2 – архитектурные ландшафты (сочетание естественного ландшафта с архитектурой);

3 – городские ландшафты.

Границы городских ландшафтов не совпадают с административными рамками города и выглядят размытыми, связанными со сплошной – более 70 % покрытия – городской застройкой [Тарасов, 1972].

Основные типы городского ландшафта:

1 – садово-парковый тип (леса зеленых зон и крупных лесопарков);

2 – малоэтажный тип (окраины города заняты пустырями, коллективными садами, домами частной застройки, почвы открытые, незасоренные территории);

3 – многоэтажный тип городских ландшафтов (центральные части городов с многоэтажными домами, крупные парки и скверы этой зоны, закрытые почвы, большие пространства, покрытые асфальтом, засоренность территории);

4 – заводской тип (высокая насыщенность техногенными объектами, массивные асфальтовые покрытия больших площадей) [Мильков, 1973; Гниненко, 1975].

В городе обособляется до пяти типов местообитаний, каждое из которых характеризуется своим набором видов позвоночных животных: парки и лесопарки, сады, открытые пространства пустырей, склонов балок и дорог, водоемы [Филонов, 1969].

При более глубоком анализе ландшафтов города нужно учитывать генезис (в результате чего произошла основа), хозяйственное значение, постоянство, силу и время воздействия антропогенных факторов [Воронов, Преснецова, 1978], а также типизацию элементов промышленного ландшафта в городе.

По генезису можно выделить комплексы с антропогенным происхождением основы – антропогенные геокомплексы:

- техногенные,

- подсечные,

- пашенные,

- пирогенные;

- пастбищные дигрессии [Мильков, 1978];

- антропогенные модификации (производные) [Шилова, Мамаев, 1977].

По хозяйственному значению:

– Культурный ландшафт (обогащенный и преобразованный). Комплекс, регулируемый человеком, поддерживаемый в состоянии оптимума для выполнения функций рационального ведения хозяйства.

– Акультный ландшафт (разрушенный обедненный, нарушенный). Это бросовые земли, нерациональное ведение хозяйства.

Элементы промышленного ландшафта в городе.

Карьерно-отвальный тип: 1) обнаженный; 2) терриконник; 3) карьерно-отвальные пустоши; 4) озерно-холмистый, обнаженно-пустошный тип; 5) каменоломенный бедленд (сплошная поверхность, повышенная каменистость); 6) окультуренные гидроотвалы.

Торфяно-болотные пустоши.

Пруды: 1) ложбинные и ландшафтные пруды плакорного и междуречного недренажного типа местности, 2) пруды склонового типа местности, 3) пруды пойменного типа местности.

Весьма подробная классификация, как правило, малоупотребима при решении конкретных задач. Так, Б. Клаусницер в своей книге «Экология городской фауны» отмечает, что главная причина существования урбанистических (городских) градиентов – зональность, определяемая городской застройкой и характером использования пространства, и приводит следующую типизацию городских ландшафтов от окрестностей с сельско- и лесохозяйственным землепользованием к центру города: 1 – окраина (свалки, зона отдыха с парками, садовыми участками, спортивными площадками); 2 – свободная застройка: одно-, двухсемейные коттеджи с небольшими садами; сплошная застройка кварталов с парками, скверами, аллеями между ними и садами во дворах; сплошная застройка кварталов с озелененными внутренними дворами; 3 – сплошная застройка (кварталы с мощеными или бетонированными дворами, максимум – с отдельными деревьями и рудеральными участками) [Клаусницер, 1990].

Возможны иные, более дробные варианты подразделения на зоны [Sukopp, 1980, цит. по: Клаусницер, 1990]:

а) преобладание открытых зеленых площадей (газоны и пустыри, небольшие рощи и группы деревьев);

б) преобладание облесенных зеленых площадей (плотные – разреженные заросли деревьев и кустарников);

в) асфальтированные, бетонированные, мощеные пространства среди зеленых площадей (широкие улицы);

г) свободная застройка с высокой долей зеленых площадей (равные площади зелени и застройки, трех-, четырехэтажные дома);

д) преобладание площадей с искусственным покрытием и уплотненным грунтом и отдельных построек (товарные станции, территории портов, заводские и фабричные районы);

е) плотная внутригородская застройка с ограниченным озеленением (площадь 1–5 га с отдельными группами деревьев и кустарников);

ж) плотная, внутригородская застройка (четырёх-, шестиэтажные кварталы середины XIX в). Господствующие в пригородах поля по направлению к центру города постепенно сменяются небольшими садовыми участками и палисадниками (вплоть до ящиков и горшков с цветами) и клумбами разных типов (вплоть до растительности в бетонных вазонах). Происходит смена полеводства садоводством. С известными оговорками можно говорить о R-H-градиенте (от латинских слов *rusticus* – деревенский и *hortus* – сад). Все относящиеся сюда местообитания имеют различные, но экологически в общем одноплановые характеристики. К ним относятся, например, регулярная обработка и перемещение почвы, полная, обычно ежегодная ротация, использование посадочного материала, часто – закладка монокультур, довольно обильное удобрение, использование пестицидов и полива. По-видимому, существует также и R-M-градиент (от латинских слов *rupes* – скала и *murus* – стена), отражающий увеличение «каменистости» ландшафта и реакцию на это фауны. Для зонирования могут быть использованы сообщества птиц [Saemann, 1970]. На постройках небольшой высоты гнездятся белая трясогузка, горихвостка-чернушка, деревенская ласточка. Постройки средней высоты (трех-, четырехэтажные жилые дома) заселяют преимущественно черные стрижи, а самые высокие здания (башни, церкви, промышленные предприятия) – галки и пустельги. Возможно, существует также и C-C-градиент (от *caverna* – пещера и *cella* – камера), описывающий переход

от жизни в пещерах к заселению подвалов. А-Е-градиент (*arbor* – дерево, *eremus* – пустыня) характеризует переход от леса через многолетние луговые сообщества к каменистому ландшафту [Klausnitzer, 1982; Klausnitzer, 1983a]. Соответственно происходит увеличение континентальности окружающей среды. В городах, находящихся в лесистых районах, этот градиент существует почти всегда. Города пустынной зоны часто имеют в центре наиболее крупные древесные насаждения, поэтому в них прослеживается обратный градиент, Е-А-градиент. Важен также комплексный ноксовый градиент, который, хотя и состоит из большого числа отдельных градиентов, соответствующих каждой ноксе, должен, вероятно, рассматриваться как единое целое (аддитивное, синергическое и антагонистическое взаимодействия). В противоположность прочим он лишь в редких случаях отражает непрерывную смену условий от периферии к центру города (разрывы в зависимости от размещения источников нокс). Наиболее детально исследован А-Е-градиент [Klausnitzer, 1983b; Klausnitzer, Richter, 1983; Klausnitzer, Richter, 1984].

В зависимости от конкретных задач исследований разработано и применяется большое количество самых разнообразных классификаций городских ландшафтов.

На примере южной части провинции Онтарио (Канада) разработана классификация урбанизированных экосистем (Э) с картированием в масштабах, 1:20000, 1:10000, 1:5000 для целей планирования и исследования. Э подразделяются на 12 типов и 18 подтипов. Каждый тип именуется по наиболее характерному признаку абиотической среды и биологическую компоненту, например: скалы/органический детрит, дороги/травянистая растительность, свалка/органический детрит, остаточная экосистема/сельскохозяйственные угодья, застройка/саванна. Под «скалами» здесь понимают высотную застройку, которая создает вертикальное расчленение Э и ряд особенностей микроклимата, под «органическим детритом» – отходы жизнедеятельности населения, под «саванной» – редкостоящие деревья любого таксономического состава. Каждый тип описывается 6–12 существенными признаками, отражающими тип растительности, ее состав и продуктивность, степень покрытия территории Э, видовой состав и обилие животных, тип почвенного покрова и степень его деградации, ре-

льеф, количество осадков и сток, характер и плотность застройки. Подтипы Э более детально характеризуют Э, например: старая застройка, новая застройка. Карты, составленные по предложенной типологии, дают представление об экологическом разнообразии городского ландшафта. Э входят в урбанизованные ландшафты, совокупность которых составляет культурно-социально-технологический (КСТ) округ; совокупность КСТ округов образует КСТ регион; регионы входят в соответствующий КСТ биом, в котором биогеографический биом представлен остаточными вкраплениями. Вопрос о биогеографической и КСТ области еще требует решения [Brady et al., 1979].

В работе, посвященной орнитологическим исследованиям, автором предложено районирование всей собственно городской территории Софии на основании показателей состояния орнитофауны [Jankov, 1990]. Главными критериями для определения орнитологической ценности отдельных районов служили видовое разнообразие гнездящихся птиц на территории участка в целом, распределение биотопов, качественные и количественные показатели орнитофауны в каждом биотопе, тип питания доминантных видов птиц и роль участка в процессах формирования орнитофауны города. Благодаря синтезу этих показателей выделены четыре основные категории городской территории соответственно их орнитологической ценности.

К первой категории относятся зоны с высокими показателями видового разнообразия и первостепенным значением для формирования орнитофауны города, с разнообразными условиями, богатым видовым разнообразием птиц с природным типом питания.

Ко второй категории относятся районы с преобладанием растительности, но без первостепенного значения для формирования орнитофауны. Разнообразие условий и показатели орнитофауны – в пределах средних значений. Преобладают птицы с преимущественно природным типом питания.

Третья категория – районы с преобладающей застройкой, монотонными условиями и бедной орнитофауной с наличием отдельных видов с высокой плотностью и антропогенным типом питания.

К четвертой категории относятся зоны с самыми низкими показателями разнообразия условий и состояния орнитофауны.

Для исследования популяций амфибий, населяющих городские территории, на основании литературных данных [Мильков, 1973; Мильков, 1978; Гниненко, 1975] и оригинальных материалов была разработана соответствующая типизация городских ландшафтов [Вершинин, 1980].

В зависимости от уровня антропогенного воздействия в пределах крупного промышленного города были выделены четыре зоны, к которым приурочены места обитания земноводных. В основу разделения на зоны положена степень интенсивности жилой застройки (этажность, плотность и другие особенности застройки, освоенность территории человеком, учитывается наличие бытового и промышленного загрязнения). Зональная принадлежность конкретного местообитания определяется главным образом не его топографическим положением, а степенью суммарной антропогенной трансформированности данного участка территории.

I зона. Часть города (в большей мере центральная) с многоэтажной застройкой, массивными асфальтовыми покрытиями, водоемами с сильным промышленным загрязнением, мелкими реками и ручьями, забранными в трубы.

II зона. Районы многоэтажной застройки с осваиваемыми территориями, пустырями, участками с открытыми почвами, малыми водоемами с высоким уровнем загрязненности.

III зона. Малоэтажная застройка, главным образом районы, занятые домами частного сектора с садами и огородами, пустыри, парки. Нередко биотопы этой зоны примыкают к лесопаркам.

IV зона. Лесопарковый пояс города. Местообитания этой зоны находятся в основном под воздействием рекреационной нагрузки.

В качестве контроля были выбраны относительно слабо преобразованные территории за пределами городской агломерации.

Приемлемость настоящей типизации для подобного рода исследований в ходе работы была подтверждена детальными, многолетними результатами гидрохимических анализов основных нерестовых водоемов, контролем за температурным режимом, описанием растительной компоненты, составом альгофлоры [Вершинин, 2011].

В зависимости от биологической специфики исследуемой систематической группы организмов разрабатывается соответствующий вариант типизации территорий, подвергающихся изучению.

Библиографические ссылки

- Вернадский В. И.* Живое вещество. М.: Наука, 1978. 358 с.
- Вершинин В. Л.* Распределение и видовой состав амфибий городской черты Свердловска // Информационные материалы Института экологии растений и животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. С. 5–6.
- Вершинин В. Л.* Урбанистический градиент и его многолетняя динамика как основа эффективного контроля состояния популяций амфибий // Вопросы герпетологии : материалы Четвертого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. СПб.: Русская коллекция, 2011. С. 56–65.
- Гниненко Ю. И.* Муравьи в населенных пунктах Урала // Проблемы промышленных городов Урала. Свердловск, 1975. С. 49–50.
- Мильков Н. Ф.* Рукотворные ландшафты. М.: Мысль, 1978. С. 83–85.
- Мильков Н. Ф.* Человек и ландшафты. М.: Мысль, 1973. 224 с.
- Воронов А. Г., Преснецова Е. П.* Антропогенные воздействия на зооценозы Камского Приуралья // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. Ч. 3. Животный мир. Свердловск, 1978. С. 3–5.
- Клаусницер Б.* Экология городской фауны. М.: Мир, 1990. 248 с.
- Тарасов Ф. В.* Городские ландшафты // Вопросы географии. Влияние человека на ландшафты. М., 1972. С. 58–66.
- Филонов К. П.* Фауна наземных позвоночных города Мелитополя // Синантропизация и domestикация животного населения. М.: Изд-во МГУ, 1969. С. 90–91.
- Шилова И. И., Мамаев С. А.* Фитомелиорация техногенных песчаных арен нефтегазодобывающих районов Среднего Приобья // Мелиорация земель Крайнего Севера. М., 1977. С. 235–242.
- Brady R. F., Tobias T., Eagles P. F. J., Ohrner R., Micak J., Veal B., Dorney R. S.* A typology for the urban ecosystem and its relationship to larger biogeographical landscape units // Urban ecology. 1979. V. 4. P. 11–28.
- Jankov P.* Determination of ecological zones of Sofia // Urban ecological studies in Central and Eastern Europe. Warszawa, 1990. P. 150–154.
- Klausnitzer B.* Faunistisch-okologische Untersuchungen uber die Laufkafer (Col., Carabidae) des Stadtgebietes von Leipzig // Ent. Nachr. Ber. 1983b. V. 27. S. 241–261.
- Klausnitzer B.* Grosstade als Lebenstraumfur das mediterrane Faunenelement // Ent. Nachr. U. Ber., 1982. V. 26. S. 49–57.
- Klausnitzer B.* Zur Insektenfauna der Stadte // Ent. Nachr. u. Ber. 1983a. V.27. S. 49–59.
- Klausnitzer B., Richter K.* Presence of an urban gradient demonstrated for carabid associations // Oecologia. 1983. V. 59. P. 79–82.

Klausnitzer B., Richter K. Veränderungen tropischer Strukturen bei unterschiedlich urban beeinflussten Arthropodengesellschaften // Tag. ber. 2. Leipziger Symp. urb. Ökologie. 1984. S. 19–24.

Saemann D. Die Brutvogelfauna einer sächsischen Grossstadt // Veroff. Mus. Naturkde. Karl-Marx-Stadt. 1970. V. 5. S. 21–85.

ГЕНЕЗИС ГОРОДСКИХ АГЛОМЕРАЦИЙ В УСЛОВИЯХ РАЗВИТИЯ ПРОМЫШЛЕННОГО ПРОИЗВОДСТВА. СПЕЦИФИКА ЧЕЛОВЕЧЕСКИХ ПОСЕЛЕНИЙ НА УРАЛЕ

На Земле около 15 миллионов человеческих поселений – городов, поселков, сел, деревень, хуторов. Первые поселения возникли 10–12 тыс. лет тому назад [Владимиров, 1999].

Эволюция человека и общественное развитие на определенном этапе привели к возникновению городов как результата территориального разделения труда. Впервые города появились в III–II тыс. до н. э. в Междуречье, Египте, Сирии, Малой Азии, Индии, Китае. С этого времени появилась относительно новая среда обитания со своей спецификой [Клаусницер, 1990] и своими проблемами. В Риме времен императора Августа плотность населения достигала 1500 человек на гектар, на современном Манхэттене – 1000. Водопотребление на жителя центрального Рима составляло более 1000 литров воды в сутки [Владимиров, 1999]. Вместе с тем уровень транспортного обслуживания и благоустройства был весьма низок, что способствовало возникновению эпидемий. Пробы гренландского льда дают прямые свидетельства загрязнения атмосферы древними городами около двух тысяч лет назад [Hong et al., 1994].

Цивилизации, современные и былые, создали конечное число типов городов по доминирующим функциям: 1 – города-храмы, 2 – города-крепости, 3 – города-рынки, 4 – города – центры управления ресурсами. Первые города были всегда отчетливо гидроморфны.

На Урале это разнообразие можно представить следующим образом: город-монастырь (Далматово), город-базар (Ирбит), город-крепость (Верхотурье), город-рудник (Асбест), город-завод (Нижний Тагил), мегаполис. Мегаполисы – полифункциональные города [Емлин, 1999].

В общем виде развитие города идет через смену доминантных функций от сакрального центра, через управление ресурсами – управление военной мощью – торговые и информационные

функции – технологические функции к поливалентным функциям, объединяемым мегаполисом. То есть в онтогенезе мегаполиса отражается филогенез цивилизации.

Город – открытая, зависимая экосистема. Здесь есть свои продуценты, консументы, редуценты-деструкторы. Системообразующими элементами здесь являются потоки вещества, энергии и информации. Извне в них поступают энергия топлива, добываемого, как правило, далеко. Первичная продукция (в виде овощей, фруктов, зерна), вторичная продукция (мясо, молоко и пр.), строительные материалы, кислород из окружающей атмосферы, вода. Импорт превышает экспорт в десятки, а иногда и в сотни раз.

Город представляет собой аккумулирующую систему. Положительный импорт обуславливает постоянное накопление веществ на городской территории. Происходит накопление мощного «культурного» слоя, первоначальный рельеф сглаживается, реки исчезают в коллекторах, возникают новые формы рельефа. Аккумулируются химически активные, токсичные вещества в почве и воде.

Город – это неравновесная система, но, в отличие от природных экосистем, направление развития города определяется не естественным отбором и другими природными процессами, а деятельностью человека [Мазинг, 1987].

В городской среде происходит ускорение химических, биологических и социальных процессов [Емлин, 1999].

Специфика многих процессов, имеющих место на территории городских агломераций определяется особенностями их структуры. В зависимости от типов городов их пространственная структура может существенно различаться. В соответствии с чем значительно варьируют структура и функциональная специфика городских сообществ.

Структура города [по Б. Клаусницеру, 1990]

1. Строения.

1.1. Непостоянно отапливаемые жилые дома (чердаки; этажи; подвалы).

1.2. Постоянно отапливаемые здания.

1.3. Складские и некоторые производственные помещения (пекарни, мясокомбинаты, фрукты и овощи, лекарственное сырье,

естественно-научные коллекции и книгохранилища, кожа, шкуры, текстиль и мягкая мебель, винные погреба).

2. Прочие наземные местообитания.

2.1. Внешняя оболочка зданий (внешние стены домов; крыши; балконы).

2.2. Застроенные территории (городские центры; районы старой застройки; районы новостроек; вазоны с цветами; отдельные зеленые насаждения; зеленый город).

2.3. Транспортные зоны (улицы, площади, мосты; транспортные сооружения).

2.4. Озелененные площади (парки; ботсады; зоопарки; кладбища; спортивные сооружения; теплицы).

2.5. Пустыри.

2.6. Остатки негородских экосистем.

Концентрация населения в городах, а также техногенная модификация среды привели к возникновению здесь особых условий, в которых сформировались специфические по видовому составу и структуре сообщества. Процесс урбанизации нередко сочетается с ростом промышленного производства, а следовательно, и серьезными изменениями в химизме среды, что также незамедлительно приводит к соответствующей реакции биоты.

История развития промышленности на Урале насчитывает уже около 300 лет. Большинство крупных уральских городов создавались как заводы, поэтому проблема промышленного загрязнения здесь возникла одновременно с человеческими поселениями. В течение всего этого времени параллельно с модернизацией и укрупнением промышленных предприятий шел рост городов и их населения. Для промышленных районов Урала характерно значительное комплексное загрязнение окружающей среды (воды, почвы, атмосферы), существующее длительное время и на обширных территориях. В результате на Урале сложился уникальный комплекс городских агломераций с высокой концентрацией крупного промышленного производства, в течение длительного времени оказывающий значительное воздействие на окружающую среду, изменение которой, в свою очередь, не могло не привести к возникновению новых видовых сообществ и качественно специфических популяций.

Таким образом, городские экосистемы один из самых интересных объектов, позволяющий за относительно небольшой период времени получить богатейший разносторонний материал, характеризующий пределы устойчивости, пути и варианты адаптивной стратегии популяций различных видов организмов.

Библиографические ссылки

Владимиров В. В. Урбэкология: курс лекций. М.: Изд-во МНЭПУ, 1999. 204 с.

Емлин Э. Ф. Город как феномен геотехносферы // Экология фундаментальная и прикладная. Екатеринбург, 1999. С. 33–48.

Клаусницер Б. Экология городской фауны. М.: Мир, 1990. 248 с.

Мазинг В. В. Проблемы экологии города // Города и экология. Т. 1. М., 1987. С. 145–150.

Hong S., Candelone J.-P., Patterson C. C., Bourton C. F. Greenland ice evidence of hemispheric lead pollution two millenia ago by greek and roman civilizations // Science. 1994. V. 265. P. 1841–1843.

БИОТА УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ УРБОЦЕНОЗОВ

Уровень развития производства и человеческой деятельности достигает к настоящему времени общепланетарных масштабов. Самые удаленные биоценозы испытывают воздействие антропогенного пресса из-за фонового загрязнения, выпадения химически активных дождей, колебаний климата и т. д.

Как уже отмечалось ранее, концентрация населения в городах, а также значительный рост масштабов промышленного производства привели к возникновению здесь особых условий, в которых формируются популяции и видовые сообщества, заметно отличающиеся от естественных. На территориях антропогенных ландшафтов, в том числе и городских, биота подвергается глубокой и длительной трансформации. Город – это подлинная экосистема не только со своей каменной литогенной основой, но и особым животным и растительным миром.

С возникновением современных городов связано появление, генезис и микроэволюция экосистем города, которые включают в себя широкий спектр различных систематических групп организмов, занимающих определенные станции на городской территории. Их число не так уж мало, как это может показаться на первый взгляд. Видовой состав и структура популяций и сообществ, как правило, не случайны, а являются отражением объективных процессов, протекающих в специфических условиях урбанизированных территорий.

1. Процесс формирования урбоценозов на территориях городов начинается с исчезновения наименее пластичных и толерантных видов и общего снижения численности и плотности большинства из них. Вслед за этим происходит дробление сплошных ареалов на мозаичные и дальнейшее снижение численности. Отмечаются негативные изменения в популяциях лесных (несинантропных) видов, происходит биоаккумуляция загрязнений.

2. Средний уровень изменений характеризуется ростом встречаемости морфологических аномалий в популяциях – спектр морфологической изменчивости видов становится шире, растет частота уклоняющихся от «дикого типа» вариантов. Растет мозаичность среды обитания. В ответ на новые условия среды, появляются различные физиологические адаптации.

3. При значительном уровне изменений возникают изоляты, наблюдается специфика динамики численности, фенотипические особенности, нередко отражающие специфику генетической структуры. Появляются виды-вселенцы, нехарактерные для природных экосистем данной ландшафтно-климатической зоны.

Так, при изучении городской флоры (на примере г. Пушкино) все виды растений были разделены на индигенофиты и синантропофиты [Чичев, 1981]. Индигенофиты – аборигенные виды, входившие на данной территории в состав естественных сообществ и встречающиеся на антропогенных территориях по каким-либо особым обстоятельствам. Условия окружающей среды неблагоприятны для них.

Синантропофиты – аборигенные или пришлые виды, расширившие свое присутствие за счет антропогенных местообитаний.

Среди синантропных видов можно выделить: 1. апофиты – аборигенные виды естественных фитоценозов данной флоры; 2. антропофиты – автохтонные или аллохтонные виды, встречающиеся преимущественно на антропогенных территориях; 3. адвентивные – заносные виды, не свойственные данной флоре. Среди адвентивных видов необходимо различать: а) эфемерофиты – случайные, временные, заносные виды; б) колонофиты – растения натурализовавшиеся, но встречающиеся преимущественно в местах заноса; в) эпэкофиты – заносные растения активно расселяющиеся по антропогенным местообитаниям.

Чичевым А. В. предложен индекс синантропизации флоры – $C = \text{Все синантропные виды} / \text{Все виды флоры}$.

Синантропная фауна – продукт взаимодействия между человеческой популяцией и ее сознательной или несознательной деятельностью и популяциями животных в пространстве и времени [Варуш, 1980]. Она складывается из автохтонных и аллохтонных видов претерпевающих процесс синурбизации. Синурбизация – процесс адаптации вида к условиям жизни в городе. Процесс этот происхо-

дит путем преобразований, являющихся по своей природе этологическими, экологическими и эволюционными [Гливич, 1980].

Для животной компоненты антропоценозов принято выделять следующие основные категории: 1) человек в качестве образователя антропоценоза; 2) domesticiрованные животные (доместикация может рассматриваться как вид мутуализма); 3) синантропные животные (эвсинантропы – истинные или облигатные синантропы и гемисинантропы – не постоянные); 4) интродуцированные или завлеченные; 5) ферализованные животные – особи и популяции, освободившиеся от процесса доместикации на ранних стадиях; 6) несинантропные животные города.

Противоположной группой являются экзоантропы – животные, чуждые человеческим поселениям, которые не могут жить и размножаться здесь.

Биологические особенности видов во многом определяют возможность их существования в новых условиях среды. Ряд видов стенотопен и обладает сравнительно низкими адаптивными возможностями, другие – эвритопны и имеют высокий адаптивный потенциал. Чтобы иметь возможность успешно проникнуть в новую нишу или адаптивную зону, вид должен быть преадаптирован к ней; организм называют преадаптированным, если он способен переходить в новый биотоп; структуру называют преадаптированной, если она может взять на себя новую функцию без ущерба для первоначальной [Майр, 1974]. К. R. Porter считает наличие определенных преадаптаций необходимым условием для успешной быстрой эволюции популяций в условиях сильного загрязнения [К. R. Porter, 1972], что нашло свое подтверждение при исследовании устойчивых к загрязнениям популяций коллембол [Straalen, Wensen, 1986].

Решающие факторы в жизни многих видов – свет, температура и влажность. Многие типично лесные виды (например, сибирский углозуб, серая жаба) плохо переносят трансформацию мест обитания под действием антропогенных факторов. Репродуктивные возможности разных видов на городской территории существенно отличаются. Виды, способные успешно воспроизводиться только в лесопарковой зоне города, не переносящие уплотнения подстилки, трансформации растительных сообществ и связанных с этим микроклиматических изменений, исчезают.

На виды, менее требовательные к составу растительных сообществ, влияет наличие древесного опада [Van Gelder, Grooten, 1992] и приземного слоя растительности [Orser, Shure, 1972; Frazer, 1978; Beebe, 1979], который создает благоприятные микроклиматические условия. Причем в этих случаях важен не видовой состав растительных сообществ, а только высота и плотность травостоя [Гаранин, Попов, 1958].

Встречаемость многих видов зависит также от кислотности среды. Повышение кислотности может значимо влиять на пищевое поведение, снижая эффективность питания животных [Griffith, 1993; Preest, 1992]. Экспертная оценка видового состава амфибий в районе Нижнетагильского металлургического комбината в 1988 г. показала, что обыкновенный тритон начинает встречаться на расстоянии 14 км от основных промплощадок, а сибирский углозуб – только с 25–27 км.

Выбросы промышленных предприятий и просто рекреационные нагрузки, приводят к гибели травостоя, эрозии почв и, как следствие, к снижению влажности приземного слоя воздуха и исчезновению популяций ряда видов [Бешков, 1978; Середюк, 2004; Simms, 1969]. Обработка гербицидами значительно снижает пригодность биотопов для обитания и размножения [Cooke, 1977].

Изменение поведения и скрытый образ жизни может благоприятствовать обитанию ряда видов на городских территориях [Вершинин, 1996]. Так, по нашим данным, обыкновенный тритон по устойчивости к антропогенным воздействиям и распространению в городской черте Екатеринбурга, идет сразу после озерной (*Rana ridibunda* Pall.), остромордой и травяной лягушек [Вершинин, 1980; Вершинин, 1983]. По широте распространения этот вид стоит сразу за бурыми лягушками, а еще недавно (1984–1985 гг.) даже превышал его. По-видимому, сравнительно широкое распространение обыкновенного тритона в городской черте объясняется биологическими особенностями этого вида.

Обыкновенный тритон – вид, обладающий потенциальными возможностями для обитания в водоемах городских парков и садов, может также служить индикатором состояния окружающей среды и в сравнении с сибирским углозубом, обладает большой эврипотностью. Место, занимаемое обыкновенным тритоном в

экосистемах города, и особенности его популяций определяются видовой спецификой, относительной толерантностью к изменениям химизма среды и экологической пластичностью, которой сопутствует ряд общих закономерностей, в целом характерных для городских изолятов амфибий.

Различные виды обладают отличиями в устойчивости процессов онтогенеза. В одинаковых условиях развития остромордая лягушка имеет более высокую изменчивость темпов роста и развития, представленную практически полностью средовой компонентой [Сурова, 1988].

Существуют существенные различия в толерантности эмбриональных стадий, влияющие на встречаемость видов на городской территории. Результаты по эмбриональной и личиночной выживаемости *R.arvalis* и *R.temporaria* при загрязнении детергентами [Трубецкая, 1994] показали, что смертность эмбрионов травяной лягушки вдвое выше.

Различия в адаптивных возможностях могут также влиять на успех или неуспех вида в новых условиях среды. Адаптивные возможности *R.arvalis*, обитающих на Крайнем Севере «...достигают изумительного совершенства – даже при температуре около 0 °С их пищеварительные ферменты остаются высокоактивными, усиливается амплитуда сокращений и возрастает скорость развития напряжения сердечной мышцы» [Шварц, 1974, с. 12].

При изменении среды в некоторых случаях комбинации и отдельные мутации, которые раньше были индифферентными или вредными, могут приобретать положительное значение. В популяциях остромордой и озерной лягушек, населяющих антропогенно-трансформированные, загрязненные территории, получают селективные преимущества особи с наследственно обусловленными особенностями физиологии, которые в нормальных условиях вряд ли являются адаптивными, а при изменениях химизма среды повышают шансы на выживание. Генетическая детерминированность физиологической специфики и в целом индивидуальной аккомодации существенно влияет на специфику адаптивного потенциала сравниваемых видов [Вершинин, Вершинина, 2013а; Вершинин, Вершинина, 2013б]. Можно сказать, что особи определенных генотипов преадаптированы к естественным и искусственным геохимическим аномалиям среды.

Различия в полиморфизме близких видов отражают видовую специфику путей адаптациогенеза, могут влиять на успех существования и воспроизводства популяций в условиях мозаичных антропогенных ландшафтов и способны существенным образом сказываться на их дальнейшей эволюционной судьбе в условиях антропогенной трансформации современной биосферы [Вершинин, 2002].

Появление видов-интродуцентов при изменении среды в городской черте – одна из сторон антропогенной трансформации экосистем. Можно сказать, что настоящее время для крупных городов большинства природных зон сложились типичные блоки синантропной флоры и фауны.

Наличие теплового загрязнения в городах создает потенциальную возможность для возникновения локальных популяций ряда видов за пределами естественного ареала [Вершинин, 1990; Топоркова, 1978].

Выживаемость в условиях городских ландшафтов значительно варьирует у разных видов, что обусловлено их биологическими особенностями.

Поэтому нередко толерантность и адаптивные возможности интродуцентов (видов-вселенцев) намного выше, чем у автохтонных видов, что может приводить к вытеснению и исчезновению местных видов.

В Швейцарии *R. ridibunda* вытесняет два вида эндемичных зеленых лягушек *R. lessonae* и *R. esculenta*, а также других амфибий; на Пиренейском полуострове *R. ridibunda*, *R. lessonae*, *R. esculenta*, гибридизируя с *R. perezi*, создают опасность исчезновения последней [Arano et al., 1995]. Интродукция *R. catesbeiana* в США в условиях разрушения естественных мест обитания также приводит к сокращению численности аборигенных видов амфибий [Moyle, 1973]. Озерная лягушка, лучше переносящая антропогенное воздействие, в определенных условиях может оказывать отрицательное воздействие на уровень воспроизводства местных видов земноводных, поедая их личинок и сеголеток [Вершинин, 1990; Ляпков, 1989; Яковлев, 1990]. По нашим данным, численность новой генерации вида-вселенца озерной лягушки в отдельных местообитаниях пригорода г. Екатеринбурга может достигать 70 000 особей. Естественно, что анализ взаимоотношений между этим видом

и аборигенными бурыми лягушками очень важен. Благодаря проведенным исследованиям, к настоящему моменту удалось показать, что можно говорить лишь о неконкурентном замещении местных видов амфибий озерной лягушкой в условиях наибольшей трансформированности биотопов на территории городских агломераций Среднего Урала [Вершинин, Вершинина, 2013]. *R. ridibunda* – высокотолерантный и пластичный вид, заполняет экологический вакуум на территориях, где антропогенная модификация привела к существенному сокращению или исчезновению местных видов амфибий [Вершинин, Ильина, 2003].

Изучение популяционных особенностей ряда систематических групп на городской территории в течение длительного периода показало, что часто наиболее уязвимы примитивные, древние по происхождению виды. В этих условиях преимуществом обладают относительно «молодые» виды более экологически пластичные и эвритопные, которые часто доминируют в естественных экосистемах, широко распространенные и хорошо воспроизводящиеся в городской черте, обладающие рядом преимуществ в условиях урбанизированных ландшафтов. Косвенным подтверждением этому служат результаты по вариабельности основных морфологических показателей [Вершинин, 1987], соотношению полов и ряду других популяционных параметров.

Библиографические ссылки

Бешков В. Исследоване на влиянието на индустриалното замърсяване върху земноводните и влечугите в района на МДК «Г. Дамянов» край Пирдоп // Экология. 1978. № 4. С. 4–5.

Варуш В. Синантропизация и синурбизация позвоночных животных как процесс формирования связей между популяциями животных и человеком // *Studia geographica*. 1980. V. 71, № 1. P. 9–29.

Вершинин В. Л. Адаптивные особенности группировок остромордой лягушки в условиях крупного города // Экология. 1987. № 1. С. 46–50.

Вершинин В. Л. Видовой состав и биологические особенности амфибий ряда промышленных городов Урала : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983. 24 с.

Вершинин В. Л. О распространении озерной лягушки в городе Свердловске // Экология. 1990. № 2. С. 67–71.

Вершинин В. Л. О роли внутривидового полиморфизма в процессах адаптации и микроэволюции в современной биосфере // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии. Нижний Тагил, 2002. С. 24–25.

Вершинин В. Л. Обыкновенный тритон (*Triturus vulgaris* (L.)) в экосистемах города // Экология. 1996. № 2. С. 58–62.

Вершинин В. Л. Распределение и видовой состав амфибий городской черты Свердловска // Информационные материалы Института экологии растений и животных. Свердловск, 1980. С. 5–6.

Вершинин В. Л., Ильина О. В. Взаимоотношения озерной лягушки (*Rana ridibunda* L.) с автохтонными видами – *R. arvalis* Nilss. и *R. temporaria* L. на территории городской агломерации // Биоразнообразие и роль зооценозов в естественных и антропогенных экосистемах. Днепропетровск: ДНУ, 2003. С. 193–194.

Вершинин В. Л., Вершинина С. Д. Влияние локальных изменений климата на земноводных как отражение глобальных процессов // Праці Українського герпетологічного товариства. Київ, 2013. № 4. С. 42–48.

Вершинин В. Л., Вершинина С. Д. Сравнительный анализ содержания гемоглобина у четырех видов бесхвостых амфибий Уральской горной страны // Доклады РАН. 2013а. 450, № 4. С. 488–491.

Вершинин В. Л., Вершинина С. Д. Физиологическое сходство морф, обусловленных гомологичными аллелями, у представителей семейства Ranidae // Успехи современной биологии. 2013б. Т. 113, № 5. С. 516–523.

Гаранин В. И., Попов А. Ю. Материалы по экологии тритонов Раифского леса (Татарская АССР) // Изв. Казан. фил. АН СССР. Сер. биол. 1958. № 6. С. 89–94.

Гливич И. Исследование пресса синурбизации животных на примере городских популяций // Studia Geographica. 1980. V. 71, № 1. P. 121–132.

Ляпков С. М. Выедание зелеными лягушками головастиков и сеголеток бурых лягушек // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области : тез. докл. Москва, 9–10 ноября, 1987. М., 1989. С. 156–162.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.

Середюк С. Д. Экологические особенности, популяционная структура и видовые сообщества семейства Elateridae в зонах техногенного воздействия : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2004. 24 с.

Сурова Г. С. Средовая и наследственная компонента темпов онтогенеза личинок травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек // Зоол. журнал. 1988. Т. 67. Вып. 3. С. 396–405.

Топоркова Л. Я. Новый элемент в герпетофауне горно-таежной зоны Среднего Урала // Фауна и экология животных УАССР и прилежащих районов. Ижевск, 1978. Вып. 2. С. 63–65.

Трубецкая Е. А. Экспериментальное исследование эмбриональной и личиночной выживаемости двух видов бурых лягушек в среде, загрязненной детергентами // Экология. 1994. № 3. С. 87–93.

Чичев А. В. Синантропная флора города Пушкино // Экология малого города. Пушкино, 1981. С. 18–31.

Шварц С. С. Эволюционная биология // Вестн. АН СССР. 1974. № 9. С. 11–21.

Яковлев В. А. К экологии озерной лягушки на Алтае // Экология. 1990. № 1. С. 67–71.

Arano B., Llorente G., Garcia-Paris M., Herrero P. Species translocation menaces iberian waterfrogs // Conserv. Biol. 1995. V. 9, № 1. P. 196–198.

Beebee T. J. C. Habitats of the British amphibians (2): suburban parks and gardens // Biol. Conserv. 1979. V. 15, № 4. P. 241–257.

Cooke A. S. Effects of field applications of the herbicides diaquat and dichlobenil on amphibians // Environ. Pollut. 1977. V. 12. P. 43–50.

Frazer J. F. D. Newts in the New Forest // Brit. J. Herpetol. 1978. V. 5, № 10. P. 695–699.

Gelder J. J. van, Grooten P. H. The use of small landscape elements by newts // Proc. Sixth Ord. Meet. Eur. Herpetol. Budapest, 1991. Hungarian Nat. Hist. Mus. Budapest, 1992. P. 177–181.

Griffith R. A. The effects of acidity on newt eggs and larvae // Okologie und Stammesgeschichte der Schwanzlurche: Symp. anlässlich 50 Todestages von Dr. Willy Wolterstorff, Magdeburg, 1993. 21–24 Jan. 1993. Zusammenfassungen. Magdeburg, 1993. P. 11–12.

Moyle P. B. Effects of introduced Bullfrogs, *Rana catesbeiana*, on the native frogs of San Joaquin Valley, California // Copeia. 1973. № 1. P. 18–22.

Orser P. N., Shure D. J. Effects of urbanization on the salamander *Desmognathus fuscus fuscus* // Ecology. 1972. V. 53, № 6. P. 1148–1154.

Porter K. R. Herpetology. Philadelphia; London; Toronto, 1972. 524 p.

Preest M. R. Feeding performance of acid-exposed larval salamanders: mechanism of growth rate reduction // Amer. Zool. 1992. V. 32, № 5. P. 43.

Simms C. Indications of the decline of breeding amphibians at an isolated pond in marginal land 1954–1967 // Brit. J. Herpetol. 1969. V. 4, № 4. P. 93–96.

Straalen N. M., Wensen J. van. Heavy metal content of forest litter arthropods as related to body size and trophic level // Environ. Pollut. 1986. V. 42. P. 209–221.

СПЕЦИФИКА ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ В УСЛОВИЯХ ГОРОДСКИХ АГЛОМЕРАЦИЙ

Большинство крупных уральских городов основывались как заводы, поэтому проблема промышленного загрязнения здесь возникла одновременно с поселениями. В течение всего этого времени параллельно с модернизацией и укрупнением промышленных предприятий шел рост городов и их населения. Для промышленных районов Урала характерно значительное комплексное загрязнение окружающей среды (воды, почвы, атмосферы), существующее длительное время и на обширных территориях [Мелешина, 1975; Меньшиков, 1975; Шаманаев, Браяловский, 1975]. Кроме искусственных геохимических аномалий, на территории Урала существует огромное количество естественных биогеохимических провинций. Благодаря всем вышеперечисленным особенностям, уральские городские агломерации представляют собой неповторимые ландшафтно-территориальные комплексы со специфической биотой.

Екатеринбург – старый промышленный центр заводского Урала, ныне крупнейший индустриальный город с более чем полутора-миллионным населением, с большим количеством промышленных предприятий машиностроения, энергетики, металлургии, химии и нефтехимии, строительной, легкой и пищевой промышленности, которые в течение продолжительного времени загрязняют своими выбросами окружающую городскую среду.

Из суммарных выбросов вредных веществ от промышленных предприятий, составляющих 175 тыс. т в год, на долю окиси углерода приходится 63 %, углеводов – 14 %, твердых веществ и окислов азота – по 10 %, двуокиси серы – менее 2 %, других специфических веществ – десятые доли процента. Выбросы автомобилей составляют около 66 % суммарных антропогенных выбросов; средние за год концентрации двуокиси азота и формальдегида превышают допустимые нормы в 1,5–2 раза; особенно велико

загрязнение воздуха бензапиреном, выбросы которого составляют всего несколько килограммов в год, но являются токсичными, зимой среднее за месяц содержание бензапирена превышает норму в 20–25 раз [Безуглая и др., 1991]. При юго-западном ветре дополнительное увеличение загрязнения воздуха создается в результате переноса примесей от предприятий городов Ревды и Полевского. В наибольшей степени загрязнен воздух в центральной и западной части города.

Наличие водоемов, парков, близость реки несколько снижают эффекты загрязнения в летнее время. Через территорию города протекает река Исеть и несколько ее мелких притоков большей частью находящихся в подземных коллекторах. Большая площадь, значительная концентрация населения, интенсивная и разнообразная хозяйственная деятельность порождают здесь большую разнообразность урбанизированной среды. Локальные особенности урбанизированных территорий могут сильно влиять на распределение и видовой состав сообществ, например, засоление почв вдоль автомобильных магистралей (в результате обработки их солью зимой) приводит к появлению видов, характерных для засоленных почв.

На видовых комплексах земноводных и мезокомпоненте почвенных беспозвоночных установлено [Большаков и др., 2001], что в большинстве изучаемых видовых сообществ с ростом загрязнения и антропогенных воздействий отмечается общее снижение численности животных, меняется соотношение видов и трофических групп, сокращается видовое разнообразие, появляются виды, не характерные для естественных экосистем данной географической зоны, наблюдается дробление сплошных ареалов на мозаичные с локальным повышением плотности и разнообразности. Появляются различные варианты изоляционных барьеров – физические, химические, этологические и т. п. Разумеется, не для всех видов существуют изоляционные барьеры (например, для птиц их практически нет). Кроме того, некоторые элементы городского ландшафта не разъединяют, а, наоборот, соединяют отдельные местообитания.

Фрагментация местообитаний может влиять на весь комплекс процессов, протекающих в экосистемах, от поведения особи через популяционную динамику до смены экосистем. Выявлен сильный

эффект зависимости степени фрагментации местообитаний на плотность населения и вероятность встречи у мелких млекопитающих [Robinson et al., 1992]. В этих условиях возрастает роль антропогенных экотонов – буферных зон между различными природно-территориальными комплексами. Антропогенные экотоны могут выступать как зоны сохранения биоразнообразия в пограничных участках между естественными и антропогенными территориями [Хандогий, 1996]. В экотонах в большинстве случаев (но не всегда) отмечается рост видового разнообразия, а также высокая скорость биологических процессов – обмена веществом и энергией, микроэволюционных преобразований [Неронов, 2001].

Процесс урбанизации приводит к ряду значительных преобразований в пространственной структуре популяций. Кроме пространственной изоляции для городских местообитаний характерно резкое сокращение их площади (у амфибий – наземная часть местообитаний нередко представлена полосой прибрежной растительности шириной всего 3–4 метра).

Популяции в зоне многоэтажной застройки занимают небольшие по площади участки, но плотность животных здесь выше, чем в зоне малоэтажной застройки и лесопарке [Вершинин, Криницын, 1985]. Высокая локальная плотность – следствие пространственной ограниченности наземных городских местообитаний.

В естественных популяциях между микропопуляциями существует постоянный обмен особями. В таких случаях значительный отход или гибель одной из микропопуляций не означает неудачи для популяции в целом [Шварц, 1980], так как число микропопуляций велико. Ситуация на городских территориях иная. Здесь большинство популяций (не разделенных на несколько микропопуляций) пространственно разобщены и не имеют контакта друг с другом. При этом количество таких группировок и их численность в наиболее урбанизированных участках территории крайне малы, в сравнении с численностью естественных популяций, для которых приводятся пределы от сотен до десятков тысяч особей [Яблоков, 1987]. Поэтому неудача в воспроизводстве каждой конкретной группировки имеет более серьезные для нее последствия (вплоть до полного ее исчезновения) из-за отсутствия притока мигрантов. Известно, что фрагментация леса препятствует реколонизации

биотопов [Richards et al., 1994]. Описаны случаи исчезновения микропопуляций *R. lessonae* в Швеции при достижении критического уровня изоляции в сочетании со значительным вкладом стохастической среды системы [Gulve, 1994].

Пространственная структура популяции существенно влияет на ее генетическую структуру [Ищенко, 1978; Ищенко, 1982; Vershinin, 2000]. Это подтверждается также данными по интродукции и реинтродукции соболя и других промысловых видов [Монахов, 2002]. По этой причине особенности пространственной организации рассматриваемых сообществ не могут не оказывать влияние на формирование специфики структуры популяций, населяющих территории с высоким уровнем антропогенного воздействия. Территориальная изоляция – причина возникновения генетического своеобразия городских популяций, специфики популяционного полиморфизма, а также роста гомозиготности как одной из потенциальных причин, увеличивающих риск вымирания.

Библиографические ссылки

Безуглая Э. Ю., Расторгуева Г. П., Смирнова И. В. Чем дышит промышленный город. Л.: Гидрометеиздат, 1991. 255 с.

Большаков В. Н., Пястолова О. А., Вершинин В. Л. Специфика формирования видовых сообществ животных в техногенных и урбанизированных ландшафтах // *Экология*. 2001. № 5. С. 343–354.

Вершинин В. Л., Криницын С. В. Плотность в группировках остромордой лягушки в зависимости от степени урбанизации // *Проблемы экологического мониторинга и научные основы охраны природы на Урале*. Свердловск, 1985. С. 9–10.

Ищенко В. Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука, 1978. 147 с.

Ищенко В. Г. Хронографическая изменчивость пространственной структуры популяций остромордой лягушки и ее возможные экологические последствия // *Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий*. Свердловск, 1982. С. 23–50.

Мелешина Н. Влияние атмосферных загрязнений завода холодного асфальта на флору лишайников Ботанического сада Уральского государственного университета // *Проблемы промышленных городов Урала*. Свердловск, 1975. С. 57–58.

Меньшиков Г. И. О рекультивации дражных отвалов в черте населенных пунктов и в пригородных зеленых зонах // Проблемы промышленных городов Урала. 1975. С. 32–33.

Монахов В. Г. Географическая изменчивость и демографическая характеристика аборигенных и интродуцированных популяций соболя России : автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2002. 48 с.

Неронов В. В. Развитие концепции экотонов и их роль в сохранении биологического разнообразия // Успехи современной биологии. 2001. Т. 121, № 4. С. 323–336.

Хандогий А. В. Динамика структуры популяций доминирующих видов амфибий в результате осушения территорий // Сохранение биологического разнообразия Белорусского поозерья : тез. докл. регион. науч.-практ. конф. Витебск, 25–26 апреля, 1996. Витебск, 1996. С. 107–108.

Шаманаев Ш. Ш., Браяловский Б. С. Синтетические поверхностно-активные вещества – специфические загрязнители городских водных бассейнов // Проблемы промышленных городов Урала. Свердловск, 1975. С. 115–116.

Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.

Яблоков А. В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.

Gulve P. S. Distribution and extinction patterns within a northern metapopulation of the pool frog *Rana lessonae* // Ecology. 1994. V. 75, № 5. P. 1357–1367.

Richards S. J., McDonald K. R., Alford R. A. Declines in populations of Australia's endemic tropical rainforest frogs // Second World Congress of Herpetology. Adelaide, Dec. 1993 – Jan. 1994. Adelaide, 1994. P. 215–216.

Robinson G. R., Holt R. D., Gaines M. S., Hamburg S. P., Johnson M. L., Fitch H. S., Martincko E. A. Diverse and contrasting effects of habitat fragmentation // Science. 1992. V. 257, № 5069. P. 524–526.

Vershinin V. L. Experience in restoration of *Rana arvalis* Nilss. local population on the territory of ekaterinburg by means re-introduction) // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia: Intern. conf., Novosibirsk, Aug. 21–26, 2000. Novosibirsk, 2000. V. 1, pt. 1/2. P. 126–127.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВЫХ СООБЩЕСТВ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ

Процессы, протекающие в экосистемах антропогенных ландшафтов, находят свое проявление в изменении биологического разнообразия на всех структурных уровнях организации биоты. Об этом свидетельствуют комплексные исследования на территориях, измененных в результате хозяйственной деятельности. Изучение видовых комплексов животных, удаленных в систематическом отношении групп, в сочетании с популяционным подходом существенно повышает объективность получаемой информации и дает возможность выработать общую концепцию устойчивости и адаптации популяций, видовых сообществ и экосистем антропогенных ландшафтов. Применение разнообразных методик и техники полевого и лабораторного эксперимента позволяет глубже понять причины ряда процессов, протекающих в популяциях антропоценозов.

В условиях пространственной изоляции, низкой численности, измененного химизма среды и ряда других параметров многие закономерности популяционной динамики и микроэволюционных явлений легче поддаются диагностике и анализу. Как уже отмечалось, нередко скорость этих процессов выше, чем в естественных сообществах, а изменения затрагивают все уровни организации биоты – биогеоценозов, популяций, особей.

Антропогенные ландшафты – удобные модельные территории для изучения структуры видовых сообществ и популяций, диапазона изменчивости, толерантности, адаптивных возможностей. Комплексный сравнительный анализ адаптивных процессов, протекающих на разных уровнях структурной организации – видовых сообществ, популяций, особей позволяет объяснить биологический смысл наблюдаемых в биоте антропогенных ландшафтов феноменов, а также сделать ряд заключений об основных закономерностях происходящих изменений и их глубине.

Помимо исчезновения одних видов и замены части видов на другие (с сохранением или заменой доминирующих), меняется пространственная структура популяций – возникают компактные изоляты с высокой плотностью (ее превосходит только плотность в естественных лесных экосистемах) и низкой численностью. Городские местообитания представляют собой локальные изолированные «ячейки» с относительно небольшой по площади наземной частью. Характерной особенностью таких «ячеек» являются изоляция и направленность потоков вещества (в большей степени внутрь, чем вовне).

Особенности пространственной структуры городских популяций (изоляция, малая площадь, высокая плотность при небольшой численности) способствуют формированию таких особенностей, как значительный полиморфизм и генетическая специфика. Из атмосферы с осадками и просто с прилегающих территорий происходит смыв различного рода поллютантов и их накопление в концентрациях, значительно превышающих предельно допустимые.

Биоценотическая специфика трофических связей на территориях городских агломераций – аккумуляция и преобладание деструктивной компоненты, когда относительно меньшее количество вещества и энергии уходит на верхние трофические уровни. Число хищников, в сравнении с естественными экосистемами, мало, и преобладающие причины смертности иные. Поэтому большее значение здесь играют редуценты, что отвечает понятию «хорошего» биогеоценоза [Шварц, 1974; Шварц, 1976б], в котором происходит увеличение роли животных как деструкторов первичного органического вещества, что само по себе свидетельствует об эволюции биогеоценоза в новых условиях [Шварц, 1976а].

Упрощение структуры сообществ ведет к сокращению числа трофических уровней и звеньев. Ускоряется (как уже отмечалось) скорость обмена веществом и энергией, повышается роль нисходящих потоков вещества, то есть роль редуцентов в силу аккумуляющего характера урбанизированных экосистем. По устному сообщению С. В. Криницына, ряд групп организмов в этих новых условиях, продолжая номинально существовать, перестает выполнять свою биоценотическую функцию, как например, ксилотрофные базидеомицеты.

В городских экосистемах возможна ситуация, когда наземные позвоночные животные представлены только земноводными, в этом случае трофические цепи амфибиями и заканчиваются. Таким образом, основная биоценотическая функция животного населения – регуляторная – равномерного рассеяния по поверхности планеты органического вещества [Вернадский, 1928; Шварц, 1980; Chew, 1974; May, 1983] в городских экосистемах не выполняется или реализуется ограниченно, не в полной мере. Кроме того, происходят изменения в стратегии использования пищевых ресурсов – рост популяционной эффективности идет за счет снижения индивидуальной.

Итак, в антропогенных биогеоценозах появляется комплекс характерных особенностей, способствующих поддержанию разнообразия на разных структурных уровнях организации, а следовательно, и устойчивости экосистем.

Сформировавшаяся система обладает особой конфигурацией потоков вещества и энергии, определяемых сложными структурно-функциональными взаимосвязями, иной динамикой численности и уровнем обменных процессов.

В популяциях достаточно далеких в систематическом отношении групп организмов в условиях различных типов и разных уровней антропогенных трансформаций среды возникает целый ряд общих структурно-функциональных особенностей на уровне популяций и видовых сообществ. Изменения затрагивают некоторые аспекты репродуктивной стратегии, состояния морфологических и морфофизиологических показателей, физиологии, встречаемости аномалий и мутаций, видового состава (появление видов-вселенцев, спонтанная и экспериментальная интродукция), онтогенетическую специфику (гамето-, эмбрио- и морфогенез), диапазон фенотипической изменчивости и толерантности различных видов и популяций.

Анализ антропогенных сообществ с позиций структурно-функционального единства дает ключ к пониманию механизмов устойчивости популяций, позволяет предсказывать направленность происходящих микроэволюционных изменений и выявлять показатели, характеризующие адаптивные возможности исследуемых сообществ.

Библиографические ссылки

Вернадский В. И. Эволюция видов и живое вещество // Природа. 1928. № 3. С. 227–262.

Шварц С. С. Проблемы экологии человека // Вопросы философии. 1974. № 9. С. 102–110.

Шварц С. С. Теоретические основы глобального экологического прогнозирования // Всесторонний анализ окружающей природной среды. Л., 1976б. С. 181–191.

Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.

Шварц С. С. Эволюция биосферы и экологическое прогнозирование // Вестн. АН СССР. 1976а. № 2. С. 61–71.

Chew R. M. Consumers as regulators of ecosystems: an alternative to energetics // Ohio J. Sci. 1974. V. 74, № 6. P. 359–370.

May R. M. The structure of food webs // Nature. 1983. V. 301, № 5901. P. 566–568.

АДАПТИВНЫЕ И НЕГАТИВНЫЕ ПРОЦЕССЫ, НАБЛЮДАЕМЫЕ В УРБОЦЕНОЗАХ

Средовая компонента при формировании основных морфологических признаков в процессе развития занимает немаловажное место. Причем начальные условия ранних этапов развития могут во многом определять особенности всех последующих фаз жизненного цикла и фенотипического облика особи.

Наиболее информативным морфологическим показателем являются размеры особи. В популяциях мышевидных грызунов [Гливич, 1980] и земноводных отмечается значимое укрупнение размеров тела половозрелых животных с ростом урбанизации, причем у *R. temporaria* размеры самцов в центре города увеличиваются более существенно, чем размеры самок. Известно, что в популяциях этого вида имеет место естественный отбор на более крупные размеры самцов [Giacoma et al., 1994].

Спецификой ландшафтов городской черты является высокая разнородность среды обитания организмов на сравнительно небольшой площади, что приводит к возникновению ряда особенностей в процессе роста и развития.

Динамика изменчивости основных морфологических показателей, в зависимости от уровня урбанизации, отражает наличие адаптивных сдвигов в популяциях с наиболее урбанизированных территорий (у экологически пластичных видов), что представляет собой логический ответ на действие новых факторов, оказывающих влияние на особей из популяций, населяющих слабоурбанизированные территории. Это косвенно подтверждается данными по нервно-мышечной аккомодометрии, свидетельствующих о наличии физиологических адаптаций у животных зон с промежуточным уровнем урбанизации и отсутствии таковых в популяциях и центральной части города и загородных территорий. Диапазон вариабельности морфологических показателей может свидетельствовать об экологической ригидности видов, не переносящих антропогенную трансформацию местообитаний (у таких видов он сужается).

Специфика воспроизводства в значительной степени определяется составом, численностью и состоянием репродуктивной части популяции. Оптимальное соотношение полов и возрастной состав группы производителей являются одним из основных механизмов приспособления животных к конкретным условиям среды их обитания, влияют на особенности и успех размножения.

Известно, что в экстремальных условиях смертность самцов выше, чем самок (если восприимчивость и тех и других к действующему фактору одинакова). Поэтому у видов, успешно воспроизводящихся на городских территориях, количественное преобладание самок в популяциях, обитающих в экстремальных условиях, вполне объяснимо, стратегически выгодно и служит увеличению репродуктивного потенциала популяции. Сокращение продолжительности жизни самок в популяциях ряда видов при наибольших антропогенных нагрузках может быть связано с ростом репродуктивного усилия в условиях урбанизации или из-за токсической элиминации самок [Лукиянова, 1990].

Соотношение полов и продолжительность жизни отражают перспективы успешного воспроизводства и репродуктивного усилия популяции данного вида в конкретных условиях среды, а следовательно, и самого существования этой популяции в будущем.

В результате антропогенной трансформации среды отмечают изменения в следующих демографических параметрах популяций мелких млекопитающих: увеличивается скорость полового созревания молодняка, изменяется соотношение полов в сторону преобладания самок, меняется соотношение функциональных возрастных групп в сторону быстрорастущих и быстро созревающих особей, увеличивается подвижность населения. Устойчивость популяций мелких млекопитающих на техногенных территориях обусловлена индивидуальной адаптивной реакцией – интенсификацией процессов жизнедеятельности, приводящей к возрастанию напряженности физиологических процессов в организме и к росту энергозатрат на уровне особи [Вершинин и др., 2004].

У взрослых животных из популяций с городских и пригородных территорий сходна картина зональных различий в потреблении кислорода и индексов печени, а также индексов сердца сего-

леток и порога возбуждения мышцы [Вершинин, Терешин, 1999]. Это говорит о реальном существовании определенных закономерных изменений в городских популяциях и о возможности применения морфофизиологических индексов для популяционных исследований сдвигов в организме животных, происходящих под действием антропогенных факторов. Существует ряд взаимосвязанных морфофизиологических особенностей у животных из популяций урбанизированных территорий. Они связаны с различиями в уровне обменных процессов и адаптивными изменениями, ведущими к дополнительным энергозатратам [Шварц, 1980], и в отдельных случаях с реакциями интоксикации при резких изменениях химического фона городских территорий.

Еще одной из сторон, характеризующих особенности процесса воспроизводства, является фенологическая специфика, формирующаяся на фоне теплового и химического загрязнения среды и изменений пространственной структуры популяций.

Средняя температура воздуха в центральной части крупных городов на 1–2 °С выше, чем на окраинах [Одум, 1975]. Аналогичным образом обстоит дело с температурным режимом в г. Екатеринбурге [Вершинин, 1983]. В зонах много- и малоэтажной застройки майские среднемесячные температуры водоемов достоверно выше примерно на 3 °С ($p < 0,0001$), чем в лесопарковой зоне и за городом, а предел минимальных значений больше на 0,5–1 °С. Еще С. Аррениусом впервые была отмечена связь между температурой и скоростью биологических процессов. Высокая разнородность среды обитания в городской черте, в том числе и температурного режима, приводит к расширению лимитов сроков размножения в сравнении с загородными популяциями [См.: Вершинин, 1997; Куранова, 1989].

Размножение начинается раньше, что связано с ранним прогревом городских территорий. Минимальный общий срок развития в городе заметно больше, чем за городом. Удлинение сроков личиночного развития и общих сроков развития в городских популяциях амфибий может быть связано с ингибирующим действием поллютантов [Бугаева, 1982; Лебединский, 1984; Данилова, 1992; Baker, Waights, 1994]. Экспериментально показано, что действие некоторых химических агентов (мочевины, сульфатов меди и кад-

мия) может способствовать ретардации развития на 4–11 дней [Грефнер, Слепян, 1989]. Значительная неоднородность температурного режима в пределах города ведет к большому разбросу в фенологии всех этапов жизненного цикла по сравнению с загородными популяциями. Низкая численность животных изолятов обуславливает короткие сроки размножения в каждом конкретном местообитании. Наблюдается тенденция к уменьшению сроков развития в городской черте у пойкилотермных животных. В ряде случаев ингибирующий эффект загрязнения водной среды может способствовать удлинению сроков развития.

Особенности пространственной организации городских популяций (резкое сокращение наземной части биотопов) могут служить причиной возникновения поведенческой специфики у *Lissotriton vulgaris*. Известны случаи возникновения поведенческих адаптаций, связанных со спецификой питания на городских территориях у птиц и мышевидных грызунов.

Уровень смертности во многом определяет способность популяции к воспроизводству, особенности ее фенооблика и генетической структуры. Динамика численности новой генерации характеризует специфику популяции и во многом определяет ее структурно-функциональные особенности [Вершинин, 1987].

Рост толерантности эмбрионов, личинок и сеголеток отражает увеличение адаптивного потенциала популяции в быстро меняющихся условиях урбанизированных ландшафтов. Высокая потенциальная толерантность, реализующаяся при возникновении благоприятных условий, – следствие адаптивных изменений, способствующих поддержанию воспроизводства популяций на территории городской агломерации в условиях урбанизации и загрязнения в популяциях городской черты.

В популяциях травяной лягушки зоны многоэтажной застройки реализуется вариант классической R-стратегии – адаптивные изменения направлены на быстрый рост, раннее созревание, повышение плодовитости, что нередко приводит к сокращению жизни и слабой приспособленности особей.

Так как чаще гибнут целые кладки, то положительное значение приобретает увеличение числа кладок, хотя бы за счет уменьшения числа яиц в одной кладке. Преимущество получают виды с

разрозненной откладкой яиц (обыкновенный тритон) или порционной откладкой икры растянутой во времени (зеленые лягушки). В ограниченных условиях преимущество во внутривидовой конкуренции получают особи менее истощенные процессами, связанными с размножением, то есть менее плодовитые [Шмальгаузен, 1983]. В таких условиях отбор пойдет на снижение плодовитости в смысле уменьшения величины кладок, что и наблюдается в городских популяциях остромордой лягушки.

Вышесказанное свидетельствует о различиях в репродуктивной стратегии на межпопуляционном уровне в городских и природных популяциях и межвидовых различиях в популяциях, населяющих городские территории.

Пример различной репродуктивной специфики двух видов бурых лягушек в популяциях с городских территорий говорит о низкой эффективности типичной R-стратегии в сочетании с относительно большей ролью наследственной компоненты в процессе развития у травяной лягушки в условиях антропогенных ландшафтов.

При изменении среды в некоторых случаях могут приобрести положительное значение комбинации и отдельные мутации, которые раньше были индифферентными или вредными. Всякое заметное различие в полезных признаках должно рассматриваться уже как указание на эффективность естественного отбора [Шмальгаузен, 1983].

Шварц С. С. отмечал, что в зависимости от условий среды, в том числе и таких, как видовой состав амфибий, населяющих водоем, формируются фенотипически различные сеголетки [Шварц, 1980]. При резких изменениях среды редкие генотипы могут получать преимущество. Критерием реагирования популяции на давление нового фактора может быть увеличение частот относительно редких фенотипов [Павлов, 1982]. Поэтому анализ фенотипических особенностей представляет, один из методов контроля за изменением популяционной структуры группировок животных, населяющих урбанизированные территории. Устойчиво сохраняющееся в течение ряда лет изменение частоты той или иной морфы в условиях антропогенного воздействия может свидетельствовать о возникновении в исследуемой популяции адаптивных черт [Вершинин, 1983] и о длительном направленном изменении ее генетической структуры.

Анализ данных по натриевой проницаемости кожи показал наличие значимых отличий между морфами остромордой лягушки – у особей с моногенной мутацией *striata* проницаемость существенно ниже (при разных режимах тестирования значимость различий варьировала – значения p изменялись от 0,004 до 0,0005). Оказалось, что зональные различия в кожной проницаемости обусловлены исключительно ростом доли полосатых особей в популяциях зон II и III. В данном случае вполне уместно говорить о преадаптации, которая является одним из важнейших условий, позволяющих сделать животным первый шаг к освоению новой среды [Шварц, 1980]. Рост доли полосатой морфы – *striata* (служащей хорошим маркером) в городских популяциях *R.arvalis* отражает изменение их генетической структуры. Высокая смертность на ранних этапах личиночного развития в условиях загрязнения, изоляции и низкой численности приводит к выживанию более крупных, жизнеспособных особей обладающих рядом наследственно обусловленных физиологических особенностей, дающих селективные преимущества в новых условиях среды. Таким образом, в формирующейся фенотипической специфике городских популяций отражается не только специфика морфогенеза, но и адаптивные изменения в генетической структуре.

В условиях антропогенного прессинга в популяциях на территориях городов под влиянием гормоноподобных поллютантов – эндокринных дизрапторов – наблюдаются нарушения в определении пола (появляются интерсексы и гермафродиты), формировании половых продуктов (аномалии сперматозоидов и яйцеклеток) [Байтимилова, Вершинин, 2014; Skelly et al., 2010]. Резорбция и появление аномальных эмбрионов у млекопитающих [Лукьянова, 1990], аномальные яйцекладки у птиц [Бельский, 1996], аномалии и резорбция икры у рыб и земноводных. В большинстве случаев суммарная доля аномальных кладок в популяциях городских амфибий невелика, и это не может существенно сказаться на репродуктивном потенциале популяции в целом. С другой стороны, увеличение их доли свидетельствует о наличии у производителей в популяциях земноводных городской черты негативных тенденций, которые могут приводить к появлению внешне нормальной икры с пониженной выживаемостью.

Увеличение доли аномального потомства в популяциях городской черты отражает наличие определенных негативных изменений в наиболее важной их функции – репродуктивной – представляет собой крайнее выражение этих процессов и может способствовать их ранней диагностике.

В популяциях всегда можно обнаружить некоторое количество особей, морфологически уклоняющихся от среднестатистической нормы. Наряду с естественными причинами многочисленны примеры, когда появление девиантных особей индуцируется такими побочными следствиями человеческой деятельности, как загрязнение среды сточными водами различного состава [Hazelwood, 1970; Rose, Harshbarger, 1977; Mizgireuv et al., 1984; Harshbarger, Rose, 1989], пестицидами [Cooke, 1973a; Cooke, 1973b; Brooks, 1981; Osborn et al., 1981; Alvarez, 1995], изменениями pH [Флякс, 1986; Andren, Nilsson, 1988; Gosner et al., 1957], радиоактивного фона [Okawa, 1994], появлении генетических изолятов в результате фрагментации естественных биотопов [Simberloff, 1983] и изменение генетической структуры популяций в связи с их сокращением [Flindt, 1985; Cunningham et al., 1994]. Трофическая ниша и специфика жизненного цикла таких относительно долгоживущих животных, как амфибии, делают их чувствительными к хроническим воздействиям различных поллютантов [Gendron et al., 1994]. Следовательно, причины увеличения частоты и разнообразия аномалий в популяциях на городской территории, с одной стороны, в росте их генетического своеобразия, обусловленного изоляцией и адаптивными процессами, с другой стороны, резким расширением спектра изменчивости, вызванного ростом возможных путей реализации формообразовательной потенции в условиях в высшей степени разнородных микроусловий нестабильной среды городских местообитаний.

Возникновение в результате необычных изменений среды отклонений свидетельствует о появлении новых факторов на территории городских агломераций. Рост встречаемости морфологических отклонений говорит об усиливающейся антропогенной трансформации, но важно не только изменение суммарной частоты. Спектр этих отклонений имеет генетическую основу и заложен в норму реакции (у одних видов он уже, у других – шире), что

отражает экологическую пластичность вида. Так, сравнение спектров аномалий у остромордой лягушки из популяций с разным уровнем урбанизации показало наличие определенных сдвигов в норме реакции в популяциях зон много- и малоэтажной застройки относительно естественных.

Анализируя встречаемость различных типов морфологических аномалий, их спектр и его возрастные изменения в популяциях, обитающих на территориях городских агломераций, можно не только определить степень трансформированности среды, загрязненности мутагенами, канцерогенами и другими поллютантами, но и судить об экологической пластичности исследуемых видов, а также о наличии инбридинговой депрессии и об интенсивности мутационного процесса.

Благодаря исследованиям на разных стадиях онтогенеза выявлена высокая степень согласованности (скоррелированности) процессов морфогенеза в городских популяциях. Это способствует снижению вероятности онтогенетических сбоев в нестабильных условиях среды [Вершинин, Камкина, 2001]. По-видимому, в городских популяциях происходит естественный отбор на устойчивость раннего морфогенеза к антропогенным загрязнениям [Северцова, 2001; Северцова, 2002].

Следует отметить сходство процессов урбанизации и доместикации, выражающееся в смене направления отбора и выпадении ряда факторов естественной смертности. На уровне реакций нервной системы отмечается рост доли особей с низким порогом нервной возбудимости (уже упоминавшиеся особи морфы *striata* у остромордой лягушки). По мере усиления степени антропогенной трансформации среды обитания животных возбудимость их нервной ткани снижается (порог возбуждений для прямоугольных электрических импульсов прогрессивно растет), но у *striata* в меньшей степени. При этом доля полосатых особей в городских популяциях увеличивается.

Известно, что отбор особей по наследственно обусловленным особенностям нервной системы может приводить к смене биохимического, в первую очередь ферментативного (гормонального) баланса организма и выходу в фенотип новых признаков, выходящих за рамки сформировавшегося полиморфизма [Беляев, 1979].

Таким образом, стрессорные воздействия среды урбанизированных территорий способны оказывать влияние на процессы онтогенеза, через нейрогормональную систему существенно меняя спектр морфологической изменчивости.

Существует несколько источников расширения спектра морфологической изменчивости в популяциях, обитающих на территории городской агломерации:

1) высокая мозаичность и нестабильность среды, где протекает онтогенез животных;

2) ингибирование действия тиреоидных гормонов под действием поллютантов [Bishop, Gendron, 1997; Kloas, 2001; Schlump et al., 1996];

3) наличие изоляции и повышение мутационного фона в городской черте;

4) смена гормонального фона в связи с селективной выживаемостью животных с высокой устойчивостью нервной системы [Беляев, 1979].

Изучение адаптивных процессов на разных уровнях организации позволяет объективно оценить весь масштаб преобразований наличествующих в биоте урбанизированных территорий.

Индивидуальная адаптация (аккомодация) устанавливается всегда на базе исторически выработавшейся наследственной структуры, то есть она всегда результат определенной унаследованной нормы реакции. Все эти «непосредственные» приспособления известны в особенности у высших животных. Они являются выражением широкой способности к адаптивным реакциям, выработавшейся в результате длительной истории организмов, сопровождающейся усложнением и расширением их унаследованной «нормы реакции» [Шмальгаузен, 1983]. Именно по этой причине исследование физиологических реакций, возникающих у животных при быстрых изменениях среды и обусловленных нормой реакции, наиболее информативно.

Сочетание различных методов – один из путей получения наиболее адекватной и разносторонней информации о процессах, протекающих на разных структурных уровнях организации биоты. Это дает возможность установить общие закономерности изучаемых процессов, оценить глубину и направленность наблюдаемых

в сообществах изменений.

Условия городских местообитаний приводят к формированию структурно-функциональной специфики популяций, выражающихся в поведенческих, физиологических, биохимических и морфологических особенностях этих группировок. Сложившиеся в результате процесса урбанизации и загрязнения популяции обладают высоким потенциалом устойчивости и адаптивных возможностей нервно-мышечной системы, ориентированной на существенные изменения в химизме среды, а скорость обменных процессов относительно высока, что обеспечивает существование и воспроизводство в стрессовых условиях местообитаний антропогенных ландшафтов. Ряд из таких особенностей отражает наличие микроэволюционных процессов в изучаемых популяциях, а также дает возможность оценить степень трансформированности внешне относительно благополучных сообществ.

Библиографические ссылки

Байтмирова Е. А., Вершинин В. Л. Оценка оплодотворяющей способности сперматозоидов и случай гермафродитизма у озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus*, Pallas, 1771) в условиях антропогенно-измененных ландшафтов // Аномалии и патологии амфибий и рептилий: методология, эволюционное значение, возможность оценки здоровья среды : материалы междунар. школы-конф., Екатеринбург, 23–26 сентября, 2013 г. / под общ. ред. В. Л. Вершинина, А. Дюбуа, К. Хенле, М. Пуки. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2014. С. 6–12.

Бельский Е. А. Размножение и ранний онтогенез воробьиных птиц при техногенном загрязнении среды обитания : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1996. 18 с.

Беляев Д. К. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при domestикации животных // Природа. 1979. № 2. С. 36–45.

Бугаева Е. А. Влияние химических веществ на рост и развитие остромордой лягушки // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1982. Т. 5. С. 32.

Вершинин В. Л. Адаптивные особенности группировок остромордой лягушки в условиях крупного города // Экология. 1987. № 1. С. 46–50.

Вершинин В. Л. Видовой состав и биологические особенности амфибий ряда промышленных городов Урала : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983. 24 с.

Вершинин В. Л. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий : автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1997. 47с.

Вершинин В. Л., Камкина И. Н. Пролиферативная активность эпителия роговицы и особенности морфогенеза сеголеток *Rana arvalis* Nilss. в условиях урбанизации // Экология. 2001. № 4. С. 297–302.

Вершинин В. Л., Терешин С. Ю. Физиологические показатели амфибий в экосистемах урбанизированных территорий // Экология. 1999. № 4. С. 283–287.

Вершинин В. Л., Пястолова О. А., Середюк С. Д., Черноусова Н. Ф., Трубецкая Е. А., Иванов А. В., Малимонов В. В., Нуртдинова Д. В., Штирберг И. М. Видовые комплексы наземных животных естественных и техногенных ландшафтов Урала // Региональный конкурс РФФИ «Урал». Свердловская область. Результаты научных работ, полученные за 2003 г. : аннотационные отчеты. Екатеринбург, 2004. С. 427–433.

Гливич И. Исследование пресса синурбанизации животных на примере городских популяций // *Studia Geographica*. 1980. V. 71, № 1. P. 121–132.

Грефнер Н. М., Слепян Э. И. Явление ретардации личиночного развития у амфибий и дисхемия пресных вод // Вопросы герпетологии. Киев, 1989. С. 68–69.

Данилова М. Н. Экспериментальное изучение влияния нефти на ранние этапы онтогенеза амфибий : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1992. 22 с.

Куранова В. Н. Особенности биологии амфибий и рептилий крупного города // Вопросы герпетологии. Киев, 1989. С. 132–133.

Лебединский А. А. Земноводные в условиях урбанизированной территории (на примере г. Горького) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 23 с.

Лукьянова Л. Е. Экологическая характеристика и особенности населения мелких млекопитающих в условиях техногенного воздействия : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1990. 24 с.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Павлов Б. К. Генетико-популяционные аспекты реагирования популяций на антропогенные факторы // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1982. Ч. 1. С. 122.

Северцова Е. А. Адаптивные процессы и изменчивость эмбриогенеза бесхвостых амфибий в городских популяциях : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 2002. 24 с.

Северцова Е. А. Влияние химизма воды из московских водоемов на гастрюляцию остромордой лягушки, *Rana arvalis* // Зоол. журнал. 2001. Т. 80, № 6. С. 710–720.

Флякс Н. Л. Влияние pH среды на выживаемость и развитие бесхвостых амфибий Сахалина // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 157. С. 152–165.

Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.

Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды. М.: Наука, 1983. 360 с.

Alvarez R. Skeletal Malformations Induced by the Insecticides ZZ-Aphox and Folidol During Larval Development of *Rana perezi* // Arch. Environ. Contam. and Toxicol. 1995. V. 28, № 3. P. 349–356.

Andren C., Nilson G. Effects of acidification on Swedish brown frogs // Mem. Soc. fauna et flora fenn. 1988. V. 64, № 3. P. 139–141.

Baker J. M., Waights V. The effects of nitrate on tadpoles of the tree frog (*Litoria caerulea*) // Herpetol. J. 1994. V. 4, № 3. P. 106–108.

Bishop C. A., Gendron A. Impacts of chemical pollutants on amphibian populations // Abstr. 3rd World Congr. Herpetol., Prague, 2–10 Aug., 1997. Prague, 1997. P. 1–2.

Brooks J. A. Otolith abnormalities in *Limnodynastes tasmanensis* to depoles after embryonic exposure to the pesticide dieldrin // Environ. Pollut. 1981. V. 25, № 1. P. 19–25.

Cooke A. S. The effects of DDT, when used as a mosquito larvicide, on tadpoles of the frog *Rana temporaria* // Environ Pollut. 1973a. № 5. P. 259–273.

Cooke A. S. Response of *Rana temporaria* tadpoles to chronic doses of p.p.-DDT // Copeia. 1973b. № 4. P. 647–652.

Cunningham M., Moritz K., McDonald K. Substitutions, transitions and translocations: a survey of genetic variation for the active management of declining frog populations // Second World Congress of Herpetology. Adelaide, Dec. 1993 – Jan. 1994. Adelaide, 1994. P. 65.

Flindt R. Untersuchungen zum Auftreten von misgeildeten wechsellkroten (*Bufo viridis*) in einen Steinbruch in Vathingen Roswag // Jahresh. Ges. Naturk. Wurttemberg. 1985. № 140. S. 213–233.

Gendron A., Hontela A., Bishop C. A., Fortin R. Multilevel detection of toxic stress in the mudpuppy: an ecotoxicological approach // Second World Congress of Herpetology. Adelaide, Dec. 1993 – Jan. 1994. Adelaide, 1994. P. 96–97.

Giacoma C., Castellano S., Marzona E., Colombo L. Sexual selection in *Rana temporaria*: Seasonal variation in male mating success // Second World Congress of Herpetology. Adelaide, Dec. 1993 – Jan. 1994. Adelaide, 1994. P. 97.

Gosner K. L., Black J. H. The effects of acidity on the development and hatching of New Jersey frogs // *Ecology*. 1957. V. 38, № 2. P. 256–262.

Harshbarger J. C., Rose F. Histology of skin, connective tissue, pigment cell and liver neoplasms from a sewage lagoon // *Herpetopathologia*. 1989. V. 1, № 1. P. 19–27.

Hazelwood E. Frog pond contaminated // *Brit. J. Herpetol.* 1970. V. 4, № 3. P. 177–184.

Kloas W. Wirkungen von endokrin wirksamen Stoffen (endocrine disruptors) auf Fische und Amphibien // *Wasser und Boden*. 2001. V. 53, № 1–2. S. 16–21.

Mizgirev I. V., Flax N. L., Borkin L. J., Khudoley V. V. Dysplastic lesions and abnormalities in amphibians associated with environmental conditions // *Neoplasma*. V. 31, № 2. 1984. P. 175–181.

Okawa H. Hachu ryoseirugaku zasshi // *Jap. J. Herpetol.* 1994. V. 15, № 4. P. 147–148.

Osborn O., Cooke A. S., Freestone S. Histology of a teratogenic effect of DDT on *Rana temporaria* tadpoles // *Environ. Pollut.* 1981. Ser. A. V. 25. P. 305–319.

Rose F. L., Harshbarger J. C. Neoplastic and possibly related skin lesions in neothenic Tiger salamanders from a sewage lagoon // *Science*. 1977. V. 196, № 4287. P. 315–317.

Schlumpf M., Lichtensteiger W. Hormonaktive Umweltchemikalien: Ihre Rolle beim Artenverlust der Fauna // *Vierteljahresschr. Naturforsch. Ges. Zurich*. 1996. V. 141, № 4. S. 161–171.

Simberloff D. What a species needs to survive // *Nature Conserv. News*. 1983. V. 33, № 6. P. 18–22.

Skelly D. K., Bolden S. R., Dion K. B. Intersex Frogs Concentrated in Suburban and Urban Landscapes // *EcoHealth*. 2010. V. 7.I.3. P. 374–379.

ГЛАВА 8

ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИИ ГОРОДСКИХ СООБЩЕСТВ И ИХ СВЯЗЬ С ВОПРОСАМИ ЭКОЛОГИИ ЧЕЛОВЕКА

Как мы уже отмечали, появление человека – качественно новый этап развития биоты в плане глобализации связей и возникновения нового варианта передачи информации – социальной формы наследования.

Практический опыт исследований наиболее активной части биоты на примере различных систематических групп животных показывает, что в популяциях, далеких в систематическом отношении видов, в условиях антропогенного воздействия наблюдается целый ряд сходных тенденций в демографической структуре, плодovitости, скорости обменных процессов, стратегии использования пищевых ресурсов.

Не составляет исключения и человек. Поэтому наиболее точным подходом к проблемам экологии человека будет отношение к нему как к по-своему уникальному биологическому виду [Алексеев, 1993; Кряжимский и др., 2001]. Всем известен феномен акселерации, отмеченный среди городского населения, когда наблюдается быстрый рост и раннее половое созревание у подростков. Аналогичные процессы обнаружены нами в городских популяциях травяной лягушки – животные быстро растут, быстрее достигают половозрелости, рано вступают в процесс размножения и раньше умирают [Vershinin, 1997]. Между скоростью полового созревания и долголетием существует сильная отрицательная зависимость, скорее всего, именно с такой ситуацией столкнулась современная Россия, переживающая беспрецедентное за последнее десятилетие сокращение продолжительности жизни мужской части населения [Алтухов, 1998]. Есть основания полагать, что высокая смертность мужского пола связана с элиминацией потенциальных долгожителей – более гомозиготных индивидуумов, оказавшихся наименее приспособленными к драматическим переменам, происходящим в стране за последнее десятилетие [Алтухов и др., 2000].

При изучении городских популяций бурых лягушек установлено, что происходит снижение контрактильной функции сердечной мышцы. Усиление антропогенной трансформации среды приводит к перестройке механизмов электромеханического сопряжения в сердечной мышце и ее компенсаторной гипертрофии [Шкляр, Вершинин, 2002]. Как свидетельствуют медико-биологические исследования, процессы, протекающие в городской биоте, затрагивают и человеческие популяции. Подтверждением этому служат клинические наблюдения за лицами, подвергающимися хроническому воздействию высоких концентраций тяжелых металлов. У них отмечается нарушение электрической функции сердца, изменения в ЭКГ, обнаружены признаки гипертрофии различных отделов сердца, развитие клинических признаков сердечной недостаточности [Бояджиев и др., 1974; Суворов и др., 1978; Суворов и др., 1982; Тарасенко и др., 1982].

Совершенно не изучено, как меняются взаимоотношения паразитов и их хозяев, коэволюционировавших долгое время [Johnson et al., 1999; Session et al., 1999] в условиях антропогенного воздействия и фрагментации среды [Green, 2009]. Эвтрофикация водоемов из-за поступающей в них органики ведет к росту биомассы водорослей – пищи моллюсков и повышению численности моллюсков – промежуточных хозяев трематод, непосредственно ответственных за возникновение аномальных амфибий [Blaustein, Johnson, 2003]. Экспериментально показано увеличение восприимчивости головастиков *Rana palustris* к трематоде *Echinostoma trivolvis* под действием поллютантов [Budischak, Belden, Hopkins, 2008]. Поллютанты и другие стрессорные антропогенные воздействия, действуя синергически, могут приводить к ослаблению иммунной системы амфибий, таким образом делая животное более уязвимым по отношению к паразитарной инвазии [Blaustein, Johnson, 2003; Szuroczki, Richardson, 2009]. Сведения, накапливающиеся в течение последнего десятилетия, свидетельствуют о не имеющем прецедентов в прошлом повышении частоты и сложности аномалий, расширении географии сообщений и росте числа упоминаемых видов земноводных [Johnson, Lunde, 2002]. Вероятно, именно результатом сочетанного действия эвтрофикации, загрязнения и паразитарной инвазии является высокая доля скелетных аномалий среди земноводных в лесопарковой зоне Екате-

ринбурга [Вершинин, Неустроева, 2011]. Известно, что паразитарное загрязнение усиливается в крупных городах, взаимодействуя со всем комплексом загрязнений, что приводит к «умножению эффекта» [Безр, Воронин, 2007]. Инвазированность цистами данного вида трематод характерна только для популяций лесопарковой зоны и контроля и не отмечается у животных из популяций урбанизированной территории. Отсутствие церкариоза у сеголеток остромордой лягушки в популяциях селитебных территорий (зонах II и III) объясняется исчезновением ряда видов паразитов в силу обеднения видового состава сообществ на урбанизированных территориях [Лебединский, 1983; Буракова, 2008; Зарипова, 2010] и разрыва биоценологических связей, обеспечивающих успешную реализацию жизненного цикла бигенетических трематод, ответственных за появление скелетных аномалий.

Безусловно, требуются глубокие и разносторонние исследования по изучению синергетических взаимодействий различных антропогенных и естественных факторов (в том числе и паразитарных систем), влияющих на сокращение численности амфибий в современной биосфере. Практическое значение данных по инвазированности амфибий цистами трематод состоит в существующей опасности церкарий – личинок трематод для человека. Церкариозы или церкариальные дерматиты представляют собой паразитарные заболевания, вызываемые церкариями ряда видов трематод, в дефинитивном состоянии паразитирующих в кровеносной системе утиных и чайковых птиц [Безр, Воронин, 2007]. Человек может стать неспецифическим, так называемым абортивным хозяином даже при кратковременном (около 3–4 минут) контакте с водной средой, содержащей инвазированных легочных моллюсков [Безр, Воронин, 2007]. Церкариозы человека сопровождаются дерматитами и аллергиями, вплоть до развития тяжелой анафилактической реакции. Таким образом, трансформация паразитарных комплексов в ходе антропогенных преобразований среды может приводить к снижению показателей здоровья среды.

Что же касается генетических процессов в современных популяциях человека, связанных с нарастающим аутбридингом и явлением акселерации, то эта область должна привлечь особое внимание генетиков, антропологов, демографов и работников меди-

цины. Во всяком случае, существует достаточно большое количество фактов, которые не дают никаких оснований утверждать, что прогнозируемое слияние человечества в гигантскую панмиктическую популяцию следует рассматривать как процесс, благоприятный для здоровья грядущих поколений [Алтухов, 2003].

Уже давно назрела необходимость комплексного подхода ко всем аспектам эколого-биологических проблем стоящих перед населением нашего региона, живущего в крупных городских агломерациях в непосредственной близости с высокоразвитым промышленным производством, существующим на Урале около 300 лет. Можно смело утверждать, что в данный момент ни одно строительное или хозяйственное мероприятие на городских территориях не предваряется реальной экологической экспертизой – вся подобная деятельность осуществляется без учета существующей здесь биоты. В настоящее время, когда экологические проблемы требуют принятия безотлагательных решений, их осуществление невозможно без объективных представлений о глубине трансформации экосистем на конкретных территориях.

На наш взгляд, необходимо создание единого координационного центра, который смог бы не только объективно оценить изменения, происходящие в состоянии окружающей среды, здоровья населения, основных биологических ресурсов края, установить некоторые общие закономерности происходящих процессов, но и, работая в контакте со всеми биологическими и медицинскими службами, способствовал бы координации биологических исследований на Урале и определял приоритетные направления, содействуя комплексному и грамотному подходу при разумном использовании научно-технической базы и интеллектуальных сил при решении теоретических и практических задач [Вершинин, 1996]. Требуется срочная ревизия и уточнение состояния биоты, чтобы иметь возможность на основе знаний о фаунистической специфике изучаемых территорий разрабатывать и реализовывать современные, наиболее эффективные и корректные методы оценки и контроля состояния качества окружающей среды и поддержания ее в оптимальном равновесном состоянии на основе сохранения биологического разнообразия.

При условии реализации предлагаемых мероприятий станет возможным сначала оценить состояние окружающей среды, за-

тем наладить экологический мониторинг на наиболее уязвимых территориях и целенаправленно осуществлять мероприятия направленные на снижение напряженности экологической ситуации. Реализация подобной программы позволит оценивать состояние биоты и экологическую ситуацию в целом в районах с высоким уровнем антропогенных воздействий, объективно проводить экологический мониторинг, обоснованно устанавливать статус охраняемых территорий, корректировать уровни предельно допустимых концентраций, наиболее корректно определять границы зон отдыха, размещения экологически опасных производств.

Все это даст возможность эффективно применять материальный и научный потенциал региона для решения разного рода биологических проблем как теоретического, так и практического характера, и в перспективе сделать контролируемой экологическую ситуацию, реально оценивать результативность природоохранительных мероприятий и рационально использовать отпускаемые на это средства и таким образом, снизить затраты на здравоохранение, проведение градостроительных мероприятий в соответствии с существующим законодательством и на уровне, соответствующем современным требованиям. Такова вкратце региональная специфика вопроса.

На уровне глобальных процессов следует отметить, что с одной стороны, современная открытая, «унитарная» биосфера интегрирована как никогда. Недалек тот момент, когда человечество начнет активно вовлекать в этот глобальный круговорот вещество из ближнего космоса. С другой стороны, человек, создавший новый уровень связей в биосфере, породил и новые «аппендиксы» в виде отходов наших новых технологических процессов, которые выпали из общего биотического круговорота веществ. Для этих продуктов пока еще не существует редуцентов.

Уникальный биологический вид наращивает свою численность вопреки всем популяционным законам, пытается бороться с естественными механизмами, направленными на сокращение и стабилизацию численности. Сознательно или бессознательно человеческий вид стремится сейчас к ситуации, в которой один вид занимает все жизненное пространство, чего он почти достиг в условиях городской среды [Красилов, 1997]. Заложена в человеке склонность к попыткам освоения территорий с запредельными

(экстремальными) условиями и уничтожению себе подобных в свое время открыли ему «лазейку» в новые адаптивные области, недоступные для других видов. С определенного этапа существования *Homo sapiens* эти свойства ставят под угрозу существование всего человечества, а может быть, и всей планеты.

Механизм общественного развития основан на постоянном балансе противопоставления личных и общественных интересов, итогом которого, как правило, является некий компромиссный вариант, приемлемый для обеих сторон, что, впрочем, уже мало имеет отношения к биологии. В остальной биоте популяционные интересы более явно превалируют над индивидуальными, и по этой причине роль особи в истории (эволюции) вида (или популяции) прослеживается здесь не столь явственно.

С точки зрения скорости адаптивных процессов, человечество проигрывает (в сравнении с другими видами) на видовом, популяционном и зачастую на физиологическом (за исключением, может быть, единичных особей) уровне. Это происходит, поскольку *Homo sapiens*, подвергаясь аутбридингу в больших урбанистических популяциях и изо всех сил безуспешно пытаясь выйти из-под действия естественного отбора и других факторов биологической эволюции, накопил в своих популяциях колоссальный груз мутационной и сегрегационной компонент наследственной отягощенности [Алтухов, 2003] в виде особей, инадаптивных по многим параметрам и по естественным законам, подлежащим элиминации. Увеличивается груз наследственной отягощенности в поколениях популяции, вынужденной адаптироваться к ухудшающейся среде. В этих условиях уровень наследственной гетерогенности популяции за счет доли редких генотипов будет нарастать, что приведет к снижению ее приспособленности [Алтухов, 2003]. При увеличении и панмиксности (росте гетерозиготности) за гетерозис, если он не является константным, каждая популяция расплывается выщеплением менее приспособленных генотипов. Давление отбора в человеческих популяциях не снизилось, о чем свидетельствуют факты, что в промышленно развитых европейских странах не менее половины первичного генофонда не воспроизводится в следующем поколении [Алтухов, 2003].

Скорость адаптивных процессов на уровне социума колоссально высока, в сравнении с биологическими адаптациями упо-

мянутыми выше, причем здесь роль отдельной особи может быть весьма значима. В ряде случаев этот путь единственно эффективным и возможным, хотя не стоит его переоценивать. До сих пор человечество сложно назвать единым, действующим по законам разума сообществом, достойным той роли, которую оно себе отводит.

Библиографические ссылки

- Алексеев В. П.* Очерки экологии человека. М.: Наука, 1993. 191 с.
- Алтухов Ю. П.* Аллозимная гетерозиготность, скорость полового созревания и продолжительность жизни // Генетика. 1998. Т. 34, № 7. С. 908–919.
- Алтухов Ю. П.* Генетические процессы в популяциях / отв. ред. Л. А. Животовский. М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. 431 с.
- Алтухов Ю. П., Шереметьева В. А., Рынков Ю. Г.* Гетерозис как причина акселерации у человека // Доклады РАН. 2000. Т. 370, № 1. С. 130–133.
- Безр С. А., Воронин М. В.* Церкариозы в урбанизированных экосистемах / отв. ред. С. О. Мовсесян. Ин-т паразитологии РАН. М.: Наука, 2007. 240 с.
- Бояджиев В. Я., Денев И., Халагева Л.* Исследование патогенеза интоксикации марганцем // Гигиена труда и профзаболев. 1974. № 10. С. 35–38.
- Буракова А. В.* Особенности заражения гельминтами остромордой лягушки фоновых и урбанизированных территорий // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. 2008. № 81. С. 111–116.
- Вершинин В. Л., Неустроева Н. С.* Роль трематодной инвазии в специфике морфогенеза скелета бесхвостых амфибий на примере *Rana arvalis* Nilsson, 1842 // Доклады РАН. 2011. Т. 440, № 2. С. 279–281.
- Вершинин В. Л.* Проблемы городской экологии и микроэволюция // Уральский узел – 96 (Сибирско-Уральская научно-промышленная выставка). Екатеринбург, 1996. С. 8–10.
- Зарипова Ф. Ф.* Связь инвазии гельминтами озерной лягушки *Rana ridibunda* Pallas, 1771 с уровнем антропопрессии // Биология будущего: традиции и инновации : Материалы Всерос. с международ. участием конф. молодых ученых, посвящ. 90-летию Урал. гос. ун-та им. А. М. Горького. Екатеринбург, 25–28 октября, 2010. Екатеринбург: Изд-во АМБ, 2010. С. 31–32.
- Красилов В. А.* Метаэкология. М. : ПИН РАН, 1997. 208 с.
- Кряжимский Ф. В., Большаков В. Н., Корюнин В. И.* Человек в свете современных экологических проблем // Экология. 2001. № 6. С. 403–408.

Лебединский А. А. Некоторые особенности гельминтофауны травяной лягушки в связи с ее местообитанием на урбанизированной территории // Фауна, систематика, биология и экология гельминтов и их промежуточных хозяев. Горький, 1983. С. 30–36.

Суворов И. М., Добрынина В. В., Климец И. С., Чекунова М. П. Распределение кобальта в организме и действие его на обменные процессы // Врачебное дело. 1982, № 2. С. 107–110.

Суворов И. М., Успенская Н. В., Розина Т. Ю. [и др.] Кобальтовые миокардиопатии в клинике профессиональных заболеваний // Клиническая медицина, 1978. Т. 56, № 10. С. 58–63.

Тарасенко Н. Ю., Воробьева Р. С., Акинфиева Т. А. [и др.] Состояние сердечно-сосудистой системы при воздействии некоторых металлов // Вестн. АМН СССР. 1982. № 10. С. 59–63.

Шкляр Т. Ф., Вершинин В. Л. Влияние урбанизации на сократительную функцию миокарда бурых лягушек // Сибир. эколог. журнал. 2002. № 6. С. 721–728.

Blaustein A. R., Johnson P. T. J. Explaining Frog Deformities // Scientific American. 2003. V. 288, № 2. P. 60–65.

Budischak S.A., Belden L.K., Hopkins W.A. Effects of malathion on embryonic development and latent susceptibility to trematode parasites in Ranid tadpoles // Environmental Toxicology and Chemistry. 2008. V. 27, № 12. P. 2496–2500.

Green D. M. Coevolution of dispersal in a parasitoid–host system // Popul. Ecol. 2009. V. 51. P. 253–260.

Johnson P. T. J., Lunde K. B. Trematode Parasites and Amphibian Limb Malformations in the Western United States: Are they a Concern? // Status and conservation of United States Amphibians. Lannoo M. (ed). V. 1: Conservation Essays. University of California Press, Berkeley, CA, 2002.

Johnson P. T. J., Lunde K. B., Ritchie E. G., Launer A. E. The effect of trematode infection on amphibian limb development and survivorship // Science. 1999. V. 284, № 5415. С. 802–804.

Session, S. K., Franssen R. A., Horner V. L. Morphological clues from multilegged frogs: are retinoids to blame? Science. 1999. V. 284. P. 800–802.

Szuroczki D., Richardson J. M. L. The role of trematode parasites in larval anuran communities: an aquatic ecologist's guide to the major players // Oecologia. 2009. V. 161. P. 371–385.

Vershinin V. L. Difference in Reproductive Strategy of Brown Frogs (*Rana arvalis* and *R. temporaria*) Under Conditions of Urbanization // Third World Congress of Herpetology. Prague, Aug. 1997. Prague, 1997. P. 219.

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА. ЗНАЧЕНИЕ И МЕТОДОЛОГИЯ БИОИНДИКАЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Уровень развития производства и человеческой деятельности уже давно достиг глобальных масштабов. В. И. Вернадский писал, что впервые в истории человечества мы находимся в условиях единого исторического процесса, охватившего всю биосферу планеты [Вернадский, 1977]. Биосфера стала глобальным переносчиком последствий этого процесса. Самые удаленные биоценозы испытывают воздействие антропогенного пресса из-за фонового загрязнения, выпадения химически активных дождей, колебаний климата и т. д. В связи с этим растет осознание социальной значимости «первичных» условий человеческого существования [Яницкий, 1987].

В лучшем случае, сейчас, чтобы избежать избыточной нагрузки на биогеоценоз, зачастую расширяют ареал данного воздействия, что не снимает проблемы, а лишь откладывает ее решение.

Шварц С. С. подчеркивал, что тезис «назад к природе» был всегда реакционен и что природу можно сохранить не вопреки, а благодаря урбанизации [Шварц, 1976]. Он подчеркивал, что для того чтобы разобраться в том, какое воздействие оказывает человек на биосферу и отдельные биогеоценозы, необходимо понять, что такое «хороший» биоценоз и «хорошая» экосистема. Хороший биогеоценоз должен отвечать следующим требованиям:

- продукция всех основных звеньев трофической цепи высокая;

- высокой продукции должна соответствовать высокая продуктивность (что обеспечивает высокую восстановительную способность);

- структурная разнородность и разнородность отдельных трофических уровней обеспечивает высокую стабильность биогеоценоза, (закон Эшби – система из большого числа разнородных элементов наиболее устойчива);

- высокая скорость обмена веществом и энергией дают высокую скорость самоочистки (т. к. за короткий срок вся биомасса вовлекается в круговорот), способность к быстрому изменению структуры сообщества и популяций доминирующих видов.

Если биогеоценоз отвечает перечисленным требованиям, есть все основания считать его «хорошим», независимо от того развивается он в естественной или урбанизированной среде.

Если биогеоценоз способен поддерживать себя в измененной среде как систему, значит, степень антропогенного воздействия не превышает возможностей биологических систем. Соответственно, биогеоценоз наиболее чуткий показатель состояния среды,

Наблюдаемые нами трансформации биогеоценозов в измененной человеком среде и примеры быстрой эволюции популяций показывают, что происходящие процессы, строго говоря, нельзя называть деградацией, т. к. эти изменения представляют собой естественную реакцию сообществ на флуктуации среды. Новые сообщества наиболее соответствуют созданной среде, наша задача состоит в том, чтобы облегчить формирование продуктивных и стабильных биогеоценозов с необходимыми свойствами при антропогенных изменениях среды. Это значит, чтобы некоторая часть видов могла существовать в антропогенном ландшафте, нам также придется менять свои традиционные приемы хозяйствования [Шварц и др., 1977]. В идеале это безотходное производство и полное включение в биотический круговорот Земли всех отходов общества, обезвреженных в технических устройствах [Камшилов, 1979]. Этот принцип положен в основу концепции биотехносферы, созвучной с концепцией ноосферы [Вернадский, 1944].

Указанный подход ускорит процесс создания продуктивных и стабильных биогеоценозов в измененной среде. Все это требует развития системы наблюдений за изменениями, происходящими в природе под действием антропогенных факторов.

Кроме уже существующих методов контроля за численностью и состоянием отдельных видов и содержанием химических веществ в тканях организмов на разных трофических уровнях, скорости роста, микробиологической активности почв, развитием разных видов гидробионтов и т. п., важно следить за изменениями структуры биогеоценозов, их пространственными и функциональными взаимоотно-

ношениями. Для поддержания общего баланса биосферы на уровне, обеспечивающем оптимальное развитие человеческого общества, необходимо внедрение экологической экспертизы и экологического мониторинга в промышленное и сельское производство.

Израэль Ю. А. выделил среди видов мониторинга наиболее важный – антропогенный мониторинг и в его рамках главное (по его мнению) направление – «мониторинг загрязнения» [Израэль и др., 1981]. Последний он классифицировал по:

- наблюдениям за реакцией составляющих биосферы (биологический и химический мониторинг);
- факторам и объектам воздействия (мониторинг загрязнителей, источников загрязнения, объектов воздействия загрязнителей и др., атмосферный, литосферный, гидросферный);
- масштабам воздействия (глобальный, региональный, локальный), в разных временных масштабах – палеомониторинг;
- методам наблюдений (прямые инструментальные измерения, дистанционная съемка, опросы) по прочим признакам (например, национальный и международный мониторинг).

Понятие «экологический мониторинг» возникло в 1972 г. на конференции ООН по проблемам охраны человеческой среды (Стокгольм 5–16 июня) [Неронов и др., 1983].

Основные элементы мониторинга, определяемого как система повторных наблюдений одного и более элементов окружающей природной среды в пространстве и во времени с определенными целями и в соответствии с заранее подготовленной программой, изложены в работе Р. Е. Мунна [Munn, 1983].

Мониторинг обеспечивает фактическую информацию о современном состоянии и тенденциях (за период наблюдений), отмечаемых в окружающей среде. Существенная особенность: несмотря на различие в методах и частоте, наблюдения должны носить систематический характер. Таким образом, мониторинг – система наблюдений, оценки и прогноза состояния природной среды. Конечный результат мониторинга – оценка и прогноз состояния экосистем, что и отличает экологический мониторинг от других подсистем мониторинга биосферы. Кроме изменений состояния экосистем в целом, необходимо обратить внимание на реакции биологических систем на уровне организма, популяции, сообщества.

Для решения основных задач проекта № 14 «Человек и биосфера» по оценке состояния природной среды и прогнозирования были сформулированы следующие подходы:

1. Выявление индикаторов состояния окружающей среды, отражающих изменения в экосистемах, связанные с воздействием загрязнений (включая выработку критериев и методологии для отбора тест организмов).

2. Определение зависимости «доза – ответная реакция», получаемой путем полевых наблюдений и лабораторных экспериментов.

3. Анализ путей и процессов трансформации, включения в круговорот загрязнителей в экосистемах [Израэль, 1979].

Задачей экологического мониторинга является обнаружение в экосистемах изменений антропогенного характера (на фоне естественных флуктуаций).

Кроме соответствия показателям «хорошего» биогеоценоза, следует использовать показатели [Федоров, 1977]: а) роста, б) трат (вещества и энергии), в) состояния (скорости потребления и усвоения пищи) [по: Шварц, 1976], а также колебания численности популяций; изменения половозрастной структуры; интенсивность размножения, изменения в половом процессе; изменения в репродуктивном цикле; изменения в эмбриональном и постнатальном развитии [Герасимов, 1978].

Следует отбирать показатели, относящиеся к процессам с гомеостатическими механизмами, отдавать предпочтение показателям, характеризующимся неспецифическим откликом на фактор, отдавать предпочтение интегральным показателям [Федоров, 1979].

Различают пассивный и активный мониторинг, пассивный в естественной среде без модельных воздействий.

Проблемы, существующие в мониторинге на современном этапе:

- вид-индикатор должен обладать чувствительностью к антропогенным факторам и малой чувствительностью к другим факторам, низкой изменчивостью, по отношению к естественным и антропогенным факторам;

- комплексность антропогенного воздействия не дает возможность вычленить один фактор, воздействие варьирует также во времени и пространстве;

- реакции, наблюдаемые нами, носят неспецифический характер (ответ на стрессовые воздействия);
- полученные данные – это данные о состоянии самого объекта, а не среды;
- проблема экстраполяции выводов с одного индикатора на всю экосистему;
- проблема сопоставимости данных, полученных разными методами;
- правомочность перенесения результатов лабораторных экспериментов на естественные процессы;
- необходимо учитывать влияние нескольких факторов и их различных сочетаний между собой и с естественными факторами среды;
- проблема привыкания (адаптации) видов-индикаторов;
- проблемы ранней биодиагностики, когда работу биогеоценоза еще можно вернуть в нужное нам русло (обратимость), проблема «интегрального показателя» (потеря некоторых сигнальных характеристик при объединении ряда простых показателей);
- у видов-индикаторов, с одной стороны, необходима быстрая смена поколений (для изучения эволюционных изменений), с другой стороны, необходимо изучать влияние длительных хронических воздействий на организм;
- ряд авторов считает опасным принимать за критерий скорость обмена веществом и энергией за критерий «хорошей» экосистемы.

Наиболее широко применим и удобен экологический мониторинг на уровне популяций и экосистем. Популяционный уровень и уровень экосистем включает в себя исследования на клеточном, организменном уровне, уровне видовых сообществ и их связей.

Предвидение возможных изменений в природной среде предполагает контроль за отклонениями системы от исходного состояния на всех ее уровнях [Щукин, 1980]. В антропогенных ландшафтах уже сейчас на громадных территориях господствует несколько видов-убииквистов, выполняющих ведущую роль в поддержании природного баланса, то есть в функционировании современной биосферы популяционные механизмы поддержания биогеоэкологического равновесия играют большую роль, чем в нетронутой

природе. Это и определяет главные направления научных исследований [Шварц, 1976].

Популяционный подход в исследованиях по биоиндикации и мониторингу дает возможность выявлять не только негативные последствия загрязнения окружающей среды, но и основные пути и механизмы адаптациогенеза. Как уже было отмечено, одной из серьезных проблем, существующих в ортодоксальной системе экологического мониторинга и биоиндикации, является наличие адаптивных процессов в биоте, подверженной антропогенным воздействиям в целом и у так называемых «видов-индикаторов» в частности. Адаптивные преобразования представляют собой одно из общих, неотъемлемых свойств живого, более широкий класс явлений в сравнении с инадаптивными. По этой причине, на наш взгляд, адаптивные преобразования на всех структурных уровнях организации биоты могут более эффективно отражать степень произошедших в экосистемах изменений [Вершинин, 2004].

Необходимо уделять внимание ранним этапам развития, т. к. возникающие отклонения в стабильности онтогенеза могут служить показателем определенных изменений в состоянии внешне благополучных популяций. Аналогичную сигнальную информацию могут дать исследования на цитологическом уровне. Нестабильность развития выражается в увеличении процента морфологических аномалий среди сеголеток. Известен метод слежения за приспособленностью популяции во времени по изменчивости полигенных признаков [Алтухов, 2003]. Из цитологических показателей удобно использовать нарушения цитоядерного соотношения гепатоцитов и сокращение в них жировых включений, а также митотическую активность и возрастание частоты хромосомных аномалий в клетках роговицы.

Благодаря изучению видовых сообществ мелких млекопитающих, земноводных, почвенных беспозвоночных, установлено, что с ростом загрязнения и антропогенной трансформации среды обитания отмечается общее снижение численности и биомассы животных, складывается специфическая динамика численности. Меняется соотношение видов, сокращается видовое разнообразие, появляются виды, не характерные для естественных экосистем данной географической зоны, наблюдается дробление сплошных

ареалов на мозаичные с локальным повышением плотности и разнородности. Происходят изменения в репродуктивной стратегии и демографических показателях популяций элатерид, амфибий и мелких млекопитающих. Отмечаются изменения в структуре трофических связей и стратегии использования пищевых ресурсов видовых сообществ мелких млекопитающих и земноводных, свидетельствующие об интенсификации обменных процессов.

Специфика демографии способствует формированию генотипических особенностей популяций антропогенных ландшафтов, что проявляется в морфооблике животных, а также в физиолого-функциональных особенностях. Сокращение численности и разнообразия ресурсов приводит к снижению индивидуальной эффективности и росту популяционной.

Некоторые из установленных особенностей свидетельствуют о наличии определенных микроэволюционных сдвигов в изучаемых популяциях, дают возможность оценить уровень трансформированности природных сообществ и могут стать существенным звеном в системе экологического мониторинга и биоиндикации.

Крупнейший эколог, академик С. С. Шварц в 1972 г. предполагал, что в последующее двадцатилетие произойдет синтез идей популяционной экологии и биоценологии, что позволит разработать общую стратегию поведения человека эпохи всеобщей индустриализации в природе. Это он считал главной задачей, которой должны быть подчинены все частные экологические исследования. Основное внимание следует уделять популяционному уровню, т. к. популяционные механизмы являются определяющими в динамике современных биоценозов.

Даже традиционные направления работы сейчас не могут осуществляться плодотворно и без сочетания и дополнения их новыми методами и приемами обработки материала утрачивают свою актуальность и смысл. Большинство самых различных методов при соответствующем правильном подходе могут становиться хорошим инструментом для решения поставленных задач. Известно, что именно на стыке различных направлений возникают наиболее интересные и перспективные проекты. С. С. Шварц видел одну из весьма важных задач современных экологов в адаптации и совершенствовании новых методов исследований [Шварц, 1972].

Сочетание традиционных методов с нетрадиционными позволяет установить не только внешнюю феноменологию, но и биологический смысл этих процессов.

Именно благодаря комплексному подходу в изучении биоты городских территорий удастся получить целый ряд очень интересных результатов [Вершинин и др., 2004]. Это специфика процессов онто- и морфогенеза, роль и специфика внутривидового полиморфизма, новые данные по физиологии (сократимость миокарда, гематологические показатели и т. д.). Каждый из компонентов экосистем – почвенная мезофауна, амфибии, грызуны и насекомоядные млекопитающие – должны рассматриваться во взаимосвязи с другими составляющими биоты. Сама почвенная мезофауна должна анализироваться не только по видовому составу, численности и биомассе, как это делается уже много десятков лет, но и с применением популяционного подхода. При изучении любой из групп организмов учитывается их средообразующая деятельность и также связь с растительной компонентой сообществ. Применение декларируемого подхода уже принесло ряд интересных, на наш взгляд, результатов, часть из которых была приведена выше.

В настоящих условиях, когда огромные территории Европы представляют собой сплошные селитебные агломерации, важными направлениями мониторинга являются:

1) эволюционные последствия антропогенной фрагментации среды (нарушение потока генов, генетический дрейф);

2) изменение эволюционного потенциала видов из-за появления видов вселенцев (гибридизация, замещение, межвидовые интрогрессии, оценка возможного влияния трансгенного материала);

3) изучение эндокринных нарушений под действием поллютантов (дисфункция гонад, снижение репродуктивного потенциала популяций);

4) анализ состояния коэволюционных систем на предмет изменения системных взаимодействий (опылители, паразитарные системы, микориза и т. п.);

5) оценка потенциальных последствий изменения ареалов (появление инвазивных видов с новыми паразитарными системами и др.).

С развитием молекулярно-генетических методов исследований новой областью становится генетический мониторинг популяций.

В первую очередь такому мониторингу подлежат виды с негативными популяционными трендами; виды с низкой численностью популяций; виды, подверженные нежелательным потокам генов или гибридизации с другими видами или популяциями из-за воздействия человека; промысловые виды; виды, генетическое разнообразие которых зависит от деятельности человека; виды, имеющие различные статусы охраны [Genetic variation..., 2007].

Библиографические ссылки

Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях / отв. ред. Л. А. Животовский. М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. 431 с.

Вернадский В. И. Несколько слов о ноосфере // Успехи современной биологии. 1944. Т. 18. Вып. 2. С. 113–120.

Вернадский В. И. Размышления натуралиста // Кн. 2: Научная мысль как планетарное явление. М.: Наука, 1977. С. 18–63.

Вершинин В. Л. Инадаптивные процессы в популяциях амфибий при антропогенных трансформациях среды // Экология промышленного региона и экологическое образование : материалы региональной конференции. Нижний Тагил, 29 ноября – 1 декабря 2004 г. Нижний Тагил, 2004. С. 137–142.

Вершинин В. Л., Пястолова О. А., Середюк С. Д., Черноусова Н. Ф., Трубецкая Е. А., Иванов А. В., Малимонов В. В., Нуртдинова Д. В., Штирберг И. М. Видовые комплексы наземных животных естественных и техногенных ландшафтов Урала // Региональный конкурс РФФИ «Урал». Свердловская область. Результаты научных работ, полученные за 2003 г. : аннотац. отчеты. Екатеринбург, 2004. С. 427–433.

Герасимов И. П. Биосферные станции-заповедники, их задачи и программа деятельности // Изв. АН СССР. Сер. Географическая, 1978. № 2.

Израэль Ю. А. Экология и контроль состояния природной среды. Л.: Гидрометеиздат, 1979. 375 с.

Израэль Ю. А., Филиппова Л. М., Семевский Ф. Н., Семенов С. М. Экологический мониторинг и регулирование состояния природной среды // Проблемы экол. Мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Госметеоздат, 1981. Т. 4. С. 6–17.

Камшилов М. М. Эволюция биосферы. М.: Наука, 1979. 230 с.

Неронов В. М., Тушинский С. Г., Семенова Т. Ю. Биосферные заповедники и глобальный мониторинг окружающей среды. Сер. Охрана природы и воспроизводство природных ресурсов. Т. 14. М., 1983. 197 с.

Федоров В. Д. Концепция устойчивости экологических систем // Всесторонний анализ окружающей природной среды : труды I Советско-американского симпозиума. Л.: Гидрометеиздат, 1977. С. 207–217.

Федоров В. Д. Принципы организации экологического мониторинга // Изучение загрязнения окружающей природной среды и его влияния на биосферу : материалы совещания по проекту ЮНЕСКО «Человек и биосфера», Ташкент, 3–7 мая 1978 г. Л.: Гидрометеиздат, 1979. С. 8–14.

Шварц С. С. Материалы к составлению долгосрочного прогноза развития популяционной экологии // Экология. 1972. № 6. С. 13–19.

Шварц С. С. Эволюция биосферы и экологическое прогнозирование // Вестн. АН СССР. 1976. № 2. С. 61–71.

Шварц С. С., Колесников Б. П., Рябинин Б. С. Диалог о природе. Свердловск, 1977. 216 с.

Шукин В. Ф. Возможность прогнозирования взаимодействия общества и природы в условиях научно-технического прогресса // Человек и природа. М.: Наука, 1980. С. 214–229.

Яницкий О. Н. Экологическая перспектива города. М.: Мысль, 1987. 278 с.

Genetic variation in natural populations of animals and plants in Sweden // Swedish environmental protection agency. Report 5786. Naturvårdsverket, 2007. 111 p.

Munn R. E. Global environmental monitoring system (GEMS) action plan for phase 1. SCOPE, 1983. 104 p.

ОБЩЕТЕОРЕТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ НА ТЕРРИТОРИИ ГОРОДСКИХ АГЛОМЕРАЦИЙ

Шварц С. С. отмечал, что уточнение общих законов, управляющих преобразованием разных групп организмов, окажется полезным при решении ряда вопросов, касающихся темпов и форм эволюции животных и растений, находящихся на разных уровнях филогенетического развития, раскрытие закономерностей изменения механизмов эволюции в процессе исторического развития органического мира будет способствовать углублению диалектической концепции развития [Шварц, 1967а].

Урбанизированные ландшафты – уникальные образования, появившиеся в результате взаимодействия развивающегося индустриального человеческого общества с естественными экосистемами. На территориях городских агломераций, когда в результате дробления ареалов и появления изоляционных барьеров происходят резкие изменения в экологической структуре популяций, меняется демографический состав и резко снижается численность, возникают условия, способствующие быстрому преобразованию генетической структуры, мобилизации скрытой изменчивости для адаптивного преобразования популяционной структуры и изменения нормы реакции, что может оказывать существенное влияние на эволюционную судьбу таких группировок. Анализ макроэволюционных процессов в принципе может быть проведен исходя из понятий и закономерностей, известных в учении о микроэволюции [Яблоков, Юсуфов, 1989].

С самого момента своего появления биосфера представляла собой комплекс живых форм, способный выполнять геохимические функции [Вернадский, 1931]. Это приводит к изменениям материальных и энергетических процессов в земной коре [Вернадский, 1978] и росту негэнтропии биосферы, что является одной из самых существенных характеристик живого вещества [Бауэр, 1937]. В дикой природе процессы продукции преобладали над

деструкцией, экологические системы усложнялись, становились все более продуктивными и стабильными; степень разнородности в пределах отдельных биогеоценозов и степень разнородности биогеоценотического покрова Земли непрерывно увеличивалась. В урбанизированной среде ситуация существенно изменяется – экосистемы упрощаются, «омолаживаются» [Шварц, 1976а]. Особенностью настоящего этапа истории Земли является то, что в современных условиях эволюция биосферы протекает при значительном влиянии человеческой деятельности на биогенную миграцию атомов [Вернадский, 1977].

В ответ на изменение внешней среды и отдельные виды, и их сообщества отвечают активным приспособлением, чтобы выжить в этой измененной человеком среде, не только бактерии и насекомые, но и относительно медленно размножающиеся лягушки стали обладать свойствами, которые их заставил приобрести человек. Эволюция совершается на наших глазах [Шварц, 1973].

Одной из главных задач будущего эволюционной теории должно стать изучение закономерностей эволюции надвидовых уровней организации живого [Колчинский, 1981].

Вернадский В. И. подчеркивал неразрывность эволюции видов и биосферы [Вернадский, 1928] – эволюция видов переходит в эволюцию биосферы [Вернадский, 1977]. Экологическая структура популяции – элементарной единицы эволюции – не может не оказывать решающего влияния на эффективность действия факторов эволюционного процесса, биогеоценоз, как система наивысшей биологической интеграции обеспечивает свою стабильность за счет механизмов гомеостаза составляющих его систем – популяций, то есть эволюция биогеоценозов может использовать эволюцию организмов с известным запозданием [Шварц, 1974а]. Гармоничное развитие биогеоценозов зависит от популяционных механизмов, закрепленных эволюцией, регулирующих количество доминантных видов и на оптимальных взаимосвязях между видами, принадлежащими к разным трофическим уровням.

Анализ имеющихся в нашем распоряжении данных по городским популяциям позволил сформулировать концепцию трансформации видовых комплексов животных в условиях промышленного загрязнения в сочетании с прогрессирующей урбанизацией.

Помимо исчезновения одних видов и замены части видов на другие (с сохранением доминирующих), меняется пространственная структура популяций: возникают компактные изоляты с высокой плотностью (ее превосходит только плотность в естественных лесных экосистемах) и низкой численностью. Городские местообитания нередко представляют собой локальные изолированные ячейки с относительно небольшой площади. Особенности пространственной структуры городских популяций (изоляция, малая площадь, высокая плотность при небольшой численности) способствуют формированию таких особенностей, как высокий полиморфизм, выходящий за рамки природного, и генетическое своеобразие.

На городских территориях происходит накопление в высоких концентрациях широкого спектра веществ, нехарактерных для природных ландшафтов. Многие из организмов из-за сравнительно большей продолжительности жизни и в силу некоторых своих биологических особенностей являются хорошими биоконцентраторами поллютантов [Любашевский и др., 1985; Hall, Kolbe, 1980]. Это обуславливает ряд физиологических [Вершинин, Терешин, 1996] и биохимических [Мисюра, 1982] изменений в организме производителей, что вызывает снижение абсолютной и относительной [Бобылев, 1985] плодовитости и/или нарушает процесс нормального формирования половых продуктов и оплодотворения. Изменение химизма среды способствует росту пораженности потомства миконфекциями [Cooke, 1975; Leuven et al., 1986]. Отмечается падение абсолютной и относительной плодовитости, меняется репродуктивная стратегия [Вершинин, Гатиятуллина, 1995].

Высокая неоднородность урбанизированных территорий ведет к значительному разбросу сроков размножения и развития в пределах города по сравнению с естественными популяциями.

Исследование динамики численности и специфики популяционной структуры показало, что пути реализации всех этапов жизненного цикла в естественных и городских популяциях животных существенно отличаются.

Высокая смертность на ранних этапах развития компенсируется резким ее снижением в завершающий период онтогенеза. В естественных экосистемах смертность складывается из собственной смертности и гибели от хищников, число которых больше за

городом в силу большего числа трофических связей и уровней. Существенный уровень потерь новой генерации в этом случае «запрограммирован» и не служит препятствием к последующему воспроизводству популяции. Чтобы городские популяции могли воспроизводить себя в течение продолжительного отрезка времени, уровень допустимых потерь на этой стадии жизненного цикла должен быть ниже. Экспериментально доказана потенциально высокая устойчивость эмбрионов, реализующаяся при возникновении благоприятных условий, что представляет собой следствие глубоких адаптивных преобразований, способствующих репродуктивному успеху популяций в изменившихся условиях среды [Вершинин, Трубецкая, 1992]. Высокая неизбирательная элиминация на определенных этапах онтогенеза приводит к формированию генетической специфики новых генераций, что может проявляться в специфике морфооблика.

Наряду с перечисленными особенностями формируется поведенческая и физиологическая специфика, связанная со всем комплексом условий крупного промышленного города. Возникновение физиологических адаптаций в городских популяциях ведет к изменению энергетических затрат, а рост энергозатрат, в свою очередь, связан с возникновением физиологической специфики [Вершинин, Терешин, 1989]. Увеличение затрат энергии, как уже отмечалось, отрицательно сказывается на репродуктивном потенциале. Таким образом, в городских популяциях существуют общие взаимозависимые структурно-функциональные физиологические особенности.

Изменения, наблюдающиеся в трофических связях, свидетельствуют об укорочении трофических цепей, что способствует увеличению скорости обмена вещества и энергии в городских экосистемах.

Высокий уровень обменных процессов, преимущественная выживаемость крупных особей, значительный уровень загрязнения способствуют возникновению особой размерно-возрастной структуры. Быстрому росту и развитию наряду с ранним наступлением половозрелости сопутствует снижение общей продолжительности. Причем предельный возраст у разных полов может существенно различаться. Так, низкий предельный возраст самок

может быть связан с большей репродуктивной нагрузкой. Адаптация, связанная с повышением плодовитости, нередко приводит к сокращению жизни и слабой приспособленности особи, высокой восприимчивости самок к изменениям окружающей среды, что говорит о низких потенциальных возможностях вида к воспроизводству на городских территориях. У видов, успешно воспроизводящихся на городских территориях, количественно преобладают самки, что стратегически выгодно и способствует увеличению репродуктивного потенциала популяции.

В специфических чертах цитологического, физиологического, фенотипического уровней изучаемых популяций и видовых комплексов выявлены, как адаптивная, так и негативная составляющие, наличествующие на всех этапах жизненного цикла и обуславливающие, с одной стороны, потенциальную возможность повышенного воспроизводства и толерантность популяций, с другой – высокую зависимость сложившихся структур от стохастических факторов среды.

Биоценотическая специфика трофических связей на территории городской агломерации – преобладание деструктивной компоненты, когда относительно меньшее количество вещества и энергии поступает на верхние трофические уровни, т. к. число хищников, в сравнении с естественными экосистемами мало и преобладающие причины смертности иные, поэтому большее значение здесь играют редуценты, что отвечает понятию «хорошего» биогеоценоза [Шварц, 1974б; Шварц, 1976б], в котором происходит увеличение роли животных как деструкторов первичного органического вещества [Шварц, 1976а], что само по себе свидетельствует об эволюции биогеоценоза в новых условиях. Как уже отмечалось, из-за резкого обеднения видового состава городских экосистем регуляторная функция животного населения, выражающаяся в равномерном рассеянии органического вещества по поверхности планеты, в городских экосистемах выполняется далеко не в полной мере. Характерной особенностью таких «ячеек» являются изоляция и направленность потоков вещества (в большей степени внутрь, чем вовне).

Структура морфологической и/или фенотипической изменчивости отражает более глубокие процессы, протекающие в популя-

циях, воспроизводящихся в условиях преобразованной среды, что свидетельствует о различиях в их адаптивном потенциале.

При меняющихся условиях существования происходит перераспределение особей вида, вытесняемого в одних биоценозах, биотопах или на целых территориях, где они не выдерживают всей этой борьбы и сохраняющиеся или даже распространяющиеся в других биоценозах, биотопах или на других территориях, где действие истребляющих факторов оказывается менее интенсивным. Внешние по отношению к виду факторы ограничивают возможности его размножения и расселения известными пределами и определяют, таким образом, состав биоценозов и исторические изменения этого состава, а также и целых фаун в связи с изменениями в условиях их существования [Шмальгаузен, 1983]. Сравнительный анализ видовых комплексов животных свидетельствует об активных процессах их трансформации в условиях разных типов техногенного преобразования. Как установлено, ход наблюдаемых процессов во многом определяется различиями в эволюционном возрасте различных систематических групп, пределах нормы реакции видов, диапазоном изменчивости ряда показателей и исторически сложившейся спецификой внутривидового полиморфизма. Все вышеупомянутые показатели, наряду с характером и степенью преобразования среды, влияют на дальнейшую судьбу популяций и видов в условиях современных экосистем.

Демографическая специфика и половозрастные особенности говорят о возможности различных путей преобразования репродуктивной стратегии для успешного воспроизводства на урбанизированных территориях (даже у симпатрических видов). Эти черты на фоне возникающих на разных иерархических уровнях адаптаций и имеющихся преадаптаций, вносящих значимый вклад в устойчивость популяций вида к процессам загрязнения и урбанизации, определяют его способность к существованию в антропогенном ландшафте.

Отмеченные явления полностью соответствуют представлениям В. И. Вернадского об особенностях эволюции биосферы в современных условиях – происходит разрыв ранее установившихся биоценологических связей, упрощение структуры трофических цепей, преобразование почв, микроклимата, возникновение новых пото-

ков биогенной миграции атомов и глобальное изменение биогеохимических циклов; при этом не перестают действовать факторы органической эволюции [Вернадский, 1965]. Эволюция сообществ в условиях антропогенного воздействия приводит к возникновению новых биогеоценозов, обладающих высокой устойчивостью и эффективно работающих на высших иерархических уровнях структурной организации. Недооценка средообразующей деятельности биоты, формирующей параметры геологической среды и регулирующей протекающие в ней процессы [Вернадский, 2001], на фоне антропогенных преобразований геохимии опасна в условиях быстрых глобальных изменений биосферы [Остроумов, 2005].

Экстремальные экологические ситуации способны служить инструментом, раскрывающим биологический смысл наблюдаемых феноменов. Даже традиционные направления работы сейчас не могут осуществляться плодотворно без сочетания и дополнения их новыми методами и приемами обработки материала утрачивают свою актуальность и смысл. Поэтому нам кажется логичным использовать комплексность и междисциплинарный подход как методологию познания биологической сущности популяционной специфики.

Такой подход позволил сделать ряд заключений о популяционной специфике ряда групп животных, населяющих городские агломерации и адаптивных процессах, сопутствующих синурбизации.

Наличие адаптивных изменений на разных иерархических уровнях структурной организации, встречаемость редких и нехарактерных для естественных популяций генотипов, а также специфика трофических связей свидетельствуют, что на городской территории сформировались изолированные популяции, обладающие особой структурой и благодаря этой специфике успешно размножающиеся. Сам факт многолетнего воспроизводства таких группировок подтверждает формирование особой популяционной динамики, благодаря которой обеспечивается поддержание функциональной целостности, эффективного и устойчивого самовоспроизводства изучаемых популяций и видовых сообществ.

Микроэволюционные изменения и их скорость определяются условиями среды обитания, пространственной изоляцией городских популяций, низкой численностью при высокой локальной плотности, высоким уровнем загрязненности и трансформирован-

ности естественных сообществ. В этих условиях формируются адаптивные изменения поведенческих реакций, возникают физиологические адаптации, касающиеся нервной, мышечной и эпителиальной тканей, уровня обменных процессов, толерантности животных к загрязнению среды. Растет зависимость морфогенеза от согласованности популяционных, физиологических и пролиферативных процессов в условиях антропогенно преобразованной среды. Экофизиологический подход в экологических исследованиях популяций позволяет объяснить различия в эффективности адаптиогенеза отдельных видов, понять ряд феноменологических особенностей и сделать вывод об основных направлениях эволюции изучаемых функций [Иванов, 2001].

Особенности динамики численности в новых условиях среды приводят к возникновению иной генетической структуры. Ряд черт фенотипа изучаемых группировок (включая особенности процессов морфогенеза), позволяет судить о наличии инбридинговой депрессии в городских популяциях и о различии в интенсивности мутационного процесса в популяциях, населяющих в разной степени трансформированные территории.

Изменение организма, связанное с изменением внешней среды, неизбежно сопровождается сменой согласованной системы корреляций, связывающих части организма [Шмальгаузен, 1939]. Доместикация – один из типичных случаев такой дезинтеграции взаимодействующих систем [Шмальгаузен, 1939; Беляев, 1974; Беляев, 1979]. При этом существенные связи часто теряются, а взамен появляются совершенно новые. Об этом свидетельствуют эксперименты, в ходе которых кардинально изменяется связь гена и признака [Waddington, 1953; Waddington, 1957; Waddington, 1966]. В результате отбора модификаций морфогенеза часто происходит трансформация структуры, которая получает новую функцию [Гилберт, 1995]. С. Ф. Гилберт отмечает ряд природных факторов окружающей среды (температура, фотопериод, пищевой рацион, плотность популяции, присутствие хищников), которые могут стать причиной возникновения специфического фенотипа [Гилберт, 2004]. Таким образом, элементарный шаг в изменении адаптивной организации является результатом двух событий: дестабилизации прежнего фенотипа, ведущей к отклонениям позднего

онтогенеза и стабилизации одного из таких уклонений в качестве новой нормы [Шишкин, 1988]. Процессы формообразования в онтогенезе представляют собой важное промежуточное звено между функциональной биологией и эволюцией [Гилберт и др., 1997].

Специфика демографии городских популяций, выражающаяся в преобладании одного физиолого-функционального типа особей быстро растущих, раньше начинающих участвовать в размножении и имеющих низкую продолжительность жизни, а также укорочение трофических связей и интенсификации обменных процессов, свидетельствуют, что существование популяций в условиях загрязненной и преобразованной среды обитания обеспечивается благодаря определенным изменениям в стратегии размножения и использования пищевых ресурсов [Vershinin, 2002]. Наблюдается автономизация пространственных группировок, сопровождающаяся существенным ростом популяционной эффективности на фоне снижения индивидуальной.

Наиболее перспективными направлениями исследований, связанных с проблемами урбоэкологии в настоящее время являются:

- изучение эволюционного потенциала реликтовых популяций, анализ генетической изменчивости;
- идентификация эпигенетических механизмов как одной из основ адаптивного потенциала;
- оценка генетической изменчивости популяций для оценки адаптивного потенциала;
- изучение прошлых и настоящих адаптаций видов к культурным ландшафтам (на предмет выявления скрытых эволюционных процессов, влияния генно-модифицированных организмов (ГМО) и т. п.);
- эволюционные последствия антропогенной фрагментации среды (нарушение потока генов, генетический дрейф);
- изменение эволюционного потенциала видов в условиях появления видов вселенцев (гибридизация, замещение, межвидовые интрогрессии, оценка возможного влияния трансгенного материала);
- изучение эндокринных нарушений под действием поллютантов (дисфункция гонад, снижение репродуктивного потенциала популяций);
- анализ состояния коэволюционных систем на предмет изменения системных взаимодействий (опылители, микориза и т. п.);

- оценка потенциальных последствий изменения ареалов в условиях локальных климатических изменений (появление инвазивных видов с новыми паразитарными системами и др.).

Такой подход дает ключ к пониманию механизмов реальной устойчивости популяций, позволяет предсказывать направленность происходящих микроэволюционных изменений и выявлять показатели, характеризующие адаптивные возможности исследуемых видов и сообществ. Практической стороной исследований может стать разработка на основе установленных закономерностей грамотных мер по охране видов, находящихся под угрозой исчезновения, а также высокообъективных методов оценки состояния экосистем и здоровья среды человека.

Библиографические ссылки

Бауэр Э. С. Теоретическая биология. М.: Изд-во ВИЭМ, 1937. 206 с.
Беляев Д. К. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при доместикации животных // Природа. 1979. № 2. С. 36–45.

Беляев Д. К. О некоторых моментах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора // История и теория эволюционного учения. Л.: Наука, 1974. Вып. 2. С. 76–84.

Бобылев Ю. П. Охрана местообитаний и адаптивные особенности бесхвостых амфибий антропогенных ландшафтов Приднепровья // Вопросы степного лесоведения и научные основы лесной рекультивации земель. Днепропетровск, 1985. С. 124–130.

Вернадский В. В. Биосфера. М.: Ноосфера, 2001. 243 с.

Вернадский В. И. Живое вещество. М.: Наука, 1978. 358 с.

Вернадский В. И. Об условиях появления жизни на Земле // Изв. АН СССР. 1931. Сер.7. № 5. С. 633–653.

Вернадский В. И. Размышления натуралиста : в 2 кн. Кн. 2: Научная мысль как планетарное явление. М.: Наука, 1977. С. 18–63.

Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М.: Наука, 1965. 374 с.

Вернадский В. И. Эволюция видов и живое вещество // Природа. 1928. № 3. С. 227–262.

Вершинин В. Л., Гатиятуллина Э. З. Популяционная изменчивость размеров яиц остромордой лягушки в зависимости от уровня урбанизации // Экология. 1995. № 1. С. 95–100.

Вершинин В. Л., Терешин С. Ю. Использование физиологических показателей амфибий в экологическом мониторинге // Стратегические направления экологических исследований на Урале и экологическая политика. Екатеринбург, 1996. С. 10.

Вершинин В. Л., Терешин С. Ю. О возможности использования теста на функциональное состояние возбудимых тканей амфибий для контроля качества среды // Актуальные проблемы экологии: Экологические системы в естественных и антропогенных условиях. Свердловск, 1989. С. 15–16.

Вершинин В. Л., Трубецкая Е. А. Смертность бурых лягушек в эмбриональный, личиночный и постметаморфический период при разном уровне антропогенного воздействия // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург, 1992. С. 12–20.

Гилберт С. Ф. Биология развития. М.: Мир, 1995. Т. 3. 352 с.

Гилберт С. Ф. Экологическая биология развития – биология развития в реальном мире // Онтогенез. 2004. Т. 35, № 6. С. 425–438.

Гилберт С. Ф., Опиц Д. М., Рэф Р. А. Новый синтез эволюционной биологии и биологии развития // Онтогенез. 1997. Т. 28, № 5. С. 325–343.

Иванов К. П. Биологические проблемы происхождения и развития некоторых основных физиологических функций (теория и приложения) // Журнал общей биологии. 2001. Т. 62, № 3. С. 195–216.

Колчинский Э. И. Значение трудов В. И. Вернадского для эволюционной теории // Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л., 1981. С. 85–94.

Любашевский Н. М., Садыков О. Ф., Попов Б. В. [и др.] Техногенный фтор в лесных экосистемах Урала // Биохимическая экология и медицина. Свердловск, 1985. Вып. 2. С. 234–272.

Мисюра А. Н. Сравнение некоторых показателей обмена веществ озерной лягушки (*Rana ridibunda*) как показатель экологического состояния данного вида в антропогенных системах // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1982. Ч. 5. С. 53.

Остроумов С. А. Поиск подходов к решению проблемы глобальных изменений: элементы теории биотическо-экосистемного механизма регуляции и стабилизации параметров биосферы, геохимической и геологической среды // Вестн. Москов. ун-та. 2005. Сер. 16. Биол. № 1. С. 24–33.

Шварц С. С. Проблемы экологии человека // Вопросы философии. 19746. № 9. С. 102–110.

Шварц С. С. Современные проблемы эволюционной теории (Об изменении относительной роли ведущих факторов эволюции в процес-

се развития органического мира) // Вопросы философии. 1967. № 10. С. 143–153.

Шварц С. С. Теоретические основы глобального экологического прогнозирования // Всесторонний анализ окружающей природной среды. Л., 1976б. С. 181–191.

Шварц С. С. Эволюционная биология // Вестн. АН СССР. 1974а. № 9. С. 11–21.

Шварц С. С. Эволюция биосферы и экологическое прогнозирование // Вестн. АН СССР. 1976а. № 2. С. 61–71.

Шварц С. С. Экологические основы охраны биосферы // Вестн. АН СССР. 1973. Вып. 9. С. 35–45.

Шишкин М. А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. М.: Недра, 1988. С. 142–169.

Шмальгаузен И. И. Значение корреляций в эволюции животных // Памяти акад. А. Н. Северцова (1866–1936). М.; Л., 1939. Т. 1. С. 175–226.

Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды. М.: Наука, 1983. 360 с.

Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение: (Дарвинизм). М.: Высш. шк., 1989. 335 с.

Cooke A. S. Spawn site selection and colony size of the frog (*Rana temporaria*) and the toad (*Bufo bufo*) // J. Zool. Lond. 1975. № 175. P. 29–38.

Hall H., Kolbe F. Bioconcentrations of organophosphorus pesticides to hazardous levels by amphibians // J. Toxicol. and Environ. Health. 1980. V. 6, № 4. P. 853–860.

Leuven R. S. E. W., Hartog C. den, Christians M. M. C., Heijligers W. H. C. Effect of water acidification on the distribution pattern and reproductive success of amphibians // Experientia. 1986. V. 42, № 5. P. 495–503.

Vershinin V. L. Ecological specificity and microevolution in amphibian populations in urbanized areas // Ecological specificity of amphibian populations. Advances in amphibian research in the former Soviet Union. V. 7. Pensoft Publishers. Moscow-Sophia, 2002. 1–161 p.

Waddington C. H. Genetic assimilation on required character // Evolution. 1953. V. 7, № 1. P. 118–126.

Waddington G. H. Principles of Development and Differentiation. New York, Macmillan, 1966. 115 p.

Waddington C. H. The Strategy of Genes: a Discussion on Some Aspects of Theoretical Biology. L.: Alien, Unwin., 1957. 262 p.

Учебное издание

Вершинин Владимир Леонидович

ЭКОЛОГИЯ ГОРОДА

Учебное пособие

Ответственная за выпуск *Н. Ю. Яргункина*

Редактор и корректор *Е. Е. Крамаревская*

Компьютерная верстка *А. Ю. Матвеев*

Подписано в печать 18.11.2014. Формат 60x84 1/16
Бумага офсетная. Гарнитура Times
Уч.-изд. л. 4,0. Усл. печ. л. 4,2.
Тираж 150 экз. Заказ 1711.

Издательство Уральского университета
620000, Екатеринбург, ул. Тургенева, 4

Отпечатано в Издательско-полиграфическом центре УрФУ
620000, Екатеринбург, ул. Тургенева, 4
Тел.: +7 (343) 350-56-64, 350-90-13
Факс: +7 (343) 358-93-06
E-mail: press-urfu@mail.ru