

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ВОЛГОГРАДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
Кафедра экономики природопользования

В.В. Залепухин

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Учебное пособие

Волгоград 2003

ББК 28.08я73
3-23

Рецензенты:

д-р геогр. наук, проф., заслуженный деятель науки
Российской Федерации,

зав. кафедрой физ. географ. и геоэкологии (ВГПУ)

В.А. Брылев;

канд. с/х наук, вед. науч. сотрудник,
зав. отделом биологии ВНИИАЛМИ

С.Н. Крючков

Залепухин В.В.

3-23 Теоретические аспекты биоразнообразия: Учебное
пособие. — Волгоград: Изд-во ВолГУ, 2003. — 192 с.

ISBN 5-85534-815-6

Учебное пособие предназначено для студентов, обучающихся по специальности «Геоэкология», и широкого круга специалистов-биологов. В нем рассмотрены теоретические вопросы формирования и сохранения биоразнообразия, его количественной и эколого-экономической оценки в современных условиях, утраты и восстановления редких видов и др.

ББК 28.08я73

ISBN 5-85534-815-6



© В.В. Залепухин, 2003

© Издательство Волгоградского
государственного университета, 2003

Содержание

Введение	4
Тема 1. Общие представления о биологическом разнообразии	9
Тема 2. Формирование биоразнообразия	25
Тема 3. Биоразнообразие и устойчивость экосистем	37
Тема 4. Основные законы, правила и принципы, связанные с биоразнообразием	42
Тема 5. Количественная оценка биоразнообразия	47
Тема 6. Биоразнообразие и разнокачественность. Эндогенная и экзогенная разнокачественность ..	59
Тема 7. Экономическая оценка биоразнообразия	73
Тема 8. Утрата и восстановление видов	78
Тема 9. Биоразнообразие и биологическое загрязнение среды. Доместикация и биоразнообразие	93
Тема 10. Проблемы выбора особо охраняемых природных территорий	99
Тема 11. Угрозы биоразнообразию водно-болотных угодий Волгоградской области	112
Тема 12. Возможности управления экосистемами с позиций принципа биологического разнообразия.	141
Контрольные вопросы	149
Список использованной литературы	150
Приложения	159

*Сохранить биоразнообразие —
значит сохранить цивилизацию*

Введение

Глобальный экологический кризис обострил осознание особой ценности и жизненной важности устойчивой среды обитания человека, стабильного функционирования живого вещества биосферы и его биоразнообразия (Дежкин, Пузаченко, 1999). Действительно, на пороге XXI века сохранение биоразнообразия во всех его формах и биологических ресурсов планеты становится приоритетным направлением деятельности человеческого общества, а отношение к живым существам становится той мерой, которой проверяются на прочность морально-этические ценности — насколько бережно относится человек к «братьям меньшим», тем и определяется его гуманное отношение к себе подобным.

Биологическое разнообразие (БРО) является характерной чертой жизни на Земле, определяя возможность существования и функционирования как отдельных экосистем, так и биосферы в целом. Еще Чарльз Дарвин при обзоре данных по эволюции живой природы пришел к заключению, что в процессе длительного исторического развития неуклонно возрастала так называемая «сумма жизни» — то есть росло качественное многообразие живого и число видов в результате появления новых таксонов: отрядов, классов, типов, царств; усложнялась групповая иерархия. Совокупность таких изменений сопровождалась постоянным совершенствованием структуры и функций биосферы в целом, нарастанием разнообразия и сложности экосистем. В наше время понятие «сумма жизни» вполне сопоставимо с понятием «живого вещества» В.И. Вернадского, но менее значимо по сравнению с современным термином «биоразнообразие». Само это определение, видимо, оформилось с выходом в свет книги «Biodiversity» под редакцией Е.О. Вильсона в 1988 году. Уже в 1992 году была создана и подписана 153

государствами международная конвенция по биоразнообразию (Convention of Biological Diversity), к которой в 1995 году присоединилась и Российская Федерация.

На сегодня известно, что БРО прямо влияет на состояние экосистем: его сокращение отрицательно сказывается на их структуре и функциональных связях, приводит к изменениям в биотических сообществах или даже к их разрушению. Это в свою очередь ведет к изменениям ландшафтов, а со временем, возможно, к изменениям климата. В историческом плане сокращение БРО было связано с массовым вымиранием видов, хотя общая эволюционная тенденция — рост, а не сокращение разнообразия. На современный процесс уменьшения биоразнообразия активно влияет человеческая деятельность — нынешние темпы сокращения числа видов в растительных и животных сообществах во много раз превышают скорость исчезновения видов в естественных условиях (Соколов и др., 1994).

Сохранение биоразнообразия — это не только вопрос целостности видов и экосистем, но и сохранности тех условий окружающей природной среды, которые обеспечивают нормальную жизнедеятельность человека. Не случайно БРО называют фактором фундаментальной важности для выживания человеческого общества (Одум, 1986).

Проблема сохранения биоразнообразия в последние 30 лет стала одной из глобальных экологических проблем современности в связи с постоянно растущим антропогенным воздействием как на отдельные виды, так и на биосферу в целом. Однако утрата БРО, в отличие от масштабных изменений климата, загрязнения окружающей среды или дефицита природных ресурсов, представляет явление, не слишком бросающееся в глаза. Если вымирание каких-то видов растений или насекомых, как правило, не вызывает особого беспокойства среди жителей Земли (за исключением специалистов), то вероятность вымирания крупных или хорошо знакомых всем животных (зубра, амурского тигра, суматранского носорога, сайгака, осетровых рыб) обычно побуждает общественность к активным действиям.

Утрата биоразнообразия представляет прямую угрозу для человека как биологического вида, также обладающего высокой степенью генетического (популяционного) и экологичес-

кого разнообразия. Для больших наций нерациональное использование биологических ресурсов и сокращение БРО — это всего лишь возможные провалы в экономике, для многих малых народностей — это вопрос жизни и смерти, поскольку водные, лесные, рыбные ресурсы составляют основу их существования (Соколов и др., 1994). Для рядового же жителя планеты исчезновение какого-нибудь редкого растения может означать отсутствие необходимого лекарства от смертельной болезни.

С каждым годом наука открывает все новые и новые, чрезвычайно полезные для человека свойства у видов, ранее считавшихся бесполезными или вредными. Так, в губке *Tethiacripta* из Карибского моря было обнаружено биологически активное вещество, представляющее сильнейший ингибитор для роста раковых клеток при лейкемии. Другое вещество из той же губки оказалось весьма эффективным препаратом при лечении вирусного энцефалита и некоторых других вирусных заболеваний. От губок, актиний, моллюсков, морских звезд, кольчатых червей и других получены новые соединения, пригодные для лечения гипертонии и сердечно-сосудистых заболеваний. Броненосцы — единственные животные на Земле, болеющие проказой, и не удивительно, что при поиске методов лечения медицина во многом опирается на исследования именно этого вида. Многощетинковый морской червь *Lumbrinerus brevicirra* служит источником нейротоксического инсектицида «падан» — высокоэффективного средства для борьбы с колорадским жуком, хлопковым долгоносиком, капустной молью, в т. ч. невосприимчивыми к фосфор- и хлорорганическим соединениям. Планктонная водоросль *Umbilicosphera* способна концентрировать продукты распада урана с коэффициентом накопления в 10 000, что открывает новые возможности в очистке радиоактивных отходов. Отметим, наконец, что успехи биотехнологий и генной инженерии были бы намного слабее, если бы не был выделен фермент полимераза, обеспечивающий размножение копий молекул ДНК — он получен из бактерий вида *Thermus aquaticus*, выделенных из естественных термальных источников Америки (Примак, 2002). Таких примеров можно привести немало.

Поддержание биоразнообразия на планете важно как для настоящих, так и будущих поколений, поскольку его снижение вело и ведет к потере устойчивости наземных и водных

экосистем и в целом вызывает негативные необратимые и невосстановимые изменения в окружающей природной среде. БРО необходимо рассматривать как общепланетарный вид природных ресурсов, представляющий значительный интерес для всех государств и народов. Сохранение биоразнообразия имеет научные, экономические, эстетические и нравственные аспекты (Решетников, 1994), часть из которых рассматривается в данном издании. Но изучаемая проблема вышла далеко за рамки чисто научных интересов — на уровень первоочередных экономических и даже политических задач, решение которых национальными правительствами и международными организациями призвано обеспечить полноценные условия для постоянно растущего населения планеты.

Решение многих глобальных и региональных экологических проблем невозможно без фундаментальных знаний о разнообразии организмов, их распространении и взаимодействиях. Изучение биоразнообразия и составляющих его растений, животных и микроорганизмов необходимо для расчетов предельно допустимых экологических нагрузок на биосферу и конкретные территории, при анализе ассимиляционного потенциала окружающей природной среды и ее возможной хозяйственной емкости, при проведении комплексной экологической экспертизы и аудита любых экономических мероприятий, для разработки методик экологического планирования и прогнозирования и т. д. Анализ БРО в связи со структурой и функционированием экосистем может дать важный практический выход на пути управления ими.

Однако говоря о современном биоразнообразии, нельзя не помнить о двух важных моментах. Во-первых, **состояние** биоразнообразия является достаточно динамичным во времени и пространстве. Процесс эволюции живого вещества непрерывен и сопровождается как образованием новых видов, так и исчезновением ныне существующих. Точно так же любые организмы расширяют или сокращают свои ареалы и заселяют новые территории, постоянно приспосабливаясь к меняющимся условиям среды; при этом закономерно меняются численность, плотность, половозрастная и генетическая структура популяций и т. д. Во-вторых, следует учитывать, что современный процесс утраты видов и их местообитаний обусловлен главным

образом антропогенной деятельностью, и именно это определяет необходимость ответных действий человеческого общества по сохранению и поддержанию биоразнообразия, понимание его ответственности за биологическую эффективность природоохранных мероприятий.

Из этих двух положений вытекает совершенно логичный вопрос: «Так какое же биоразнообразие мы должны защищать?». По А.М. Никанорову и Т.И. Хоружей (2000), один из принципов экологической нравственности гласит: каждое поколение имеет право на то же биоразнообразие, что и предыдущее. С этим нельзя не согласиться в том смысле, что каждый вид уникален, неповторим и бесценен, но «природа знает лучше», какие организмы и на каком уровне приспособлены к окружающим условиям и идут по пути биологического прогресса.

Следовательно, вопрос сохранения БРО в большей степени относится к аборигенному (ныне существующему на определенных территориях) и ландшафтному (экосистемному) разнообразию, а также к поддержанию в жизнеспособном состоянии видов и внутривидовых группировок, составляющих генофонд планеты, но подверженных активному антропогенному воздействию.

Учебное пособие предназначено для студентов, обучающихся по специальности «Геоэкология» в рамках нового курса «Теоретические проблемы биоразнообразия». Несомненно, что представленные в данном издании материалы и концепции далеко не полностью исчерпывают многочисленные аспекты сохранения биоразнообразия, поэтому автор с благодарностью отнесется ко всем замечаниям и предложениям по актуальному кругу вопросов, затронутых в книге.

Тема 1. Общие представления о биологическом разнообразии

В настоящее время в биологии и экологии под биоразнообразием понимаются все обитающие на Земле виды растений, животных и микроорганизмов, а также экосистемы, частью которых живые организмы являются, и экологические процессы, в которых они участвуют (Никаноров, Хоружая, 2000а).

Более сложную формулировку дает В.В. Снакин (2000): «Разнообразие биологическое — число различных типов биологических объектов или явлений и частота их встречаемости на фиксированном интервале пространства и времени, в самом общем случае отражающие уровень сложности живого вещества, способность его к саморегуляции своих функций и возможности разностороннего использования».

Биоразнообразие (БРО) рассматривается на трех уровнях: генетическом, видовом и экосистемном.

Генетическое разнообразие	представляет весь объем наследственно закреплённой информации, содержащейся в генах всех живых организмов, населяющих планету.
Видовое разнообразие	отражает количество видов и частоту встречаемости особей разных видов на конкретных территориях.
Экосистемное (ландшафтное) разнообразие	образуется совокупностью различных местообитаний биотических сообществ и экологических процессов в рамках отдельных экосистем и биосферы в целом.

В уже упоминавшейся Конвенции о биологическом разнообразии данным понятием обозначают разнообразие в рамках вида, между видами и между экосистемами, причем разнообразием в экологии В.В. Снакин (2000) называет «...показатель сложности системы, разнокачественности ее компонентов». В отличие от многообразия видов в живой природе, обладающих **собственной ценностью** в силу своей уникальности и неповторимости, понятие «биологические ресурсы» включает генетические ресурсы, организмы и их части, популяции и лю-

бые биотические компоненты экосистем, имеющие фактическую или потенциальную **ценность для человечества** (Конвенция, 1992).

1.1. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

Наиболее часто, говоря о биоразнообразии, имеют в виду число видов живых организмов, населяющих планету. Количество видов, по разным оценкам, колеблется от 5 до 80 млн, но таксономическая принадлежность в соответствии с современной классификацией установлена примерно для 2 млн: 500 тыс. видов растений и 1,5 млн видов животных. Наиболее многочисленный класс (до 750 тыс. видов) представляют насекомые, около 30 тыс. паукообразных, примерно 8600 видов птиц, около 6000 видов млекопитающих, почти 5500 видов пресмыкающихся и т. д. Однако общее число видов насекомых в тропиках не описано до сих пор, и их возможное количество может превзойти величину в 5—10 млн (Гиляров, 1990), явно недостаточно разработана и классификация микроорганизмов. Видовое разнообразие наземных животных почти в 5 раз больше, чем у обитателей вод.

Анализируя видовой состав любой территории, мы сталкиваемся с определением биоценоза — совокупности популяций биологических видов, принимающих участие в формировании и функционировании данной экосистемы. Видовое разнообразие биоценоза в каждый момент времени определяется числом видов — т. н. *видовой насыщенностью*, которая измеряется суммой входящих в него популяций и их количественными характеристиками (общей численностью, плотностью расселения на данной территории и т. д.).

Обычно биоценозы, бедные видами, — такие, в которых содержатся десятки и сотни видов растений и животных; в богатых же счет идет на несколько тысяч и более видов. Богатство или бедность видового состава определяется либо абсолютным, либо относительным числом видов и зависят от возраста сообщества: молодые, только складывающиеся и начинающие развиваться сообщества гораздо беднее по видовому составу по сравнению со зрелыми или климаксными сообществами.

Видовое разнообразие биоценозов взаимосвязано с разнообразием сред обитания: чем больше организмов найдут в данном биотопе подходящие для себя экологические условия, тем

больше видов в нем поселится. По Р. Уиттекеру (1980), видовое разнообразие внутри местообитания или внутри сообщества называют α (альфа)-разнообразием, для разграничения отличий между местообитаниями — β (бетта)-разнообразием; между ландшафтами, образованными более чем одним типом естественных сообществ и при охвате площадей от 1 тыс. до 1 млн га, — γ (гамма)-разнообразием. Кроме того, Δ (дельта)-разнообразием называется видовое разнообразие по большим климатическим и физико-географическим градиентам, а ϵ (эпсилон)-разнообразием — разнообразие биомов или географических регионов, включающих различные ландшафты. Это сделано для того, чтобы разнообразие биотопов или сообществ не путать с разнообразием ландшафтов или регионов, которые содержат совокупность разных местообитаний. Сам Р. Уиттекер различал две основные формы биоразнообразия: **инвентаризационное**, включая в него альфа- и гамма-разнообразие, отражающие внутренние характеристики экосистем, и **дифференцирующее**, состоящее из бета- и дельта-, — для оценки разнообразия между экосистемами.

Б.А. Юрцев (1992) разделяет биоразнообразие **таксономическое** (т. е. по степени родства) и **типологическое** — по категориям, не связанным с родством, т. е. по структурным, функциональным, географическим, экологическим признакам. У того же автора отмечено разделение на **структурное** и **биохронологическое** разнообразие, связанные с территориальным распределением живых организмов (Лебедева, Криволуцкий, 2002). Наконец, Ю. Одум (1986) называет **структурным разнообразием** зональность, стратификацию, пятнистое распределение и другие проявления территориальной дифференциации.

Показателями для количественной оценки видового разнообразия обычно служит соотношение между отдельными видами (выделяют доминантные, второстепенные и редкие виды), значения их численности, биомассы, продуктивности; отношение числа видов к единице площади или объема. Часто при анализе биоразнообразия используют и различные расчетные индексы (см. тему 5). Для оценки роли отдельного вида в структуре биоценоза используют показатели, основанные на прямом количественном учете:

- а) *обилие вида* — число особей данного вида на единицу площади или объема занимаемого пространства, к при-

меру, число птиц, гнездящихся на 1 км² степного участка или количество бентосных организмов на 1 м² дна водоема. Из этого примера видно, что для расчета обилия вида иногда используют не число особей, а их биомассу. Обилие вида изменяется во времени (вызывается сезонными, годовыми и случайными колебаниями численности) и в пространстве (например, при «пятнистом» распределении). Иногда для оценки обилия вида используют балльную систему (Степановских, 1999): 0 — отсутствие вида; 1 — встречается редко и рассеянно; 2 — не редко; 3 — обильно и часто; 4 — очень обильно.

- б) *степень доминирования* — отношение числа особей данного вида к общему числу всех особей в рассматриваемой экологической группировке (обычно выражается в процентах).
- в) *частота встречаемости* характеризует равномерность или неравномерность распределения вида в биоценозе и рассчитывается как отношение числа проб или учетных площадок, где встретился вид, к общему числу проб или площадок.
- г) *постоянство вида* — отношение числа выборок, содержащих изучаемый вид к общему числу взятых выборок (в процентах). При этом постоянные виды для данного биоценоза встречаются более чем в 50 % выборок, добавочные — в 25—50 % выборок, случайные — менее чем в 25 % выборок.

В состав биоценозов, кроме относительно небольшого числа видов-доминантов, как правило, входит значительное количество малочисленных и редких форм. Со снижением общего числа видов обилие отдельных форм резко повышается, наиболее конкурентоспособные получают возможность беспрепятственно размножаться. Чем специфичнее условия среды, тем беднее видовое разнообразие сообществ и выше численность отдельных форм.

Но в биоценоз включаются не только те виды, которые постоянно присутствуют в данном местообитании, но и те, которые проводят в нем часть своего жизненного цикла и оказывают определенное влияние на него: примерами могут служить гусеницы и бабочки, головастики и лягушки, личинки

насекомых в водоемах и т. д. Поэтому видовая принадлежность не всегда может служить лучшей экологической единицей для оценки разнообразия: жизненные формы одного и того же вида часто занимают различные экологические ниши и также вносят определенный вклад в разнообразие экосистем.

К тому же определение видового богатства и количественного состава биоценозов, как правило, требуют участия многих специалистов (ботаников, зоологов, энтомологов и др.), поэтому иногда видовое разнообразие оценивают:

- по отдельным таксономическим группам (по семействам растений, насекомых, птиц, млекопитающих);
- по трофическим группам (фотосинтезирующим растениям, растительноядным видам, хищникам и т. д.);
- по пространственным группам (число видов по ярусам леса, распределение бентоса по поверхности дна и в слое грунта и т. д.);
- по размерным группам (микро-, мезо- и макрофауна почв или илов), и т. д.

Сложность подобной полно масштабной оценки можно показать на следующем примере. В тропическом лесу на 1 гектаре леса может расти до 150 видов деревьев, на каждом из которых могут обитать специфические насекомые-фитофаги и насекомые-хищники и др. Чтобы выявить все виды организмов в экосистеме тропического леса, исследователю необходимо проанализировать пробу размером... во всю изучаемую территорию с площадью во много тысяч квадратных километров — общеизвестно, что с увеличением площади обследования число обнаруживаемых видов возрастает. Н.Ф. Реймерс (1994) приводит пример, что для детального изучения трофических связей в экосистеме широколиственного леса только на участке в 1 га потребуется работа 40 грамотных специалистов в течение 5 лет.

Биоценозы различных экосистем могут сильно различаться как по общему видовому разнообразию, так и по числу видов в отдельных группировках. Для различных климатогеографических зон прослеживается тенденция к росту видового богатства от полюсов к экватору (правило А. Уоллеса). К наиболее бедным по числу видов относят биоценозы арктических и антарктических пустынь, тундры, аридных экосистем на засо-

ленных почвах и др., где число обнаруживаемых видов животных и растений измеряется единицами. Напротив, в наземных и водных экосистемах тропического пояса общее количество видов может исчисляться десятками тысяч.

В.Д. Федоров и Т.Г. Гильманов (1980) приводят несколько примеров видового разнообразия растений и животных для наземных экосистем (табл. 1—3), аналогичные данные для водных экосистем приводит А.С. Константинов (1972) — см. табл. 4.

Таблица 1

**Видовое разнообразие цветковых растений
в некоторых наземных экосистемах**

Считается, что в наземных экосистемах важным и весьма информативным компонентом видового богатства служит число именно цветковых растений (табл. 1), поскольку на суше они являются основными производителями органического вещества. Позвоночные животные представляют в экосистемах консументов — потребителей готового органического вещества (табл. 2).

**Видовое богатство сообществ позвоночных животных
в наземных экосистемах основных природных зон СССР**

Видовое разнообразие водных экосистем имеет специфические особенности, связанные прежде всего с физико-химическими свойствами среды обитания, глубинами, прозрачностью и освещенностью и др., но сильнее всего она зависит от фактора солености; в пресных водах не встречаются многие классы беспозвоночных животных (радиолярии, сифонофоры, коралловые полипы, иглокожие и др.). Соленость рассматривается как глобальный фактор, ответственный как за устойчивость пространственной структуры гидросферы, так и за БРО (Федоров, Гильманов, 1980). Границей, разделяющей морскую и пресноводную фауну, считается зона в 5—8 ‰, и в этом диапазоне наблюдается минимум видов. Концентрация солей в воде в 5 ‰ разделяет животных с разной осморегуляторной способно-

стью: указанный диапазон оказывается минимальной соленостью внешней среды для пойкилоосмотических организмов (к ним относятся морские беспозвоночные) и в то же время минимальным уровнем солей во внутренней среде для гиперосмотических организмов (практически всех водных позвоночных и пресноводных беспозвоночных). Такое явление может быть обусловлено тем, что соленость в зоне 5 ‰ поддерживает конформационную структуру биополимеров и тем самым обеспечивает нормальное функционирование живых клеток.

Таблица 3

**Видовая насыщенность сообществ почвенных водорослей
некоторых наземных экосистем**

Современные данные о видовом богатстве некоторых групп организмов в Российской Федерации приведены в таблицах 5 и 6 (Первый национальный..., 1998).

В целом по России биологическое разнообразие флоры включает примерно 11 тыс. видов сосудистых растений, более 9 тыс. видов водорослей и 3 тыс. — лишайников. Позвоночные животные представлены более чем 350 видами рыб (только во внутренних водоемах), 27 видами амфибий, 75— рептилий, 732 — птиц, 320 — млекопитающих.

Таблица 4

Видовое богатство водорослей в южных морях СНГ

Таблица 5

**Видовое разнообразие позвоночных животных
Российской Федерации**

Таблица 6

**Оценка видового богатства основных групп организмов
в окраинных морях, омывающих Россию
(без территориальных вод)**

Количество видов в биотических сообществах с течением времени изменяется в результате процессов иммиграции, эмиграции, видообразования и вымирания видов. Поэтому для определения числа видов в биоценозах в некоторый момент времени t может быть предложена формула (Федоров, Гильманов, 1980):

$$n(t) = n(t_0) + \int_{t_0}^t [Im(t) - Em(t) + Sp(t) - Ex(t)] / dt,$$

где $Im(t)$, $Em(t)$, $Sp(t)$ и $Ex(t)$ — соответственно скорости вселения (иммиграции), эмиграции, видообразования и вымирания видов.

Несмотря на достаточную методическую сложность определения этих величин, представляющих результат взаимодействия как внешних экологических факторов, так и внутренних свойств экосистемы, оценка видового богатства и количественного состава биоценозов позволяет установить значительное число закономерностей, свойственных различным регионам, ландшафтам, экосистемам и биосфере в целом.

Видовое разнообразие экосистем может сохраняться относительно постоянным, если все вышеприведенные процессы идут с определенной интенсивностью, но взаимно уравниваются.

1.2. ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

Совокупность всех генов в аллельных формах в гаметах живых организмов, составляющих популяцию, представляет общий (суммарный) пул генов. Совокупность всех генотипов популяций называют генофондом вида, и все генетическое разнообразие видов объединяется в понятие генофонда планеты.

Проявления генетического разнообразия живых существ неисчислимы, поскольку на Земле не существует двух идентичных организмов. Достаточно посмотреть вокруг, и мы увидим разнообразные варианты окраски кошек, многочисленные породы собак и т. д. Высокий уровень наследственного разнообразия свойственен и человечеству: люди отличаются цветом кожи, глаз и волос; формами телосложения, губ, носа,

ушных раковин; рисунком эпидермальных гребней на подушечках пальцев и другими сложными признаками, отражающими генетическую конституцию организма.

Говоря о значении генетического разнообразия и необходимости сохранения генофонда всех живых существ на Земле, Ю. Одум (1986) приводит следующую выдержку из одного из национальных докладов США: «Термин “генетические ресурсы” можно определить как генетическое разнообразие, играющее решающую роль во все времена и для удовлетворения всех нужд общества. Это разнообразие выражается как в различиях между видами, так и в различиях между особями, составляющими тот или иной вид. Генетические ресурсы состоят из генофондов диких и одомашненных видов, включая многие виды, не имеющие непосредственной потребительской ценности, но существенно важные для выживания экономически ценных. Каждый год эти ресурсы используются для производства новых и уже знакомых продуктов стоимостью в миллиарды долл.. Широкий набор видов и их продуктов жизнедеятельности требуется для медицинских и других исследований. Сельское и лесное хозяйство и связанные с ними отрасли промышленности становятся зависимыми от необходимого генетического разнообразия, например, от растений, устойчивых к болезням. Именно это разнообразие определяет пределы, в которых дикие и домашние виды могут адаптироваться к различным факторам, в том числе: а) погодным условиям, вредителям и болезням; б) технологическим приемам; в) потребностям; г) предпочтениям людей».

Степень генетических различий между особями, популяциями и видами может быть определена рядом методов:

- изучением последовательностей нуклеотидов в структуре ДНК, составляющей гены;
- анализом последовательностей нуклеотидов в рибосомной РНК;
- определением последовательности аминокислот в белках;
- иммунологическим и электрофоретическим сравнением белков и др.

Генетическая индивидуальность любого живого организма определяется на уровне молекул ДНК — не существует двух

индивидуумов (за исключением клонов, соматических клеток растений и животных, а также чистых линий), у которых бы полностью совпадали последовательности азотистых оснований нуклеотидов в ДНК — это и означает, что каждый индивид является уникальным и неповторимым по первичной структуре ДНК, несущей наследственную информацию. С химической точки зрения, генетическое разнообразие определяется последовательностью варьирования четырех нуклеотидов, составляющих генетический код и обладающих свойством комплементарности в образовании молекул ДНК и РНК.

Основными показателями, характеризующими внутривидовое и внутрипопуляционное генетическое разнообразие, являются:

- наследственная гетерогенность (гетерозиготность), поддерживаемая мутационным и репродуктивным процессами: это означает, что генетическое разнообразие в популяциях обусловлено наличием полиморфных генов (с более чем одним аллелем), что приводит к возникновению гетерозиготных особей с различными аллелями;
- внутренняя генетическая целостность;
- динамическое равновесие отдельных генотипов.

При имеющем место генетическом разнообразии внутри популяций каждая из них представляет сложную структуру, находящуюся в динамическом равновесии. Лишь в природных популяциях, благодаря значительному числу генетически разнообразных партнеров при спаривании, поддерживается на приемлемом уровне генетическая разнокачественность, и именно поэтому популяция считается минимальной по численности биологической системой, которая поддерживает и продолжает свое существование на протяжении длительного времени — то есть в неограниченном ряду поколений.

Главной особенностью природных популяций является их генетическая гетерогенность (гетерозиготность). Происходящая при половом размножении комбинаторика создает практически неограниченные возможности для создания генетического разнообразия в популяциях. В потомстве от скрещивания двух особей, различающихся только по 10 локусам, каждый из которых представлен 4 возможными аллелями, окажется около 10 млрд особей с различными генотипами; если число локусов

возрастет до 1000, а число аллелей до 10, количество возможных наследственных вариантов (генотипов) в потомстве может составить 10^{1000} — это больше не только возможного количества всех живых организмов на Земле, но и числа атомов во всей Вселенной (Яблоков, Юсуфов, 1989).

Миграция особей между отдельными популяциями и регулярные мутации приводят к увеличению генетической изменчивости внутри вида или популяции и в значительной мере уравнивают влияние дрейфа генов.

Генетическая гетерогенность, поддерживаемая мутационным процессом и постоянными скрещиваниями, позволяет и популяциям, и виду в целом поддерживать не только вновь возникающие наследственные изменения, но и существующие в генофонде в скрытых формах даже в течение длительного времени — И.И. Шмальгаузен (1968) называл такие возможности «мобилизационным резервом наследственной изменчивости», который может быть использован в экстремальных условиях среды.

Наличие в популяции нескольких генетических форм (генотипов) в состоянии длительного равновесия (т. е. на протяжении многих поколений) в концентрации (или иначе говоря — встречаемости), превышающей 1 %, называют полиморфизмом. Такой наследственный полиморфизм поддерживается естественным отбором и бывает адаптационным либо сбалансированным. **Адаптационный полиморфизм** возникает, если в различных, но закономерно меняющихся условиях обитания (например, при смене времен года) отбор благоприятствует разным генотипам. Классический пример: в популяциях двухточечных божьих коровок (*Adalia punctata* L.) при уходе на зимовку преобладают особи черного цвета, интенсивно размножающиеся в летний период, а весной — красного цвета, лучше переносящие холод. **Сбалансированный полиморфизм** наблюдается, если отбор благоприятствует гетерозиготам в сравнении с рецессивными или доминантными гомозиготами. Он придает популяциям ряд ценных свойств — повышенную жизнеспособность, возможность гетерозиса и др.

В генетически полиморфной популяции из поколения в поколение рождаются организмы с различными генотипами. Генетическое разнообразие обуславливает повышенную возмож-

ность более широкой адаптированности — соответствия морфологии, физиологии, поведения организмов занимаемым экологическим нишам. Генетически разнородная популяция благодаря широкому спектру детерминированной нормы реакции осваивает окружающую среду более эффективно, в ее генофонде накапливается больший объем резервной (скрытой) наследственной изменчивости.

Генотипическая изменчивость является необходимой предпосылкой эволюционного процесса и материальной основой, позволяющей организмам приспособиться к изменениям факторов среды. Ключевым параметром для контроля и регуляции генотипической изменчивости в популяции является **эффективная численность популяции** N_L . Именно при такой численности может поддерживаться столь же высокий уровень изменчивости по большинству количественных признаков, как и в бесконечно большой популяции.

Именно генетическая изменчивость и генетическое разнообразие должны быть в центре внимания в проектах сохранения популяций в течение длительного времени. Генетическое БРО жизненно необходимо для любого вида в целях сохранения репродуктивной жизнеспособности, устойчивости к заболеваниям, возможности адаптации к меняющимся условиям. Любые меры по увеличению численности популяции или скорости ее роста повлекут за собой снижение вероятности утраты генетической изменчивости. Ключевой проблемой природоохранной генетики является понимание взаимосвязей между генетическим разнообразием, индивидуальной жизнестойкостью и жизнеспособностью популяции в целом. В биологии достаточно много примеров того, что успешность выживания и воспроизводства возрастает при увеличении гетерозиготности (гетерогенности) популяций: чем разнообразнее совокупность индивидуальных генотипов, тем большей жизнеспособностью обладают популяции. Достаточно широко распространено убеждение, что генетическое разнообразие необходимо для постоянного возникновения адаптаций и для сохранения популяций и видов.

Внутри популяций возможны часто или редко встречающиеся аллели. При низкой встречаемости велика вероятность того, что аллель будет утеряна в очередном поколении в силу

случайных причин. Рассматривая изолированную популяцию, в которой ген представлен двумя аллелями, С. Райт предложил упрощенную модель, в которой средняя гетерозиготность популяции от поколения к поколению убывает в геометрической прогрессии со знаменателем $(1 - 0,5N_L)$. Примерно в той же прогрессии убывает и генетическое разнообразие популяции (Жизнеспособность..., 1989).

Это означает, что популяция из 50 особей в следующем поколении из-за утраты редких аллелей сохранит 99 % гетерозиготности, а через 10 генераций — только 90 %. Однако малочисленная популяция из 10 особей гораздо ближе к утрате генетического разнообразия: через поколение она сохранит 95 % исходной гетерозиготности, а через десять поколений — только 60 % (Примак, 2002).

Средняя гетерозиготность из поколения в поколение убывает в геометрической прогрессии, но зависит от исходной численности популяции (Жизнеспособность..., 1989). В упрощенном виде существует так называемый коэффициент убывания гетерозиготности λ , вычисляемый по эмпирической формуле:

$$\lambda = 1 - \frac{N_1 + N_2}{8 \cdot N_1 \cdot N_2}, \quad (1.2.)$$

где N_1 — число самцов в популяции,
 N_2 — число самок.

Тогда эффективная численность популяции, обладающей генетическим разнообразием и определенной жизнеспособностью, может быть рассчитана как:

$$N_L \approx \frac{4 \cdot N_1 \cdot N_2}{N_1 + N_2}. \quad (1.3.)$$

Как это ни странно, но вероятность того, что две популяции, состоящие в одном случае из 10 самцов и 1000 самок и в другом — из 20 самцов и 20 самок, утрачивают свое генетическое разнообразие с примерно одинаковой скоростью, достаточно велика (Жизнеспособность..., 1989).

Вместе с тем следует понимать, что неограниченно большое генетическое разнообразие все же не обеспечивает освое-

ния любых экологических ниш — к примеру, наземные организмы не способны жить в глубинах Мирового океана или в недрах литосферы. Имеются также сведения о том, что генетическое разнообразие может сужаться у людей определенной профессиональной принадлежности или в результате родственных браков (Пехов, 2000).

1.3. ЭКОСИСТЕМНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

Любая экосистема образуется специфическим физико-химическим окружением (биотопом) и сообществом живых организмов (биоценозом). В формулировке автора термина «экосистема» А. Тенсли:

$$\text{Экосистема} = \text{Биотоп} + \text{Биоценоз.} \quad (1.4.)$$

В соответствии с правилом Ф. Эванса, термин «экосистема» может быть применен для обозначения любой надорганизменной биологической системы, взаимодействующей со средой обитания, без указания пространственной размерности. Это означает, что экосистемы не имеют определенного объема или протяженности и могут охватывать пространства от капли воды или аквариума до Мирового океана или всей поверхности Земли. Из этого следует, что существующие на Земле экосистемы также исключительно разнообразны, но для сопоставления их по размерам используют понятия «микроэкосистемы» (например, ствол гниющего дерева или углубление в почве, заполненное водой), «мезоэкосистемы» (лес, луг, пруд), «макроэкосистемы» (континент, океан). Совокупность всех экосистем на планете представляет глобальную биосферу. В то же время экосистемы представляют собой неотъемлемую часть природных географических ландшафтов, и именно на ландшафтном подходе базируется классификация природных систем биосферы, предложенная Ю. Одумом (1986):

I. Наземные биомы:

- тундра арктическая и альпийская;
- бореальные хвойные леса;
- листопадный лес умеренной зоны;
- степь умеренной зоны;
- тропические степи (грассленд) и саванны;
- чапарраль — районы с дождливой зимой и засушливым летом;

- пустыня травянистая и кустарниковая;
- полувечнозеленый тропический лес с выраженными влажным и сухим сезонами;
- вечнозеленый тропический лес.

II. Пресноводные экосистемы:

- лотические (текучие воды): реки, ручьи и др.;
- лентические (стоячие воды): пруды, озера и др.;
- заболоченные угодья: болота и болотистые леса.

III. Морские экосистемы:

- открытый океан (пелагическая часть или пелагиаль);
- прибрежные воды континентального шельфа;
- зоны апвеллинга с высокой продуктивностью и активным рыболовством;
- эстуарии (прибрежные бухты, заливы, проливы, устья рек, соленые марши и др.).

Как следует из этой классификации, наземные биомы выделяют по естественным доминирующим видам растительности, их границы совпадают с ландшафтными компонентами материков. Типы водных экосистем, в которых трудно выделить преобладающую растительность, выделены по физико-химическим признакам среды обитания. Вышеперечисленные 16 типов экосистем представляют ту среду, в которой развивалась человеческая цивилизация, и в то же время — основные биотические сообщества, поддерживающие жизнь на Земле (Одум, 1986). Более подробная характеристика важнейших экосистем приводится в различных учебных изданиях по экологии (Степановских, 1999; Коробкин, Передельский, 2001, и др.).

Тема 2. Формирование биоразнообразия

Процесс формирования биоразнообразия может быть представлен взаимодействием микроэволюции (т. е. видообразования) и макроэволюции (т. е. формирования системы таксонов надвидового ранга). В то же время формирование БРО тесно связано и с эволюцией живой клетки — переходом от прокариотического к эукариотическому типу строения. Рост биораз-

нообразие обусловлен также усложнением организмов — от одноклеточных к многоклеточным формам.

Видом называют совокупность особей, объединенных общностью происхождения, сходных по основным морфологическим и функциональным признакам, кариотипу, поведенческим реакциям. Каждому виду присущи собственная территория обитания (ареал) и экологическая ниша. Особи одного вида в природных условиях скрещиваются исключительно между собой (в научных или производственных целях иногда производится и межвидовое скрещивание) и производят при этом плодovitое потомство — то есть вид обладает так называемой репродуктивной изоляцией.

Особям, образующим вид, присуща сформировавшаяся в ходе эволюции единая генетическая программа, реализующаяся в процессе индивидуального развития от рождения до смерти (в онтогенезе).

Представления о видовом разнообразии опираются на принадлежность особей к группе, которая определяется соответствием определенным критериям вида — цитогенетическому, морфологическому, физиолого-биохимическому, эколого-географическому, этологическому и др. Видовое и генетическое разнообразие реализуются на видовом и популяционном уровнях организации живого вещества. Эти уровни отражают условия существования, распространения и жизнедеятельности растений, животных и микроорганизмов. В составе одного вида может быть от одной до многих десятков популяций, представители которых имеют различные места обитания и экологические ниши. Виды представляют собой результат эволюции и характеризуются постоянно идущими процессами адаптации и сменяемости — это означает, что ныне существующие виды не похожи на те, что существовали в прошлом.

Вид может занимать как небольшую территорию, так и обширные пространства. Каждый вид обладает определенными популяционными различиями, и в репродуктивном цикле генофонд вида представлен генофондами отдельных популяций.

В отличие от таксонов надвидового ранга (родов, отрядов, семейств, классов, типов, царств), отражающих степень филогенетического родства, вид является реально существующей биологической единицей. Особи одного вида, скрещиваясь меж-

ду собой, обмениваются наследственным материалом, что ведет к перераспределению генов (аллелей) в каждом поколении и усилению генетического разнообразия.

Широко известно, что Чарльз Дарвин выделял три главных фактора эволюции — наследственность, изменчивость и естественный отбор. Он считал, что наследственность и изменчивость позволяют фиксировать изменения организмов, происходящие в процессе взаимодействия с окружающей средой, трансформировать и закреплять их в последующих поколениях. По Дарвину, именно свойство изменчивости определяет формирование разнообразия, причем в процессе естественного отбора сохраняются полезные признаки и элиминируются вредные.

Основной путь эволюционных преобразований Дарвин видел в дивергенции — расхождении признаков живых организмов в сравнении с исходными формами, благодаря которому организмы получали возможность использования самых разных условий существования. По Дарвину, в результате дивергенции образуются «разновидности» — зачатки будущего вида:

Действующие процессы

Существует два главных способа возникновения новых видов:

1) Постепенное превращение во времени одного вида в другой — т. н. филетическое видообразование. Сюда же относят возможное превращение одних видов в другие в результате гиб-

ридизации и в различной степени слияния видов. Оба варианта не связаны ни с развитием изолирующих механизмов, ни с увеличением числа видов.

2) Процесс видообразования, с помощью которого один вид-предок дает начало одному или нескольким видам, утрачивая или сохраняя при этом свою самостоятельность (т. н. принцип «основателя»). Такой процесс сопровождается увеличением числа видов (т. е. усилением биоразнообразия) и называется истинным видообразованием.

О. Солбриг и Д. Солбриг (1982) так представляют возможные пути происхождения видов:

I. Превращение видов (филетическое видообразование)

1. Аутогенная (внутренняя) трансформация генетического материала в результате мутаций, отбора и т. д.
2. Аллогенная трансформация (в результате интрогрессии от других видов).

II. Увеличение числа видов (истинное видообразование)

1. Внезапное видообразование, затрагивающее отдельные особи:
 - а) хромосомные перестройки;
 - б) полиплоидия.
2. Постепенное видообразование, затрагивающее популяции:
 - а) симпатрическое видообразование;
 - б) парapatрическое видообразование;
 - в) аллопатрическое (географическое) видообразование.

С точки зрения формирования биоразнообразия нас, конечно же, будут интересовать процессы истинного видообразования. Во-первых, внезапное (скачкообразное, сальтационное) видообразование наблюдается в результате мутаций и сокращения сроков действия репродуктивных изолирующих механизмов. Оно связано с быстрой перестройкой генома. Например, при полиплоидии возникновение нового, генетически изолированного от остальных особей вида, может произойти в течение считанных минут (в результате переопыления у растений) или, как максимум, в течение одного поколения. Таким путем возникли многие широко известные полиплоидные растения — картофель, белый клевер, люцерна, тимopheевка и др. Во-вторых, при гибридизации сравнительно близких видов также возможно объе-

динение геномов — подобным образом получены аллоплоидные формы шелкопрядов или редько-капусты. В-третьих, на дрозофилах получены данные о возможности образования новых форм в результате фрагментации или слияния хромосом (Алтухов, 1983). Во всех случаях такие особи, уже не относящиеся к старому и еще не образовавшие нового вида, называют формами видового ранга (по К.М. Завадскому) — для их превращения в реальный вид необходимо достаточно длительное время и значительное число поколений. То есть, должен существовать процесс перехода от немногих особей к отдельным мелким группам и далее к крупным таксономическим единицам. В данном случае нам представляется вполне приемлемым такой путь формирования биоразнообразия:

В ходе эволюции процесс расширения видового разнообразия гораздо чаще идет в виде постепенного формообразования. А.В. Яблоков и А.Г. Юсуфов (1989) приводят такие примеры скорости образования новых подвидов (табл. 7).

Таблица 7

Наиболее изучен процесс аллопатрического (географического) видообразования, который складывается из четырех стадий:

- 1) разделение исходного генофонда на две и более изолированные группы (изоляция);
- 2) независимая эволюция двух и более генофондов (дифференциация);
- 3) повторное слияние;
- 4) конкуренция между новыми генофондами.

Процесс изоляции двух и более скрещивающихся между собой популяций может начаться либо из-за изменений среды, приводящей к сокращению ареала вида, либо при географическом расселении. Но изоляция не является достаточным условием для такого пути видообразования. В процессе дифференциации две изолированные друг от друга популяции развиваются в разных направлениях и постепенно становятся морфологически или физиологически различными, между ними прерывается обмен генетической информацией. В ходе приспособления к новым условиям существования углубляется дивергенция признаков, возникают генетические различия и постепенное накопление собственного набора генов. Такое состояние может быть охарактеризовано как образование подвидов. О возникновении нового вида можно говорить лишь тогда, когда вместо одного родительского выделяются два и более различающихся генных комплекса, причем новые виды должны иметь признаки, обеспечивающие репродуктивную изоляцию даже при повторном слиянии, когда все географические преграды разрушены.

Достаточно редко встречается так называемое парапатрическое видообразование, которое происходит путем возникновения уникальных в генетическом отношении организмов — как правило, малоподвижных или неподвижных (у растений, роющих грызунов или нелетающих насекомых). О. Солбриг и Д. Солбриг (1982) приводят пример популяций слепыша *Spalax ehrenbergi* L., обитающих в Европе и представляющих комплекс близкородственных форм, различающихся по числу хромосом и по некоторым физиологическим особенностям. Парапатрическое видообразование связывают с расселением на новые территории, которые экологически мало отличимы от род-

ной. Репродуктивная изоляция, порождаемая хромосомными и экологическими различиями, затем усиливается в результате развития способности к распознаванию разных хромосомных рас, которые могут скрещиваться между собой, но, как и следовало ожидать, такие гибриды обладают пониженной жизнестойкостью и плодовитостью. Такая способность к распознаванию приводит к отсутствию обмена генами, т. е. репродуктивная изоляция сопровождается и генетической. В то время как при аллопатрическом видообразовании дифференциация предшествует развитию изоляции, при парапатрическом оба процесса происходят практически одновременно.

В случае если репродуктивная изоляция предшествует дифференциации, либо когда она возникает в пределах одной популяции или одного ареала, то имеет место симпатрическое видообразование — процесс образования нового вида идет внутри прежнего вида-основателя или на его территории обитания. Следовательно, изоляция проявляется прежде всего на уровне генетических различий. Симпатрическое видообразование трудно отличить от парапатрического (их зачастую рассматривают как один и тот же процесс), поскольку очень редко удастся установить временную последовательность возникновения изоляции и дифференциации. Наиболее частый путь видообразования — аллопатрическое.

Аллопатрическое, парапатрическое и симпатрическое видообразования представляют собой разные способы, с помощью которых популяции, уже адаптированные к существующему набору абиотических и биотических факторов, расширяют возможности распространения и дают начало другим популяциям, приспособленным к иным условиям и репродуктивно изолированным от своих предков. Очевидно, что любое видообразование увеличивает биоразнообразие.

В историческом (филогенетическом) аспекте путь образования нового вида на два и более от одного предка называют также дивергентным, а в результате гибридизации двух уже существующих видов — гибридогенным.

У птиц и рыб преобладающим путем видообразования является аллопатрическое; а у растений и некоторых беспозвоночных нередко случаи видообразования, связанные с хромосомными перестройками.

В основном новые виды образуются не из самых высоко-развитых, а из более простых по организации, то есть процессу эволюции и видообразования свойственен так называемый биологический прогресс. Несмотря на значительную разницу в строении, функциях и др., организмы из разных таксономических групп успешно сосуществуют, образуя сложнейшие биоценозы и экосистемы. Следовательно, можно говорить о том, что всем им сопутствует успех в борьбе за существование и в адаптациях к реальным условиям. Однако в каждый момент эволюции одна группа может оказаться весьма многочисленной и широко расселенной, а через какой-то промежуток времени — в гораздо худших условиях и даже на грани вымирания.

Для сравнительной оценки успеха в борьбе за существование критериями «биологического прогресса» могут быть:

- а) увеличение численности данной группы;
- б) расширение ареала;
- в) увеличение числа дочерних групп в составе более крупной таксономической единицы: подвидов и популяций в виде, видов в роде, родов в семействе и т. д.

Категория «а» показывает, что данная группа находится в состоянии биологического прогресса (биологического процветания), категория «б» — на пути к нему; категория «в» означает необходимость дальнейшей адаптации для группы, прошедшей пик своего процветания.

Процесс формирования и расширения биоразнообразия может охватывать все три категории, три направления биологического прогресса. Расширение экологических и сохранение эволюционных перспектив наблюдается в том случае, если та или иная группа организмов приобретала и накапливала необходимые адаптации, реализуемые на любом уровне структурной и физиолого-биохимической организации.

В соответствии с правилом необратимости эволюции Л. Долло, в процессе исторического развития невозможен возврат какой-либо группы к прежнему состоянию. Это означает, что вновь возникающие виды никогда не бывают сходными с существовавшими прежде — то есть среди нынешних видов нет ни одного, полностью аналогичного какому-то вымершему. Одинаковые виды не могут возникнуть дважды — против

такой возможности свидетельствует крайне малая вероятность возникновения двух идентичных генотипов.

Вполне возможно, что в сформировавшейся биосфере Земли (примерно в последние 0,5 млрд лет) действует правило В.Г. Горшкова о константности числа видов в ходе эволюции: число зарождающихся видов в среднем равно числу вымерших, а общее видовое разнообразие в биосфере близко к постоянной величине. Это правило согласуется с законом В.И. Вернадского о константности количества живого вещества на планете для данного геологического периода.

По А.В. Яблокову и А.Г. Юсуфову (1989), вымирание видов представляет собой обычный и закономерный эволюционный процесс. Смена видов, менее организованных и хуже приспособленных к окружающей среде на лучше адаптированные, в естественных условиях всегда шла постепенно и неравномерно, но на протяжении длительных геологических промежутков времени скорость вымирания видов примерно соответствовала скорости видообразования. Сочетание разнообразных жизненных факторов, скоординированное с развертыванием генетической программы, всегда давало в прошлом и дает видам либо шанс на дальнейшее существование, либо определяет «природную необходимость» их замены и исчезновения. Однако изменения экосистем, обусловленные человеческой деятельностью, ведут не только к ускоренному исчезновению многих видов, но и к относительно быстрому видообразованию в рамках небольшого числа таксономических групп (Реймерс, 1994). По Б.С. Кубанцеву и Е.К. Марковой (1998), в результате антропогенных воздействий возникает разнонаправленный микроэволюционный процесс, ведущий к повышению внутривидового и территориального разнообразия. Действие искусственного отбора, видимо, гораздо динамичнее по сравнению с естественными формами, и эколого-эволюционные преобразования видов могут происходить за сравнительно небольшие промежутки времени. Следовательно, по числу возникающих видов, т. е. скорости формирования видового разнообразия, можно было бы судить о темпах эволюции.

По Э.И. Колчинскому (1990), нарастающая диверсификация (рост разнообразия) органических форм является одной из основных тенденций в эволюции биосферы, а увеличение

генофонда соответствует темпам роста информационной емкости биосферы. В то же время ускоренное уничтожение видов ведет к негативным и зачастую необратимым процессам в биосфере — снижению численности, биомассы, продуктивности и информационного пула, а в конечном счете к смене характера аккумуляции солнечной энергии в поверхностных оболочках Земли (Реймерс, 1994).

Все три главных способа возникновения видов (алло-, сим- и парапатрическое) представляют собой процесс дивергенции, сопровождающийся разделением генофонда. Но сам процесс такого разделения не приводит к возникновению новых признаков — просто изменчивость, существовавшая внутри вида, становится межвидовой и в процессе эволюции закрепляется в генотипе и потомстве. При гибридизации (и соответственно при гибридогенном образовании) в популяцию вносятся новые гены, и этот процесс усиливает вероятность генетических изменений. Вопрос заключается в том, чтобы определить, какого уровня должна достигнуть степень гибридизации между двумя популяциями, чтобы их можно было бы отнести к одному, а не к двум разным видам. Такая дилемма остается в современной биологии далеко не разрешенной до сих пор.

Рассматривая процесс видообразования, следует принимать во внимание не только репродуктивную изоляцию, но также естественный отбор и дрейф генов. Любой механизм, ограничивающий поток генов, считается благоприятным для видообразования (О. Солбриг, Д. Солбриг, 1982), причем обратное положение, что видообразование будет происходить во всех случаях, когда поток генов ограничен, неверно (см. «концепцию минимальной жизнеспособной популяции»). Когда на две популяции действуют разные селективные силы (факторы отбора), то популяции обычно дивергируют генетически, а тем самым физиологически и морфологически. Обмен генами замедляет процесс дивергенции вследствие непрерывного образования промежуточных форм. При недостаточной интенсивности отбора образование двух обособленных популяций маловероятно, а вот при интенсивном отборе образование резко разграниченных популяций возможно и достаточно часто происходит в реальности.

В истории органического мира, несомненно, встречались периоды нарастания и сокращения биоразнообразия. По дан-

ным палеонтологической летописи, богатство флоры и фауны в разные геологические эпохи сильно менялось. По В. Гранту (1980), в докембрийском периоде (670 млн лет до н. э.) доминировали беспозвоночные животные с мягким телом — кишечнополостные и кольчатые черви. На протяжении кембрия и силура (590—438 млн лет до н. э.) процветали морские беспозвоночные уже с твердой раковиной.

Максимальный расцвет наблюдался:

- у панцирных рыб — в девоне (408 млн лет до н. э.);
- у хрящевых рыб — в карбоне (360 млн лет до н. э.);
- у насекомых — с позднего карбона до кайнозоя (290—65 млн лет до н. э.);
- у костных рыб — в триасе и кайнозое (248—20 млн лет до н. э.);
- у амфибий — с середины карбона до триаса (300—248 млн лет до н. э.);
- у рептилий — с пермского до мелового периода (286—144 млн лет до н. э.);
- у млекопитающих и птиц — от кайнозоя (65 млн лет до н. э.) до современности.

Расцвет и угасание крупных таксонов, как и отдельных видов, — естественный эволюционный процесс, который сопровождает изменение условий среды на всей планете и в ее крупных регионах. Массовое вымирание в конкретные геологические эпохи связано прежде всего с эндогенными причинами: тектонической деятельностью, горообразованием, колебаниями уровня Мирового океана, глобальными обледенениями. Не исключено, однако, что в локальных масштабах смена состава биоты могла быть объяснена чисто биологическими причинами — например, межвидовой конкуренцией. К примеру, эволюция семейства Equidae (лошади): с момента появления первого вида и до наших дней из 18 родов 17 уже вымерло (90 % всех видов). В настоящее время семейство представлено только одним родом Equis и восемью видами (зебры, кулан, осел, лошадь Пржевальского и др.), которые в большинстве своем стали синантропными.

В истории наземных четвероногих отмечались три крупнейших эпохи массового вымирания: в конце пермского, в середине юрского и в конце мелового периодов. Среди морских

животных подобное наблюдалось также в конце пермского, на рубеже триасового и юрского периодов, на рубеже мелового и третичного периодов. Кроме того, в конце пермского периода вымерло большинство амфибий и рептилий.

В меловом периоде произошло бурное развитие покрытосеменных растений, сопровождавшееся появлением многочисленных групп насекомых-опылителей. Однако в тот же период окончательно вымерли динозавры. Конец третичного периода (плиоцен) и начало четвертичного (плейстоцен) характеризовались ухудшением климата и очередным обновлением биоты. Произошло массовое вымирание млекопитающих, доминировавших на суше в течение всего третичного периода, причем фауна северных материков пострадала сильнее по сравнению с тропиками и южными широтами.

Многочисленные палеонтологические данные неопровержимо свидетельствуют о смене форм животных и растений на планете. Согласно теории катастроф Жоржа Кювье, причиной вымираний были периодически происходившие крупные геологические катастрофы, переходившие в экологические — флора и фауна уничтожались на значительных территориях, которые впоследствии заселялись видами, проникавшими из соседних областей (Грушевицкая, Садохин, 1998).

Однако после каждой экологической катастрофы различного масштаба (последователи Кювье, крупнейшего палеонтолога XIX века, насчитывали их в истории Земли 27), органический мир Земли каждый раз обновлялся, период сокращения биоразнообразия сменялся ростом числа видов, что означало ускорение темпов эволюции (Пианка, 1981). За ступенчатым вымиранием живых организмов следовал период низкого таксономического разнообразия, который сменялся временем возрастания БРО. По-видимому, рост ландшафтного (экосистемного) разнообразия в результате природных катастроф предшествовал увеличению видового и генетического разнообразия для большинства классов, семейств и родов.

Тема 3. Биоразнообразие и устойчивость экосистем

В современной экологии сложились достаточно прочные представления о близкой взаимосвязи биоразнообразия с устойчивостью экосистем и биосферы в целом.

В концепции биосферы В.И. Вернадского впервые сформулировано положение о важнейшей роли живых организмов в формировании и поддержании физико-химических свойств геосред Земли, а биосфера рассматривается как единая и целостная функциональная система, в которой реализуется взаимодействие экологических и биологических процессов.

Такое единство обеспечивается высокой химической активностью живых организмов, их подвижностью, способностью к самовоспроизведению и эволюции. В поддержании жизни как планетарного явления важнейшее значение имеет разнообразие форм живых организмов, отличающихся спектром потребляемых эссенциальных веществ и выделяемых в окружающую среду продуктов своей жизнедеятельности (Шилов, 2000). Сам В.И. Вернадский писал, что участие каждого отдельного организма в истории Земли ничтожно мало, но они, обладая высоким репродуктивным потенциалом, активно взаимодействуют со средой обитания и представляют глобальный фактор развития и преобразования поверхностных оболочек Земли.

Многообразие форм жизни определяет уникальные свойства биосферы как системы, гомеостаз которой поддерживается на всех уровнях организации живой материи. Функциональная взаимосвязь биологических систем разных уровней (клеток, особей, видов и популяций и т. д.) превращает дискретные формы жизни в объединенную глобальную систему, какой является биосфера (Шилов, 2000).

Живые организмы бесконечно разнообразны, повсеместно распространены, обладают сложившейся в ходе эволюции высокой биохимической избирательностью и на протяжении многих поколений осуществляют биотические круговороты в экосистемах. Можно с большой вероятностью утверждать, что именно биологическое разнообразие стало основой формирования и осуществления устойчивых биогеохимических циклов в биосфере Земли.

Поскольку обмен веществ каждого вида строго специфичен, то разнообразие видов на каждом трофическом уровне (продуценты, консументы, редуценты) имеет огромное значение для экосистем. Специфичность обмена веществ обеспечивает максимальную эффективность в использовании источников и форм энергии, трансформации веществ на различных этапах биотического круговорота. Многообразие организмов, выполняющих сходные функции в экосистемах, существенно повышает надежность и устойчивость потоков вещества и энергии в пищевых цепях. Если какой-то вид выпадает из экосистемы, его экологическая ниша и соответствующее место в преобразовании вещества и энергии за достаточно короткое время замещается аналогичными видами из того же трофического уровня (как мы видим, пословица «свято место пусто не бывает» вполне применима и в экологии).

По В.Е. Соколову и И.А. Шилову (1989), на уровне единичного организма осуществляется обмен веществ с окружающей средой и адаптация к ней; на уровне популяций — устойчивое воспроизведение вида и его участие в биогенном круговороте; на уровне экосистем и биогеоценозов поддерживается устойчивый круговорот веществ; на уровне биосферы осуществляется глобальный круговорот вещества и энергии и реализуется средообразующая и средорегулирующая функция живого вещества.

Необходимо рассмотреть возможные пути влияния биоразнообразия в качестве стабилизирующего фактора для экосистем. Во-первых, по мере развития биотических сообществ они насыщаются большим числом видов, что приводит к усложнению межвидовых отношений и увеличению числа действующих биотических факторов. Такой рост количества видов числа видов в сообществе способствует более или менее равномерному распределению эффекта воздействия экологических факторов между отдельными видами, т. е. повышению общей стабильности сообществ.

Во-вторых, благодаря видоспецифичности питания увеличение числа видов в биоценозах определяет максимально эффективное использование ресурсов на каждом трофическом уровне и в конечном счете повышает эффективность биотического круговорота и минимизацию не используемого вещества в нем.

В-третьих, увеличение числа видов ведет к многократному дублированию энергетических потоков и более равномерному распределению энергии между особями и видами. При большем числе видов с различным биохимическим составом и обменом веществ достигается более эффективное использование потоков вещества и энергии в биогеохимических циклах. Не случайно И.А. Шилов (2000) называет увеличение видового разнообразия «гарантийным механизмом» надежности глобального биотического круговорота. На наш взгляд, именно из этого следует исходить при конструировании искусственных экосистем.

В то же время вполне возможно, что фактор биоразнообразия играет определенную роль и в эволюции экосистем. Еще Ч. Дарвином показано, что первостепенным условием возникновения внутривидового и межвидового разнообразия является естественный отбор. Известно достаточно много генетических и экологических процессов, ведущих к возникновению и поддержанию внутривидового полиморфизма (генетической гетерогенности популяций). Но уже в трудах А. Уоллеса (в XIX веке) и С. Эмерсона (в XX веке) показано, что естественный отбор в той или иной форме может действовать и на уровне экосистем и является главным условием поддержания их качественного разнообразия. Смысл данного положения заключается в том, что в процессе отбора экосистем сохраняются сложнейшие комплексы взаимосвязей видов и популяций с конкретными местообитаниями, и сам отбор может быть направлен на выработку единого механизма приспособляемости к конкретным условиям среды — таким, к примеру, является понижение испаряющей поверхности растений в пустынях. При всей правдоподобности гипотезы естественного отбора среди целых экосистем она разделяется далеко не всеми исследователями. Неясно также, способствует ли такой отбор повышению видового разнообразия и биопродуктивности экосистем, степени утилизации энергии и других общих параметров в них (Яблоков, Юсуфов, 1989).

Известно, что количественные характеристики видового разнообразия претерпевают закономерные изменения в процессе сукцессии: на ранних стадиях развития экосистем оно небольшое и растет по мере приближения к зрелости, вновь снижаясь в климаксе. В большинстве растительных и в некото-

рых животных сукцессиях максимум видового разнообразия достигается до наступления климакса. Но снижение разнообразия видов не означает уменьшения его экологической значимости. Разнообразие видов формирует сукцессию и ее направленность, обеспечивает заполненность реального пространства живыми формами, т. е. значение биоразнообразия функционально как в статике, так и в динамике. Там, где разнообразие видов недостаточно для формирования экосистемы, а сама среда резко нарушена, сукцессия вообще не достигает фазы климакса и приостанавливается на ранних стадиях развития (Степановских, 1999).

Т.А. Акимова и В.В. Хаскин (1999) приводят ряд закономерностей, важных для функционирования экосистем:

- 1) чем разнообразнее условия биотопов в пределах экосистемы, тем больше видов содержит ее биоценоз;
- 2) чем больше видов содержит экосистема, тем меньше особей насчитывают видовые популяции, и наоборот. Например, в экосистемах с малым видовым разнообразием (пустынях, сухих степях, тундре) доминирующие популяции, как правило, достигают большой численности;
- 3) чем выше уровень разнообразия биоценоза, тем больше общая устойчивость экосистемы: биоценозы с малым разнообразием подвержены значительным флуктуациям численности доминирующих видов и в силу этого могут легко подвергнуться разрушению, например, при природных катаклизмах;
- 4) эксплуатируемые человеком экосистемы с одним или немногими разводимыми видами, неустойчивы во времени и пространстве и не обладают способностью к самоподдержанию;
- 5) при исчезновении группы организмов или целого вида в экосистеме все биотическое сообщество может сильно измениться или даже разрушиться. Но чаще бывает, что на месте исчезнувшего вида появляется новый, выполняющий в экосистеме сходные функции (в соответствии с принципом экологического дублирования).

На глобальном уровне может быть сформулирован закон целостности биосферы (Коробкин, Передельский, 2001), ко-

торый гласит: трансформация атомов (биогенная миграция) между отдельными компонентами биосферы связывает их в единую материальную систему, в которой изменение любого звена влечет за собой сопряженное изменение всех остальных структурных единиц. Целостность биосферы определяется непрерывным обменом веществом и энергией между составными частями. В то же время биохимическая энергия живого вещества является основной движущей силой различных процессов в биосфере, на которые в процессе эволюции оказывают влияние как аллогенные (внешние — геологические, климатические, космические и др.), так и автогенные (внутренние) факторы, обусловленные развитием самого живого вещества.

Благодаря взаимодействию этих факторов на планете и сформировалось биологическое разнообразие, причем оно продолжает развиваться и совершенствоваться за счет определенного резерва в эволюции сообществ. Одним из главных теоретических выводов современной экологии является положение о том, что при любом воздействии на биосферу — природном или антропогенном — сохранение устойчивого динамического равновесия в биосфере обеспечивается за счет деятельности биоты и сохранения ее биологического разнообразия.

Следовательно, разнообразие живых организмов биоценозов, экосистем и биосферы выступает как важнейший механизм поддержания целостности и устойчивости экосистем и биосферы. Именно поэтому столь актуальна проблема сохранения биоразнообразия как в глобальном, так и локальном масштабе — на всей планете и в любом регионе.

Тема 4. Основные законы, правила и принципы, связанные с биоразнообразием ¹

Основные законы, правила и принципы, в той или иной степени связанные с проявлением биоразнообразия, можно разделить на несколько групп. Начать необходимо, конечно же, с законов функционирования любых, а не только биологических систем.

Закон необходимого разнообразия: никакая система не может быть сформирована из абсолютно одинаковых элементов. Общее число функциональных элементов должно быть именно таким, сколько необходимо для устойчивого существования. Создание такой биологической системы маловероятно: это подтверждается тем фактом, что даже так называемая монокультура в сельскохозяйственном производстве таковой, строго говоря, не является — в ней всегда можно встретить сорные растения, животных-вредителей, микроорганизмы поверхностного слоя почвы и т. д.

Этот закон дополняется **законом Винера-Шеннона-Эшби:** для устойчивого существования кибернетической (в том числе биологической) системы необходимо, чтобы она обладала внутренним разнообразием, требуемым для блокирования любых внешних и внутренних возмущений. Если рассматривать Землю и ее биосферу как глобальную экосистему, то факторами внешнего воздействия могут быть:

- форма земного шара, его движение вокруг Солнца и своей оси, что обуславливает широтное и сезонное поступление энергии, являющейся главным источником поддержания жизни;
- распределение солнечной энергии по земной поверхности, детерминированное астрономическими факторами, характеризует разнообразие климата, и т. д.

¹ По материалам книги Н.Ф.Реймерса «Экология. Теории, законы, правила, принципы и гипотезы» (1994) и его же словаря-справочника «Природопользование» (1990). В данном разделе рассматриваются те или иные положения, не вошедшие в другие темы и не рассматриваемые в них.

Факторами внутреннего воздействия, определяющими развитие биосферы, следует считать соотношение суши и водных масс, эволюционно сложившуюся структуру самой биосферы и др.

Вторая группа закономерностей — принципы взаимосвязей «биотоп — биоценоз» — представлена в табл. 8:

Таблица 8

Третью группу закономерностей можно рассматривать в связи с взаимодействием экологических условий. Вначале упомянем два **правила Жаккара**: 1. Видовое богатство территорий

пропорционально разнообразию экологических условий. 2. Экологическое разнообразие возрастает с увеличением рассматриваемого пространства и падает с возрастанием однообразия условий. Из этого следует, что чем разнообразнее условия обитания, тем больше и видовое богатство — то есть видовое и экосистемное разнообразие тесно взаимосвязаны.

С этим положением согласуются: **правило Монара** — в однородных условиях и на ограниченной территории род представлен, как правило, только одним видом; **принцип экологической компрессии** — увеличение числа видов не лимитирует возможность проникновения их в большее число местообитаний, но при этом снижает число особей каждого вида.

Организмы занимают новые экологические ниши благодаря наличию у них свойства генетической преадаптации: это означает, что возможность приспособления любого живого организма заложена в генотипе, и его реализация обусловлена наследственно закрепленной нормой реакции, не связанной непосредственно с взаимодействием генотипа с окружающей средой. Такое свойство обусловлено практической неисчерпаемостью генетического кода, и среди различных вариантов генов наверняка найдутся пригодные для адаптации.

Процесс формирования и освоения экологических ниш облегчается генетическим разнообразием организмов. **Закон генетического разнообразия** гласит: все живое генетически различно и имеет тенденцию к увеличению биологической разнообразности. Это означает, что в природе крайне маловероятно существование двух генетически идентичных особей (исключения составляют однайцевые близнецы, немутулирующие клоны, вегетативные линии). Практическое отсутствие в природе двух одинаковых видов или особей означает признание внутривидового, внутрипопуляционного и межвидового разнообразия. В силу этого Л.Г. Раменским сформулировано **правило экологической индивидуальности**: каждый вид специфичен по экологическим возможностям адаптаций; в силу множественности экологических условий не существует двух идентичных видов или двух одинаковых особей. Это равнозначно тому, что каждая особь обладает индивидуальной (генетически предопределенной), и экологической индивидуальностью. Экологическая специфичность видов подчеркнута и в **экологической**

аксиоме Чарльза Дарвина: каждый вид адаптирован к строго определенным и специфичным условиям существования, т. е. к экологической нише. Однако первичность генетической детерминированности особей отмечена в **правиле соответствия условий среды генетической программе организма:** вид и организм могут существовать до тех пор и постольку, пока окружающая среда соответствует генетическим возможностям приспособления к изменению внешних условий. Например, невозможность для человека дышать в водной среде, не заложенная генетически, очевидна, и такую адаптацию выработать практически нереально.

Следует отметить и сформулированные Н.Ф. Реймерсом (1990) с применением популярных афоризмов **принципы видового обеднения (замещения)** — основные закономерности, осуществляющиеся при нарушениях видового разнообразия внутри экосистем.

Принцип консорционной целостности: с исчезновением вида, образующего консорцию, исчезают и многие компоненты, не входящие в другие консорции или другие экосистемы («Никто не гибнет в одиночку»).

Принцип биологического замещения: вновь внедрившийся в экосистему вид, вырабатывая свою экологическую нишу, сужает возможности менее конкурентоспособных видов и тем самым ведет к их вытеснению или исчезновению; видоизменяет экологические ниши близких по потребностям видов, создавая предпосылки для сокращения их численности или для своего массового размножения (поведение «незваного гостя»). При этом меняется все сообщество, включая формы, как будто и не связанные с внедрившимся видом. В результате смещается динамическое равновесие в системе и нарушаются внутренние и внешние связи.

Принцип смены трофических цепей — исчезнувшая или разрушенная трофическая цепь (или сеть) видов сменяется цепью их эколого-энергетических аналогов, что позволяет экосистеме усваивать и перерабатывать поступающую энергию, даже и с меньшей эффективностью («экосистема не терпит пустоты»).

Принцип неопределенности хозяйственного значения смены видов — при замене трофических сетей вновь проникающие

в систему или возникающие в ней виды могут быть как желательными, так и нежелательными в хозяйственном, медицинском, ветеринарном отношении («старый друг лучше новых двух»). Это означает известную осторожность также при вселении и акклиматизации новых видов в сложившиеся экосистемы без продуманного биологического обоснования.

При организации особо охраняемых природных территорий интересно применение **закона обеднения разнородного живого вещества в островных сгущениях**, предложенного Г.Ф. Хильми: индивидуальная система, действующая в среде с уровнем организации более низким, чем собственный уровень, обречена — постепенно теряя свою структуру, она через некоторое время должна раствориться в окружающей среде. Из этого закона вытекают два следствия: 1) для осуществления охраны исчезающих видов и редких биотических сообществ необходима достаточно обширная территория; 2) любые сложные биотические сообщества, сохраненные на незначительных пространствах, обречены на постепенную деградацию.

С расширением биоразнообразия в экосистемах может быть связан **закон максимального использования энергии** Г. и Ю. Одумов: в соперничестве с другими системами выживает и сохраняется та из них, которая наилучшим образом использует поступающую энергию — то есть преимущество имеют системы с максимальным КПД и минимумом рассеиваемой энергии. С этой целью любая система:

- создает хранилища энергии с оптимальным режимом ее использования, т. е. вариантами накопления и извлечения. В живых организмах подобные функции выполняют крахмал у растений, гликоген у беспозвоночных, АТФ у высших животных и человека;
- затрачивает накопленную энергию на поддержание жизнедеятельности и обеспечение поступления новых порций энергии;
- создает механизмы регулирования, поддерживающие устойчивость системы и способность адаптации к изменяющимся условиям;
- налаживает с другими системами обмен, необходимый для обеспечения потребностей в энергии других типов.

Тема 5. Количественная оценка биоразнообразия

В биологии и экологии почти всегда под биологическим разнообразием понимается видовое богатство, подразумевая при этом, что все виды имеют право на существование и представляют реальную потенциальную либо экономическую ценность для человека. Действительно, видовое разнообразие достаточно объективно отражает сложность сообществ и экосистем, и при любых воздействиях на них происходит перестройка видовой структуры (Одум, 1975).

По Э. Мэггран (1992), существуют по меньшей мере два основных направления, две области применения количественных характеристик БРО:

- 1) во всех природоохранных мероприятиях и оценках принимается в качестве аксиомы, что богатые видами биотические сообщества всегда предпочтительнее обедненных — многочисленные факты указывают на тесную, но далеко не однозначную связь видовой структуры с биомассой, продуктивностью, стабильностью и устойчивостью экосистем (Бигон и др., 1989);
- 2) мониторинг окружающей среды, основанный на методах биоиндикации, исходит из корреляции уровня загрязнения со снижением БРО или изменением характера распределения сообществ в пространстве.

В обоих случаях биоразнообразие характеризует степень благополучия экосистем. Но при экологическом мониторинге используют множество индексов и моделей распределения видового обилия, а в природоохранной деятельности практически все внимание уделяется видовому богатству. Обычными сферами применения разных количественных характеристик биоразнообразия являются:

- а) изучение разнообразия местообитаний и распределения экологических ниш, т. е. разнообразия ресурсов, используемых отдельным организмом или видом. Подобно видовому разнообразию, эти формы можно измерять с помощью простых индексов видового богатства;
- б) изучение степени изменения видового состава между участками, сообществами или вдоль средовых градиен-

тов, что описывается при помощи характеристик сходства и различия.

Идея введения различных индексов («species diversity») — охарактеризовать и смоделировать многокомпонентную структуру сообществ с тем, чтобы наиболее полно сравнивать их между собой (Терещенко и др., 1994). Индексы, предлагаемые для оценки биоразнообразия, должны отвечать определенным требованиям:

1. Небольшие изменения обилия массовых видов, появление и исчезновение редких видов не должны влиять на величину индекса.
2. Показатель БРО не должен зависеть от параметров, дифференцированно характеризующих разные виды, т. е. индекс должен относиться ко всем видам равноценно.
3. Индекс должен иметь экологическую интерпретацию и обладать приемлемыми статистическими свойствами, т. е. простотой в понимании и расчетах.
4. Вклад отдельных видов в величину индекса должен быть пропорционален их обилию.

Среди общего числа видов, образующих какой-либо трофический уровень или сообщество, некоторые могут преобладать по численности, биомассе, продуктивности — их называют *доминирующими*, и, напротив, виды с минимальными показателями являются *редкими*. Возможен случай, когда доминантные виды отсутствуют, и целый ряд видов обладает определенным обилием и достаточно равномерным распределением по тем же значимым признакам (численности и др.) — тогда говорят о «выравненности» (равномерном распределении) видов в структуре сообщества. На показателях доминирования или выравниваемости чаще всего основан расчет тех или иных индексов.

Под видовым богатством обычно понимается либо общее число видов, либо отношение числа видов к общему числу особей, площади (в наземных экосистемах) или объема (в водных экосистемах). Выравненность же демонстрирует относительное распределение особей. Так, две биологические системы, состоящие из 100 особей, принадлежащих к 10 видам (т. е. одинаковое видовое богатство), могут иметь различное распределение: в случае, если 91 особь принадлежит к одному виду, а остальные 9 — к девяти различным видам, то говорят о максимальном доми-

нировании и минимальной выравненности; если каждый из 10 видов представлен десятком особей, то это соответствует максимуму выравненности и отсутствию доминирования.

Для количественной оценки видового (альфа) разнообразия обычно используют два подхода:

- 1) построение кривых относительного обилия или доминирования-разнообразия;
- 2) расчет индексов, представляющих различные математические выражения. По В.В. Снакину (2000), индексы видового разнообразия — это соотношения между числом видов и каким-либо показателем, имеющим значимость для сообщества и экосистемы — численностью, биомассой, продуктивностью и др.

Известно, что число обитающих видов в целом возрастает с расширением территории (правило Жаккара, см. тему 4), на видовое богатство влияет разнообразие местообитаний и время эволюции экосистем, в течение которого происходит заполнение и специализация экологических ниш. Как показано в теме 1, видовое богатство в целом растет при продвижении от высоких широт к экватору; оно всегда выше на орошаемых землях по сравнению с богарными и снижается в сообществах, подверженных стрессовым воздействиям и в стареющих экосистемах при относительно стабильных условиях обитания. В северных широтах и тропических областях с чередованием дождливых и сухих сезонов обычно существование немногих доминантных видов с высокой численностью и редких видов с малым числом особей.

Количественные характеристики видового разнообразия можно условно разделить на три основные категории:

- 1) индексы видового богатства, отражающие число видов в определенной выборке и их распределение. Если сообщество ограничено во времени и пространстве, а составляющие его виды определены и подсчитаны, то видовое богатство характеризует БРО лучше всего. Но когда речь идет не о сообществе в целом, а какой-то его части (выборке), то необходимо указывать не только общую численность видов, но и их отношение к общему числу особей, к определенной биомассе, к определенной плотности вида и т. д.
- 2) модели видового обилия, которые описывают распределение обилия видов от ситуаций с высокой вырав-

ненностью до тех случаев, когда численность в пространстве сильно колеблется (например, при равномерном или пятнистом распределении особей в сообществе). В этом случае разнообразие сообщества может быть лучше всего описано моделью, которая основана на реальном распределении;

- 3) индексы, основанные на относительном обилии видов — в них объединяются показатели видового богатства и выравненность. Именно к таким относят широко распространенные индексы Шеннона, Симпсона и др.

Видовое богатство и выравненность обилий видов относят к оценке альфа-разнообразия. Видовое богатство отражает разнообразие ограниченного во времени и пространстве сообщества: число составляющих видов и их плотность.

К первой категории можно отнести следующие индексы:

а) индекс Глисона — отношение общего числа видов S к натуральному логарифму общего числа особей N :

$$; \quad (5.1.)$$

б) индекс видового богатства Симпсона — отношение общего числа видов S к числу особей какого-то одного вида N ; иногда выражается как $S/100$ особей или $S/1000$ особей:

$$; \quad (5.2.)$$

в) индекс встречаемости — отношение числа проб, в которых обнаружены особи исследуемого вида к общему числу проанализированных проб.

Кроме того, Э. Мэгарран (1992) приводит еще несколько вариантов индексов:

г) индекс разнообразия Маргалеффа:

$$D_{Mg} = ; \quad (5.3.)$$

д) индекс Менхиника:

$$D_{Mn} . \quad (5.4.)$$

В обеих этих индексах:

S — число выявленных видов;

N — общее число особей всех видов.

Ко второй категории относят расчет и соответствующее графическое построение так называемого лог-распределения, требующего достаточно сложного математического аппарата.

Индексы, основанные на относительном обилии видов (третья категория индексов), учитывают одновременно и выравниженность, и видовое богатство. Сюда относят информационно-статистические индексы и индексы доминирования:

а) индекс доминирования — доля (в %), которую составляет обилие исследуемого вида по отношению к суммарному обилию всех сравниваемых между собой видов в изучаемом материале.

б) индекс Шеннона-Уивера $\bar{H} = - \sum p_i \cdot \ln p_i$,

где $i = 1, 2, 3 \dots S$ (то есть количество видов),

p_i — относительное обилие i -го вида, иногда встречается в виде формулы:

$$; \quad (5.5.)$$

в) индекс Бриллюэна:

$$, \quad (5.6.),$$

а его выравниженность E по формуле:

$$; \quad (5.7.)$$

г) индекс доминирования по Симпсону имеет формулу:

$$C = \quad \text{или} \quad C = \quad , \quad (5.8.)$$

а индекс разнообразия:

$$D_s = \quad , \text{ или } D_s = \frac{1}{\sum \left(\frac{n_i}{N}\right)^2}, \text{ или } D_s = \frac{1}{\sum (p_i)^2} \quad , \quad (5.9.)$$

где p_i — доля особей одного вида, равная отношению числа особей одного вида n_i к общему количеству особей N ;

д) мера разнообразия Макинтоша U не является индексом доминирования, этот показатель рассчитывается по формуле:

$$U = \sqrt{\sum n_i^2}. \quad (5.10.)$$

Из него можно рассчитать меру доминирования D , не зависящую от объема выборки:

$$D = \frac{N - U}{N - \sqrt{N}} \quad (5.11.)$$

и соответственно выравненность:

$$D = \frac{N - U}{N - N/\sqrt{S}}. \quad (5.12.)$$

И индекс разнообразия по Симпсону, и индекс Шеннона принимают максимальное значение при равенстве долей всех видов в сообществе, т. е. при максимальной выравненности. Если же доля какого-то одного вида (в случае доминирования) стремится к 1, а всех остальных — к нулю, то оба показателя также стремятся к нулю. С увеличением числа видов S в сообществе максимальные значения обоих показателей, в особенности индекса H , увеличиваются. В то же время считается, что индекс Симпсона обычно придает большее значение постоянно встречающимся, обычным видам, а индекс Шеннона увеличивает значимость редких видов. Поэтому для получения характеристик, не зависящих от числа видов, прибегают к нормированию путем деления на максимальное значение того или иного показателя.

Тогда показатель выравненности E может быть рассчитан как:

$$E(p_1, \dots, p_s) = \frac{H_s(p_1, \dots, p_s)}{H_s^{\max}} = \frac{H_s(p_1, \dots, p_s)}{\ln s}, \quad (5.13.)$$

принимая значения от 0 до 1.

Существует и другой индекс выравненности, предложенный Пиелу:

$$L = \frac{1}{H_s}, \quad (5.14.)$$

где H_s — индекс Шеннона;
 S — число видов.

Отметим еще несколько показателей, встречающихся гораздо реже, но используемых для характеристики определенных ситуаций в сообществах и экосистемах.

Так, В.Г. Терещенко и др. (1994) приводят еще три показателя биоразнообразия. Вероятность межвидовых встреч PIE рассчитывается по формуле:

$$PIE = 1 - \sum p_{(i)}^2. \quad (5.15.)$$

Индекс Животовского:

$$Sg = \left[\sum \sqrt{p_{(i)}} \right]^2. \quad (5.16.)$$

Индекс Шелдона:

$$SH = \exp(\bar{H}). \quad (5.17.)$$

Индекс d Бергера-Паркера отражает относительную значимость самого обильного вида, степень его доминирования:

$$d = \frac{N_{\max}}{N}, \quad (5.18.)$$

причем его часто используют в форме обратной величины $1/d$, тогда увеличение индекса соответствует увеличению разнообразия и снижению степени доминирования одного вида.

Часто для анализа видового разнообразия используются графические методы: от простого графика зависимости между количеством особей (по оси X) и количеством видов (по оси Y) до более сложных — логарифмического или модели «разломанного стержня».

При анализе бета-разнообразия существуют два основных пути:

- а) оценка изменений видового разнообразия вдоль средовых градиентов;
- б) сравнение видового состава различных сообществ.

Чем меньше общих видов в соседних сообществах или в разных точках градиента, тем выше бета-разнообразие. Чтобы отличить показатели бета-разнообразия от индексов, описывающих альфа-разнообразие, их называли мерами (Лебедева, Криволицкий, 2002). К ним относят меры Уиттекера,

Коуди, Ратледжа, Уилсона-Шмиды; лучшей признана мера Уиттекера:

$$B_w = \frac{S}{\alpha} - 1, \quad (5.19.)$$

где S — общее число видов;

α — среднее разнообразие выборок стандартного размера, измеряемое как видовое богатство.

Для измерения бета-разнообразия можно рассчитать коэффициенты сходства или общности между двумя сообществами. Чаще всего в биогеоценологических, биогеографических и фаунистических исследованиях используют:

а) коэффициент флористического сходства I_j (индекс Жаккара):

$$I_j = \frac{100 \cdot C}{(A+B)} \quad \text{или} \quad I_j = A/(A+B+C); \quad (5.20.)$$

б) коэффициент Серенсена-Чекановского:

$$I_{cs} = \frac{2A}{(A+B) + (A+C)}. \quad (5.21.)$$

В обеих этих формулах:

A — число общих видов для двух сообществ;

B — число видов, встречающихся только на втором участке;

C — число видов, имеющих только на первом участке.

Эти коэффициенты равны 1 при полном совпадении видов на двух участках либо в двух сообществах и нулю при абсолютной несхожести, отсутствии хотя бы одного общего вида.

Гамма-разнообразие как общее разнообразие видов в ландшафте или его части формируется в результате взаимодействия альфа- и бета-разнообразия и оценивается по общему числу видов на данной территории, но при обязательном учете пространственной структуры видового разнообразия — с указанием различных жизненных форм, экологических и экоценотических групп (Чернов, 1991). Пространственные характеристики гамма-разнообразия наиболее корректно выявляются по аэрокосмическим снимкам и измерениям, проводимым на их основе.

Основной вопрос для эколога — о применимости того или иного индекса для характеристики биоразнообразия экосистем. По В.Д. Федорову и Т.Г. Гильманову (1980), наиболее часто встречаются расчеты показателей разнообразия D_s и доминирования C по Симпсону, индекса Шеннона H и показателя выравненности («эквитабельности») E .

Сошлемся на два классических примера. Ю. Одум (1975) провел анализ связей видового богатства и количественного состава биоценозов более чем 150 различных экосистем, включая водные и наземные, естественные и с разной степенью хозяйственного использования (окультуренности), при помощи индекса разнообразия Симпсона. В группу с низким биотическим разнообразием (значение D_s от 0,05 до 0,2) попали:

- 1) экосистемы, находящиеся в состоянии стресса под действием внешних сил, притока веществ или энергии. Сюда попали деградирующие экосистемы, загрязненные реки и заливы, агроэкосистемы и лесные плантации, активно регулируемые человеком;
- 2) экосистемы, постоянно получающие естественным или искусственным путем полезные вещества — например, эстуарии или прибрежные марши.

Группы с высоким разнообразием (значение D_s в пределах 0,7—0,85) образованы многими естественными экосистемами, не получающими извне энергию и биогенные элементы и живущими только за счет энергии солнечного излучения (тип I энергетической классификации экосистем). К таким экосистемам относятся многие степи, леса на водоразделах и озера, получающие сток с водосборов, бедных питательными веществами. В эту же группу попали многие биоценозы, существующие при стабильных условиях среды — во влажных тропиках или на дне океанов.

Ю. Одум (1975) пришел к оригинальному заключению, что видовое богатство и разнообразие биоценозов возникают как следствие адаптации к силе и качеству приходящего к экосистемам энергетического потока. Вероятно, существует некий оптимум разнообразия, определяемый эффективностью использования энергии экосистемой. Низкое видовое разнообразие формируется в случае, если легкодоступная энергия сочетает-

ся с поступлением биогенных элементов в количествах, превышающих потребности организмов. Такие экосистемы могут быть достаточно устойчивыми и способны противостоять внешним воздействиям при относительно постоянном притоке вещества в течение продолжительного времени (например, в зоне приливов). В таких условиях низкое разнообразие ($D_s = 0,1—0,2$) является оптимальным и энергетически оправданным. В условиях ограниченного количества поступающей энергии более выгодным для поддержания устойчивости экосистемы является высокий уровень разнообразия ($D_s = 0,7—0,8$). При этом достигается определенная надежность использования дефицитного источника энергии из-за наличия многих альтернативных путей ее трансформации при экологическом дублировании видов.

Другой пример того же автора (Одум, 1986) демонстрирует возможность использования кривых доминирования-разнообразия и индексов разнообразия (по Шеннону) для оценки воздействия сброса сточных вод на бентос трех небольших параллельных рек: одна из них протекает через густонаселенный пригород, и в нее сбрасывается большое количество поллютантов; вторая расположена дальше от города и в нее попадает умеренное количество стоков; третья протекает через сельскую местность при минимальном загрязнении. Рис. 1 наглядно показывает снижение разнообразия бентосных организмов при увеличении количества бытовых стоков. Рис. 2 иллюстрирует эффект хронического загрязнения реки и изменения индекса Шеннона в зависимости от расстояния до места сброса бытовых и промышленных сточных вод. Рис. 3 и 4 (из Одума, 1986) показывают возможности использования кривых видового обилия для сравнения биологического разнообразия в различных местообитаниях.

Тот же автор показал, что индекс Шеннона применим при описании восстанавливающего сообщества. При сравнении плотности и разнообразия популяций членистоногих на просяном поле и сменившем его в следующем году сообщества разнотравья отмечено, что индекс для растительноядных насекомых (фитофагов) вырос с 2,58 до 3,28; для хищников с 2,37 до 3,32; для паразитов с 2,91 до 3,69 — это согласуется с наблюдаемым ростом видового разнообразия.

Рис. 1. Профили доминирования-разнообразия для трех рек в одном и том же водосборном бассейне. Речки в разной степени загрязнены городскими бытовыми стоками. Индексы разнообразия Шеннона составляют: 3,31 для незагрязненной речки (I); 2,80 для умеренно загрязненной (II); 2,45 для загрязненной (III)

Рис. 2. Изменения индекса разнообразия Шеннона ($\bar{H}$) для бентоса (организмы, живущие на дне) иллюстрируют эффект хронического загрязнения речки недостаточно очищенными стоками. Индексы рассчитаны для разных участков вниз по течению от места сброса бытовых и промышленных сточных вод маленького городка

Число особей

Рис. 3. Использование кривых видового обилия для сравнения видового разнообразия в различных местообитаниях. Метод разрежения, основан на построении кривых процентного соотношения видов в отдельных пробах донных осадков достаточной величины (от 500 до 3000 особей двустворчатых моллюсков и полихет). В соответствии со снижением видового разнообразия исследованные местообитания распределяются следующим образом:

I — тропическое мелководье, II — глубоководные участки моря, III — континентальный шельф, IV — бореальное мелководье, V — эстуарий бореальной зоны

Рис. 4. Видовая структура диатомовых водорослей в двух эстуарных сообществах в шт. Техас. В загрязненном канале (судоходный канал Хьюстона) число видов во всех классах обилия резко снижено

Тема 6. Биоразнообразие и разнокачественность. Эндогенная и экзогенная разнокачественность

По И.А. Шилову (2000), устойчивое существование жизни в биосфере возможно лишь при многообразии и разнокачественности ее форм, обладающих различными типами обмена веществ. Именно на свойствах разнокачественности (разнообразия) и системности жизни основан глобальный биогенный круговорот веществ. В связи с этим возникает вопрос о соотношении понятий «биоразнообразии» («biodiversity») и «разнокачественность» («different quality»), поскольку в экологической литературе последних лет эти термины употребляются в практически одинаковом смысле. Например, в предисловии к книге «Экология в России на пороге XXI века» тот же И.А. Шилов (1999) пишет: «Понимание глобальных процессов связи живого и неживого вещества планеты, осознанное В.И. Вернадским в первой половине столетия, превратилось в полноценное знание лишь на закате века, когда термин «биоразнообразие» получил широкое признание и самостоятельное значение. Мировое сообщество осознало, что устойчивое существование жизни возможно лишь при *многообразии, разнокачественности ее форм, специфика обмена веществ которых обеспечивает последовательное использование имеющихся в среде веществ и выделяемых в нее продуктов метаболизма, формирующих глобальный биогенный круговорот веществ*». При этом физиологическую разнокачественность живых организмов следует считать фундаментальным условием существования жизни как планетарного явления, причем под разнокачественностью понимается именно разнообразие свойств живого (Шилов, 2000).

Действительно, все формы взаимодействий популяций со средой и осуществление общепопуляционных функций реализуются через поведенческие, физиологические и биохимические реакции отдельных особей. Формирование адаптивной реакции на популяционном уровне определяется разнокачественностью особей по основным эколого-физиологическим свойствам. Благодаря своей разнокачественности, особи и их груп-

пировки служат источником разнообразной информации и по-разному реагируют на одни и те же условия внешней среды (Шилов, 1985).

Разнокачественность признается неотъемлемым свойством живых организмов, служащим источником их эволюции, и вместе с тем — одним из ее результатов (Владимиров, 1970). Связи между разнокачественностью организмов, их численностью и выживаемостью осуществляются через естественный отбор.

Несмотря на достаточно широкое распространение термина, ни «Биологический энциклопедический словарь» (1986), ни «Экологический энциклопедический словарь» (1999) не содержат определения «разнокачественности». Лишь В.В. Снакин (2000) упоминает о разнокачественности в определении внутривидового разнообразия как «...составной части биологического разнообразия, связанной с оценкой разнокачественности особей в популяции. Особи могут различаться по генотипу (в т. ч. по полу), фенотипу, возрасту, проявлению модификационной (зависящей от конкретных условий среды) изменчивости и др.». Поэтому нами была предложена и затем уточнена рабочая формулировка этого термина: «Разнокачественность есть неотъемлемое свойство живых организмов, отражающее совокупность признаков, отличающих отдельные клетки, особи, популяции по генетическим, физиолого-биохимическим, энергетическим, онтогенетическим, экологическим, этологическим, информационным критериям» (Залепухин, 2001). Очевидно, что значимость тех или иных критериев будет различной для растений или животных, для отдельных особей и популяций и т. д.

В начале 1960-х гг. была предложена концепция саморегуляции популяций, в которой с ростом плотности популяций связывают не столько изменения условий среды, в которых эта популяция существует, сколько качественные изменения составляющих ее особей (Chitty, 1960). В этом случае изменения свойств особей направлены на уменьшение численности и конкуренции, что достигается снижением плодовитости, удлинением сроков полового созревания, возрастанием естественной смертности, усилением миграционной активности. Данная концепция разрабатывалась для наземных и земноводных позвоночных (Шварц, 1969), но основные положения справедливы

и для рыб, хотя пути регуляции численности могут отличаться (Никольский, 1974). Популяции рыб — в сравнении с наземными позвоночными — характеризуются гораздо большей амплитудой численности и биомассы, динамика которых определяется неразрывным взаимодействием процессов воспроизводства, роста и смертности (Никольский, 1980; Пианка, 1981). Вероятно, в силу столь большого разнообразия факторов, определяющих процессы формирования популяций, ихтиологи ввели в научный обиход понятие «разнокачественности» — более широкое по смыслу и прикладному значению, чем сугубо теоретическое понятие «изменчивость», которое в традиционной биологии зачастую рассматривалось как совокупность морфологических и меристических признаков. Поэтому, на наш взгляд, целесообразно изложить представления о разнокачественности на примере рыб, для которых эта проблема лучше разработана.

У рыб, обитающих в различных естественных и искусственных условиях, разнокачественность проявляется в виде широкого диапазона морфологических, физиологических, биохимических характеристик половых продуктов, личинок и молоди, ювенильных и половозрелых рыб. Выживаемость и элиминация, вариабильность пластических и меристических признаков, морфологические и функциональные аномалии, динамика физиолого-биохимических параметров, поведенческие реакции при воздействии одних и тех же факторов среды — такой широкий размах показателей позволяет говорить именно о разнокачественности рыб на различных этапах жизненного цикла, а не об изменчивости в узком понимании слова (Жукинский, 1986).

Цикл работ Института гидробиологии АН УССР, проведенный в 1970-е гг., свидетельствует о важной роли разнокачественности производителей в динамике численности рыб (Владимиров, 1970; Жукинский, 1981, и др.) — их характеристики во многом определяют качественные показатели пополнения промыслового стада (Земская, 1961; Никольский, 1974; и др.), хотя подобная постановка проблемы в недавнем прошлом признавалась далеко не всеми ихтиологами (см.: Дементьева, 1976). В более поздних работах убедительно показано, что у многих видов рыб экологические группировки и популяции обладают

значительной изменчивостью по возрасту, морфологическим особенностям, специфике обменных процессов, причем формируются эти внутрипопуляционные и внутривидовые группы начиная с нереста и могут сохраняться в течение всей жизни (Лебедев, 1967; Шатуновский, 1980; Никольский, 1980, и др.), а диапазон разнокачественности на различных этапах жизненного цикла может и расширяться, и сужаться.

Б.Н. Казанский (1973) выделяет в качестве показателей, определяющих внутривидовую биологическую разнокачественность, следующие:

- а) дифференциацию видов на биологические группы, сезонные расы (например, яровой и озимый осетр), субпопуляции (дунайская и волжская стерлядь, персидский или волжский осетр и др.);
- б) дифференциацию по срокам и местам использования кормовой базы водоемов;
- в) дифференциацию по природе миграционного импульса и по отношению к мутности стока, и т. д.

Данные положения справедливы и для других видов рыб (Лапицкий, 1965, Никольский, 1980, и др.).

Отдельные особи, популяции и виды рыб, особенно в раннем онтогенезе, испытывают воздействие разнонаправленных и сложно действующих факторов: экологических (экзогенных) и физиолого-генетических (эндогенных). Поэтому в ихтиологии выделяют эндогенную разнокачественность, определяемую воздействием генотипических и фенотипических характеристик производителей, их половых продуктов и молоди; и экзогенную разнокачественность, обусловленную влиянием основных факторов водной среды. Понятие экзогенной разнокачественности здесь совпадает с общебиологическим понятием «средовой модификационной (паратипической) изменчивости» (Жукинский, 1986). В то же время эндогенная разнокачественность также может иметь паратипическую составляющую, которая складывается из влияния условий нагула, зимовки, преднерестового содержания и самого нереста и т. д. Генетическая составляющая эндогенной разнокачественности складывается из сочетания наследственных свойств половых продуктов, причем индивидуальные особенности потомства могут быть обусловлены достаточно широкой изменчивостью родительских организмов по геноти-

пу, физиологическому состоянию и т. п. При сохранении видовых черт организации и яйцеклетки, и сперматозоиды, несомненно, несут определенную индивидуальность наследственных структур — ядра, хромосом, цитоплазмы (Жукинский, 1981).

Разнокачественность свойственна половым клеткам рыб, эмбрионам, личинкам, молоди, ювенильным и половозрелым особям. На различных этапах жизненного цикла соотношение факторов воздействия меняется — очевидно, что чем дальше во времени от половых клеток до производителей, тем сильнее роль экзогенных факторов и слабее влияние эндогенных. С наступлением половой зрелости формируется индивидуальная генетическая программа взрослого организма, оказывающая влияние на разнокачественность следующего поколения.

Еще в XIX веке эмбриологом В. Ру было предложено называть экологические факторы — экзогенные (внешние) по отношению к живому организму — реализующими, а физиолого-генетические, определяемые эндогенными (внутренними) процессами, — детерминирующими. Так и в процессе индивидуального развития реализующие и лимитирующие факторы, составляющие экзогенную разнокачественность, и детерминирующие факторы эндогенной разнокачественности находятся в тесном взаимодействии, определяя выживаемость, элиминацию и динамику раскрытия генетической программы. Одни и те же внешние проявления могут быть результатом влияния как экзогенных, так и эндогенных факторов. По В.Н. Жукинскому (1986), в раннем онтогенезе рыб экзогенная разнокачественность определяет:

- выживаемость эмбрионов и личинок в пределах видовой толерантности;
- скорость эмбрионального и постэмбрионального развития;
- темп роста эмбрионов, личинок и мальков;
- меристические признаки (количество миомеров, позвонков и др.);
- комплекс структурных и функциональных нарушений развития, возникающих под воздействием тех или иных экологических факторов.

Эндогенная разнокачественность проявляется в:

- величине диапазона толерантности, которую способен поддерживать развивающийся организм;

- выживаемости эмбрионов, личинок и мальков; скорости их роста и развития, определяемых наследственными факторами;
- размерах овулировавших икринок и развивающихся эмбрионов, личинок и мальков;
- динамике и конкретных значениях меристических и пластических признаков.

Иными словами, экзогенная разнокачественность оценивается при конкретном влиянии того или иного экологического фактора либо их совокупности. Очень часто совершенно разные абиотические факторы вызывают сходные последствия в раннем онтогенезе рыб. Эндогенная же разнокачественность может быть выявлена в достаточно строго контролируемых условиях — т. е. в условиях искусственного воспроизводства. Период выявления факторов эндогенной разнокачественности также ограничен во времени — фактически он охватывает ближайший преднерестовый период, включая интервал между гипофизарными инъекциями; и начальные периоды онтогенеза — от искусственного осеменения до перехода личинок на внешнее питание (табл. 9).

Искусственное воспроизводство, повышающее эффективность размножения и позволяющее выявить максимальный биопродукционный потенциал любого вида, гораздо теснее связано с представлениями об эндогенной разнокачественности. Использование антропогенных методов получения жизнестойкого потомства — даже при дальнейшем выращивании не в искусственных, а в естественных условиях — следует считать направлением биологического прогресса вида (Гербельский, 1965).

Совокупность гено- и паратипической составляющих эндогенной разнокачественности половых продуктов представляет общую фенотипическую изменчивость гамет, определяющую проявление материнского и отцовского эффекта в раннем онтогенезе рыб. Важнейшее значение для реализации наследственных особенностей имеют характеристики овулировавшей и выметанной икры — их величина, биохимический состав, уровень обмена веществ и т. д. Термин «эндогенная разнокачественность икры» соответствует понятию «ооплазматическая (яйцевая) изменчивость», которую М.М. Мешков и О.А. Лебедева (1980) относят к онтогенетической составляющей общей фенотипической изменчивости.

Как показано выше, эндогенная разнокачественность также имеет гено- и паратипическую составляющие. Гаметы (половые клетки) однородны в смысле детерминации видовых особенностей, функциональной организации и обмена веществ у потомства, но разнообразны по набору генов и продуктов реализации генетической программы — нуклеиновых кислот, белков, ферментов, синтезированных в оогенезе. Поэтому — в силу высокой плодовитости рыб — в оогенезе и раннем онтогенезе проявляется широкий спектр индивидуальных генетических различий, обусловленных ядерной и цитоплазматической изменчивостью наследственных структур ооцитов.

Таблица 9

**Проявления эндогенной разнокачественности
в условиях искусственного воспроизводства**

Как и для всех живых существ, в любой популяции рыб невозможно обнаружить две идентичные особи: морфологические, физиологические, поведенческие, биохимические различия могут иметь определенное количественное выражение, определяемое как генотипом, так и воздействием факторов окружающей среды. Соотношение генотипической и паратипической составляющих определяется внешней средой: чем более разнообразны условия обитания или выращивания, тем выше доля ненаследственной изменчивости (Катасонов, Черфас, 1986). Однако в реальности выделить достаточно достоверную долю каждой вариации (составляющей) затруднительно — в силу необходимости точного соблюдения определенных методических принципов. Например, коэффициент наследуемости диаметра и массы овулировавших икринок, вычисляемый по формуле Л.Г. Волохонской и Р.М. Викторовского (1971), дает постоянно завышенный результат, что показано для кеты, пеляди и атлантического лосося (Кирпичников, 1987). При проверке качества потомства, получаемого от скрещивания различных пар производителей, необходимо создание экологически идентичных условий для каждого варианта опытов, т. е. множества одинаковых прудов с близкими гидрохимическими параметрами, определенным уровнем кормовой базы и т. д.

Повышенная смертность рыб (максимальная элиминация) связана с самыми ранними этапами развития — эмбриональным и постэмбриональным. Но смертность молоди зависит не только от абиотических факторов, состояния кормовой базы, пресса хищников и болезней, но и от жизнестойкости, которая во многом определяется качествами и свойствами, полученными от родителей. Смертность рыб в раннем онтогенезе под воздействием экологических факторов принято называть экзогенной элиминацией. Элиминация эмбрионов и личинок, обусловленная эндогенной разнокачественностью половых клеток, происходит, как правило, на так называемых критических стадиях — наиболее чувствительных моментах развития и дифференцировки организма, во время которых происходит реализация морфофизиологических и биохимических дефектов, полученных от родительских особей (Владимиров, 1974, Жукинский, Недалков, 1980). В то же

время повышенная чувствительность таких стадий развития обуславливает и усиленную элиминацию под действием неблагоприятных условий внешней среды.

Повышенная смертность рыб на ранних этапах онтогенеза, несомненно, снижает биопродуктивность последующих периодов жизненного цикла. Именно поэтому качественный и количественный состав производителей, их половых продуктов и потомства признается одним из важнейших факторов динамики стад рыб в природных условиях — как основа анализа взаимосвязей запаса и пополнения (Владимиров, 1965; Душкина, 1974; Дементьева, 1976; Никольский, 1980; Жукинский, 1986, и др.). Связь между разнокачественностью родителей и выживаемостью поколения является важнейшей составной частью механизма естественной регуляции численности популяций (Владимиров, 1973). В то же время основные показатели динамики численности — темп роста, время достижения половой зрелости, интенсивность воспроизводства, смертность — определяются эколого-физиологическими особенностями обмена веществ, детерминированных генетической программой и раскрывающейся с первых этапов развития (Шатуновский, 1980). По Г.В. Никольскому (1974), исходным моментом возникновения разнокачественных особей может служить разнокачественность половых продуктов — и прежде всего по содержанию запасного белка и липидов. Разная обеспеченность икринки запасными энергетическими и питательными веществами определяет разные конечные размеры эмбриона, степень его сформированности и устойчивости к внешним воздействиям (Соин, 1977). Разнокачественность половых продуктов, и прежде всего икры, создает базу для дальнейшей дифференциации молоди и к возникновению отдельных экологических группировок — т. е. зарождению элементарных популяций и заполнению различных экологических ниш в природных условиях (Лебедев, 1967). Физиолого-биохимическая разнокачественность половозрелых рыб обеспечивает воспроизводство поколений и снижение естественной смертности в условиях сложной структуры водных экосистем и, следовательно, является важнейшим механизмом поддержания популяционного гомеостаза (Шатуновский, 1980).

Вышеприведенные представления можно изложить в графическом виде (рис. 5):

Рис. 5

Понятие «разнокачественность» имеет сторонников и в современной экологии. В ней биологическая разнокачественность рассматривается как основа биоразнообразия, исключительно важного для устойчивого функционирования экосистем. Она может проявляться на различных структурных уровнях живого вещества: молекулярно-генетическом, клеточном, организменном, популяционно-видовом и экосистемном. Эколого-физиологическая разнокачественность особей во внутривидовых группировках оказывает существенное влияние на интенсивность размножения в естественных условиях и проявляется через плотность населения популяций, т. е. определяет динамику численности (Шилов, 1985).

О разнокачественности функциональных составляющих биотических сообществ (видимо, речь идет о сообществах надорганизменного уровня) упоминает Н.Ф. Реймерс (1994), формулируя закон необходимого разнообразия и закон системного сепаратизма для экосистем. Понятие «генетической

разнокачественности» может следовать из закона генетического разнообразия: все живое генетически различно и имеет тенденцию к повышению биологической разнородности (Реймерс, 1994). Точно так же экологические особенности каждого индивидуального организма практически столь же множественны («правило экологической индивидуальности» Л.Г. Раменского).

Изменение качества особей, сказывающееся на численности популяций, могут быть как фенотипическими, так и генотипическими, поэтому разнокачественность особей, составляющих популяцию, следует признать важнейшим условием регуляции численности (Гиляров, 1990).

Разнокачественность может характеризовать группы особей, слагающих ту или иную совокупность живых организмов — вид, популяцию, экоформы — и в этом случае она является **групповой**. С другой стороны, она выделяет те или иные характеристики отдельных особей (возраст, черты строения, особенности функционирования и др.), и в этом смысле разнокачественность следует считать **индивидуальной**, проявляющейся на организменном либо клеточном уровне.

Проявлениями индивидуальной разнокачественности производителей (без разделения на экзо- и эндогенную) могут быть:

- а) морфометрические характеристики, темп роста, плодовитость;
- б) генотип;
- в) динамика физиолого-биохимических процессов в органах и тканях и уровень накопления эссенциальных веществ в половых клетках; гематологические характеристики, отражающие интенсивность обменных процессов;
- г) различное расположение половых клеток в гонадах;
- д) степень реакции на уровень гипоксии в водной среде, и т. д.

Групповая разнокачественность производителей проявляется:

- а) в сроках нерестовых миграций;
- б) сроках созревания в нерестовом сезоне;
- в) реакции на изменение экологических условий;
- г) порционности или единовременности икрометания, и т. д.

Физиолого-биохимическая разнокачественность может быть выделена на молекулярно-генетическом и клеточном уровне, а *морфологическая* — на организменном уровне. Следует сказать и об *этологической* (поведенческой) разнокачественности, действующей в сообществах и определяющей норму и скорость реакции особей и популяций на воздействие тех или иных экологических факторов.

Высшим уровнем биологической разнокачественности И.А. Шилов (2000) справедливо называет разделение живых организмов на продуцентов, консументов и редуцентов, учитывая качественные особенности их обмена веществ и трансформации энергии, реализующиеся на уровне биоценозов и экосистем. Под разнокачественностью применительно к экосистемному разнообразию может пониматься сочетание природных, агро- и урбоэкосистем (Реймерс, Штильмарк, 1978).

Подчеркивая уникальность каждого индивидуального организма, А.В. Яблоков (1987) пишет: «... С каждым десятилетием открываются новые, неизвестные ранее источники увеличения генетической изменчивости, в конечном счете определяющие генетическую разнокачественность всех особей в популяции. На этой генетической основе развивается экологическая разнокачественность по фенотипическим особенностям, приобретенным в ходе индивидуального развития». Действительно, если на Земле невозможно встретить двух идентичных особей одного вида, говорить об однородности какой-то группы особей можно лишь по одному или немногим признакам, то есть из уникальности особей вытекает уникальность и структурность любой популяции, ее разделение на многочисленные внутрипопуляционные группировки. В этом смысле можно было бы говорить о тождественности понятий «биоразнообразие» и «разнокачественность», которые проявляются на генетическом и видовом уровнях. Но разнообразие экосистем определяется не только огромным количеством органических форм, но и сред обитания, и экологических процессов в биосфере. Нам представляется, что понятие разнокачественности следует относить все же к живым организмам.

Следует отметить, что внутрипопуляционные группировки строятся по иерархическому принципу на основе именно физио-

логической разнокачественности особей (Шилов, 1985). Автор приводит ряд примеров, когда в популяциях белых мышей, хомячков и синиц-гаичек у подчиненных особей уровень потребления кислорода, характеризующий интенсивность обменных процессов, был ниже, чем у лидеров-доминантов. Таким образом, в территориальных группировках позвоночных животных в результате тесного взаимодействия отдельных особей формируется разнокачественность по физиологическим признакам, поведению и участию в общепопуляционных функциях.

На наш взгляд, следует с осторожностью отнестись к тождественности понятий «биоразнообразие» и «разнокачественность». Если биоразнообразие означает качественные и количественные особенности особей, популяций, экосистем, то сам факт существования разнокачественных особей определяет процесс формирования биоразнообразия. Скорее следует говорить о своеобразной иерархической подчиненности этих понятий, а не о тождестве их. Понятие «разнокачественность» отличается и от понятия «изменчивость», которое понимается как свойство множества особей (Слуцкий, 1978) и действует, следовательно, на уровне сообществ, популяций и видов. Определение «разнокачественности» применимо, очевидно, к индивидуальным особям, различающимся и по генотипической, и по паратипической вариансам, и даже к отдельным половым клеткам, что неоднократно показано в ихтиологии.

Процесс изменчивости отдельной особи в ходе реализации индивидуальной генетической программы под действием внешних факторов является условием формирования изменчивости в экотипах, популяциях, биоценозах, экосистемах. Возникновение разнокачественных особей, видимо, является одной из ступеней дивергенции — расхождения признаков, приводящего к образованию новых видов. Рано или поздно количественные показатели изменчивости переходят в качественные — так возникает явление разнокачественности в биологических группировках. Наличие изменчивости особей и разнокачественности их как раз и обуславливает проявления биоразнообразия на различных уровнях организации живой материи. Следовательно, ставить знак равенства между терминами «биоразнообразие» и «разнокачественность» не следует, хотя

само представление о биоразнообразии подразумевает существование различающихся по количественным и качественным признакам особей.

Различия между биоразнообразием и разнокачественностью могут быть сформулированы следующим образом:

1. Разнокачественность может проявляться на всех структурных уровнях живой материи — от молекулярно-генетических процессов в половых клетках до биосферы, в которой существуют и действуют продуценты, консументы и редуценты.
2. Неизвестно применение понятия «биоразнообразие» для клеточных органелл, органов, тканей и систем органов. Точно так же не принято использовать термин «разнокачественность» по отношению к экосистемам, хотя и подчеркивается необходимость разнокачественных структур в них (Реймерс, Штильмарк, 1978).

Резюмируя вышеизложенное, можно сделать вывод, что изменчивость и разнокачественность живых организмов определяют процесс формирования биоразнообразия и в то же время представляют его проявления в окружающей природной среде. Разнокачественность может проявиться на индивидуальном и групповом уровне, внутри видов и внутри популяций. На молекулярно-генетическом, клеточном, органно-тканевом уровнях организации живой материи может проявиться физиолого-биохимическая разнокачественность, на организменном — морфологическая, этологическая, экологическая.

В естественных условиях разнокачественность родителей является одним из важнейших факторов динамики численности. Взаимосвязь между разнокачественностью и численностью видов и популяций проявляется через естественный отбор. В природной среде гораздо активнее реализуется экзогенная разнокачественность потомства, в искусственных условиях усиливается роль эндогенной разнокачественности. Это достаточно отчетливо продемонстрировано на рыбах, и, по всей видимости, справедливо и для других позвоночных.

Тема 7. Экономическая оценка биоразнообразия ²

Помимо чисто биологических и экологических аспектов сохранения биоразнообразия, необходимо учитывать и сугубо прагматический подход — устойчивое использование биоразнообразия важно для обеспечения потребностей в сельскохозяйственной продукции, в лекарственных препаратах, в рекреации и эстетическом наслаждении, научно-познавательной деятельности и т. д.

В США, например, за счет использования диких видов ежегодно получают около 90 млрд долл. прибыли, что составляет около 5 % валового национального продукта страны; стоимость лекарств, производимых из дикорастущих растений и естественных продуктов, достигает 40 млрд долл. Уничтожая очередной вид, умышленно или по незнанию, человек обязан задуматься — не является ли он незаменимым сырьем для производства лекарства, способного вылечить самые страшные болезни современности, и какой экономический ущерб может нанести потеря хотя бы одного вида.

По современным данным, глобальная экономическая и экологическая выгода от биоразнообразия в мире оценивается на уровне 3 трлн. долл. в год, что соответствует примерно 11 % мирового экономического производства (Перелет, 2002).

Сложность проблемы прежде всего в том, что в современных экономических условиях биоразнообразие и биологические ресурсы должны постоянно доказывать свою необходимость, преимущества и выгоды в конкурентной борьбе с альтернативными способами использования конкретной территории — лесозаготовками, сельскохозяйственным производством, рекреацией, строительством и т. д.

Недооценка экономического значения биоразнообразия связана с несколькими определяющими моментами:

- биологические ресурсы выступают в качестве общественного блага, и их использование определяется соотношением степени доступности, уязвимости и защищенности;

² По материалам С.Н. Бобылева и А.Ш. Ходжаева (1997) и др.

- конкретную цену того или иного биологического вида трудно установить, а в большинстве случаев подобные оценки просто отсутствуют; именно поэтому выгода от сохранения БРО не всегда очевидна и, как правило, занижена;
- экономическая политика любого государства ориентирована на рост таких показателей, как валовый национальный продукт, валовый внутренний продукт и др., а деградация окружающей среды и сохранение видов флоры и фауны по сравнению с приоритетными показателями экономического развития играют второстепенную роль;
- неопределенность прав собственности на природные ресурсы, в том числе биологические, как правило, ведет к их чрезмерной эксплуатации и истощению.

Чтобы сохранение биоразнообразия стало экономически выгодным, необходима прежде всего корректная оценка. В условиях становления рыночных отношений в Российской Федерации негативные последствия для биоразнообразия обусловлены (Первый национальный..., 1998):

- заниженной стоимостью биологических ресурсов либо невозможностью установления приемлемых цен на них;
- отсутствием четкого восприятия БРО как общественно-го блага;
- нестабильностью и недостаточной юридической оформленностью прав собственности на земельные, водные и биологические ресурсы;
- проблемой открытого доступа к биологическим ресурсам всех слоев населения;
- недоучетом внешних эффектов (экстерналий).

Определение ценности биоразнообразия наталкивается прежде всего на большие трудности из-за очевидного недостатка данных по качеству, количеству и разнообразию биологических ресурсов; по выявлению выгод от сохранения БРО и получаемых на его основе товарах и услугах. Кроме того, в России, несмотря на принятие национальной экологической доктрины, отсутствует экологически сбалансированная долгосрочная экономическая стратегия: нестабильность экономики препятствует реализации перспективных программ, к которым и относятся проекты по сохранению биоразнообразия — «анти-стимулом» для сохранения БРО является возможность быстро-

го получения значительной прибыли от высокого уровня эксплуатации или продажи природных ресурсов.

Среди методов определения экономической ценности природы, описанных С.Н. Бобылевым и А.Ш. Ходжаевым (1997), для биологических ресурсов наиболее приемлема концепция общей экономической ценности (ОЭЦ), в которой учитываются не только прямая потребительная стоимость того или иного ресурса, но и цена его «неиспользования», сохранения и консервации. В данной концепции учитывается также косвенная стоимость использования (например, в виде оздоровительного эффекта рекреации) и стоимость самого существования биоресурсов. В примере расчета, приводимом авторами, стоимость самого наличия и сохранения биологических ресурсов Московской области составляет больше половины от общей суммы экономической оценки, исчисляемой более чем в 0,5 млрд долл.

Схема возможной оценки биоразнообразия и биологических ресурсов с позиций концепции ОЭЦ может быть представлена следующим образом:

Рис. 6.

По мнению А.А. Котко (1999), следовало бы стоимость существования и неиспользования назвать непотребительной ценностью (Non-use value), включив в нее ценность существования (удовлетворения от самого существования ресурса — *existence*

value) и наследственную ценность в виде альтруизма, равного доступа всех поколений и т. д. — bequest value). То есть ценность существования может представлять сумму текущего существования и его продолжения во времени и пространстве. Сюда входит экономическая оценка экологических, эстетических, научных аспектов сохранения биоразнообразия с позиций концепции «готовность платить». Стоимость прямого пользования распространяется на извлекаемые из природной среды виды ресурсов (средства существования населения, коммерческое использование ресурса, сырье для промышленности, прямое потребление, территории мест отдыха) и на неизвлекаемые (рекреация, образование, научные исследования, транспортные пути и др.).

«В первом национальном докладе по сокращению биологического разнообразия в России» (1998) приводится конкретный состав компонентов БРО, включаемый в понятие общей экономической ценности (табл. 10):

Таблица 10

Продукция охоты, рыболовства и побочных продуктов подразумевает определенную устойчивость, т. е. использование биоресурсов без ущерба для воспроизводства популяций.

Экономическая заинтересованность в сохранении биоразнообразия появится только тогда, когда сумма глобальных и локальных выгод превзойдет всю сумму локальных выгод. Именно в этом случае будет доказано преимущество, к примеру, сохранения биосферного равновесия, выделения особо охраняемых природных территорий, искусственного воспроизводства биологических ресурсов и т. д. В настоящее время необходимость повседневного существования (локальные выгоды) явно перевешивает доводы экологов о сохранении биоразнообразия, эффект от которого проявится в отдаленном будущем и, что вполне реально, не принесет реальных преимуществ конкретному человеку.

Очень часто глобальные и локальные выгоды не совпадают во времени и в пространстве. Временные выгоды от вырубки лесов и ведения сельского хозяйства для местного населения, конечно же, важнее; при выводе охраняемой территории из хозяйственного оборота благосостояние жителей может ухудшиться. Поэтому на местном уровне сохранение биоразнообразия должно обязательно сопровождаться развитием альтернативных источников дохода, увеличением числа рабочих мест, расширением туристической деятельности и др.

Экономическое стимулирование сохранения БРО в локальном масштабе может также включать:

- предоставление субсидий и грантов со стороны местных, федеральных и международных организаций на развитие экологически приемлемой деятельности, не ухудшающей состояние окружающей среды и биоразнообразия, т. е. прежде всего на рекреационную и туристическую сферу услуг;
- компенсацию за ущерб, наносимый дикими животными (за порчу и уничтожение посевов и др.);
- развитие интенсивных методов ведения сельскохозяйственного производства в целях недопустимости расширения аграрных площадей за счет вырубки леса и пр.

Экономическое стимулирование не отменяет санкций за браконьерство, незаконную охоту и промысел, контрабандную

добычу и вывоз редких видов и т. д. На федеральном и региональном уровнях для стимулирования сохранения биоразнообразия можно использовать следующие подходы:

- налоговые льготы для мероприятий по сохранению БРО и полное освобождение от налогов средств, направляемых на восстановление редких и исчезающих видов;
- введение специальных налогов на продукцию производств, негативно воздействующих на биоразнообразие;
- применение субсидий, дотаций и льготных кредитов на мероприятия по искусственному воспроизводству.

На международном уровне для сохранения биоразнообразия вполне приемлем экономический механизм «долги в обмен на природу» («debt for nature swaps»), который направлен на трансформацию имеющихся финансовых задолженностей в природоохранную деятельность — должник обязан инвестировать часть долга в экологически целесообразные мероприятия (создание природных парков, защиту и искусственное воспроизводство исчезающих видов и т. д.).

Экономическая оценка восстановления редких и исчезающих видов приводится в теме 8 и приложении 2.

Тема 8. Утрата и восстановление видов

Ранее уже отмечалось, что в процессе эволюции число вновь образующихся в природных условиях видов примерно соответствует количеству исчезающих (Яблоков, Юсуфов, 1989). Виды, существующие в настоящее время, составляют от 2 до 5 % из общего числа, возникших на Земле в ходе исторического развития — подавляющая часть ранее живших видов вымерла. Тем не менее путь, пройденный эволюционным процессом примерно за 4 миллиарда лет, определил возможности обитания на планете в настоящее время от 5 до 10 млн видов, многие из которых еще не описаны.

С усложнением уровня организации живых систем продолжительность существования вида в среднем сокращается, а темпы эволюции возрастают. В качестве примера: средняя продолжительность существования вида птиц составляет около

2 млн лет, млекопитающих 800 тыс. лет, предковых форм человека — 200—500 тыс. лет, современного человека примерно 50 тыс. лет, причем его генетические ресурсы во многом уже исчерпаны (Реймерс, 1994). Понятие биологического прогресса для современного человека менее свойственно — и нынешний уровень существования вида *Homo sapiens* L. связан прежде всего с его социальным развитием, от которого сейчас во многом зависят биологические особенности, физический облик, умственные способности. Антропологи утверждают, что качество современного человека, оцениваемое по здоровью, одаренности и воспитанности, постепенно ухудшается (Грушевицкая, Садохин, 1998; Акимова, Хаскин, 1999).

Любая популяция, какой бы большой не была ее численность, в той или иной степени подвержена риску вымирания. Вполне понятно, что уровень этого риска является случайной величиной и зависит от множества внешних и внутренних факторов, определяющих состояние популяции. Для оценки вероятности вымирания построено множество математических моделей, учитывающих случайные колебания рождаемости, существования и смертности за определенные промежутки времени.

Все вероятные причины естественного вымирания видов можно разделить на 4 категории:

- а) демографические причины — определяются событиями, связанными с воспроизводством и выживанием особей;
- б) средовые (экологические) причины — связанные с результатом случайных и непредсказуемых погодных изменений, воздействий со стороны конкурентов и т. д.
- в) катастрофические причины — связанные с природными катастрофами (наводнениями, пожарами, засухами и др.);
- г) генетические причины — порождены случайными и ненаправленными изменениями генетического состава популяций, связанными с «эффектом основателя», дрейфом генов, близкородственным скрещиванием (инбридингом) и др.

Все эти причины меняют вероятность выживания и размножения отдельных особей. С падением численности и суже-

нием ареала вероятность вымирания возрастает, с улучшением состава кормовых ресурсов уменьшается. Между различными причинами возможно взаимодействие: например, в результате эпидемии численность популяции может упасть до такого низкого уровня, что значительно возрастет инбредная депрессия, а, следовательно, понизятся демографические показатели воспроизводства и выживаемости. Очевидно, что наименьшую угрозу для видового разнообразия представляют демографические причины, а наибольшую — катастрофические.

В табл. 11 приводятся некоторые данные по вымиранию видов за последние несколько веков:

Таблица 11

**Утрата видового разнообразия на Земле после 1600 года
(Никитин и др., 1997)**

Однако темпы исчезновения видов в XX веке значительно ускорились. Из-за деградации и загрязнения природной среды, разрушения естественных биоценозов биосфера ежегодно теряет от 10 до 15 тыс. биологических видов, преимущественно низших форм, утрата которых зачастую проходит незамеченной. Особенно невосполнима утрата редких эндемических форм растений, насекомых, рыб в районах с оригинальной флорой и фауной — в тропических озерах, Австралии, на Мадагаскаре и Галапагосских островах, что обусловлено чрезмерной эксплуатацией ресурсов, вырубкой лесов, загрязнением среды обитания. За последние десятилетия из-за полного исчезновения или резкого снижения численности популяций был прекращен промысел более чем 20 ценных видов рыб, под большим вопросом существование уникального стада осетровых рыб в Волго-Каспийском районе — даже при меньшей доступности био-

логических ресурсов гидросферы по сравнению с сухопутными, промысловый запас любого вида может быть вычерпан всего лишь за несколько лет. Из-за угрозы полного исчезновения резко ограничен промысел китов и ластоногих.

За всю историю охоты человека на животных полностью уничтожены десятки видов крупных млекопитающих и птиц. В этом печальном списке: мамонт, ирландский олень, тур, квагга, корова Стеллера, сумчатый волк, птицы моа и дронг, бескрылая гагарка, американский странствующий голубь и др. Почти полностью оказались истреблены и ценой невероятных усилий восстановлены природные популяции таких видов, как бизон, зубр, американский бобр, олень Давида, кулан, сайгак, выхухоль, морской котик и др. (Акимов, Хаскин, 1999). В результате разработанной российскими рыбоведами в 60-х гг. XX века технологии искусственного воспроизводства была восстановлена промысловая численность белорыбицы, но чрезмерный промысел и браконьерство в 1990-е годы вновь поставили данный вид на грань исчезновения — ныне белорыбица включена в Красную книгу Международного союза охраны природы (МСОП). На повестке дня — сохранение популяций суматранского носорога, амурского тигра, стерха и многих других, менее заметных на лике Земли видов.

В докладе Международной комиссии по окружающей среде и развитию «Наше общее будущее» (1987 г.) отмечено: «... Средняя продолжительность существования того или иного вида составляет приблизительно 5 млн лет. По самым объективным оценкам, в течение последних 200 млн лет в среднем каждый миллион лет исчезало 900 тыс. видов, что дает базовую скорость исчезновения, равную одному виду в год. Сегодня эта скорость, обусловленная человеческой деятельностью, в сотни, а, возможно, и в тысячи раз выше». По другому прогнозу, между 1990 г. и 2020 г. может исчезнуть от 5 до 15 % видов, причем только из-за уменьшения площадей тропических лесов могут исчезать от 15 до 50 тысяч видов в год. Под угрозой реального исчезновения находится более 20 тысяч видов растений и животных (Никаноров, Хоружая, 2000 б). Сокращение числа видов по сравнению с естественным ходом эволюции ускоряется примерно в 1000 раз, причем утрата только одного дикого

вида означает безвозвратную потерю от 1 до 10 тыс. генов с неизвестными потенциальными свойствами.

Очевидно, что проблема утраты видов становится острее год от года и ее невозможно решить только организацией заповедных территорий. Остается недостаточно изученным вопрос о том, какими должны быть минимальная численность и плотность популяций, достаточные для поддержания и сохранения вида. В какой-то степени на этот вопрос отвечает концепция **минимальной жизнеспособной популяции (МЖП)** — под ней понимается наименьшее количество особей, необходимое для выживания вида. МЖП для данного вида и в данном местообитании — это наименьшая изолированная популяция, имеющая 99 % шансов сохраниться в течение 1000 лет, несмотря на прогнозируемое воздействие демографических, природных и случайных катастроф (Shaffer, 1981). Вид следует считать полностью вымершим, если в нем не осталось ни одной размножающейся пары. Минимальной численностью следует считать такую, ниже которой популяция неизбежно исчезает по различным эколого-генетическим причинам.

Выражаясь языком экологии, необходимо определить набор условий, обеспечивающих длительное (в течение многих столетий либо поколений) и устойчивое выживание вида на данной территории и его адаптацию к конкретным условиям обитания. Однако анализировать жизнеспособность всех видов на данной территории — занятие весьма трудоемкое, поэтому целесообразным является изучение так называемых «ключевых» видов, которые:

- своей жизнедеятельностью создают условия, необходимые для существования других живых организмов. Несомненно, что к таким следует отнести автотрофные виды-продуценты, т. е. растения;
- являются мутуалистами, т. е. своей жизнедеятельностью повышают жизнестойкость других видов — например, способствуют их расселению или воспроизводству;
- являются хищниками или паразитами, регулирующими численность других видов, и отсутствие которых в конечном счете ведет к падению видового разнообразия;
- обладают эстетической, научной, рекреационной или хозяйственной ценностью с точки зрения человека;

- являются редкими или находящимися под угрозой исчезновения.

Во-первых, представление о МЖП может вытекать прежде всего из самого определения популяции как «...минимальной самовоспроизводящейся группы особей, заселяющих в течение длительного времени определенную территорию, образующих самостоятельную генетическую структуру и формирующих собственную экологическую нишу» (Одум, 1986). Речь может идти о минимальной численности, достаточной для выживания популяции при резких (до тысячекратных величин) ее колебаниях. При этом имеется в виду эффективная величина численности N_L — число размножающихся животных, которое всегда меньше общего количества особей в популяции.

Во-вторых, любая популяция обладает определенной гено- и фенотипической структурой, размерными и половозрастными особенностями, но не может состоять из меньшего числа индивидов, чем необходимо для обеспечения устойчивого существования популяции в среде. В этом состоит принцип минимального размера популяций, сформулированный С.С. Четвериковым в 1903 г. Выход за пределы минимума может привести к гибели популяции, так как она уже не сможет возобновить свои структурные особенности. В то же время популяцию возможно восстановить искусственным путем, поскольку каждая особь содержит определенное, хотя и небольшое, число генетических задатков вида.

В-третьих, территория, занимаемая популяцией (популяционный ареал) сильно различается как для разных видов, так и в пределах одного вида. Величина минимальной жизнеспособной популяции в известной мере сильно зависит от степени подвижности особей — так называемого «радиуса индивидуальной репродуктивной активности». У растений такой радиус исчисляется расстоянием, на которое могут распространяться пыльца, семена, вегетативные отростки, способные дать начало новому растению — то есть от нескольких метров до нескольких километров. У подвижных животных данный показатель намного больше: у угря или серого кита он достигает несколько тысяч километров. Значение площади, необходимой для обеспечения выжива-

ния популяции, зависит от характера питания и состояния кормовых ресурсов, от массы тела, от абиотических факторов и т. д. На основе моделирования выявлены следующие закономерности:

- а) при переходе от умеренных широт к тропикам площадь, требуемая для МЖП и ее выживания, возрастает;
- б) наибольшей опасности вымирания подвержены населяющие высокоизменчивые тропические местообитания хищники, наименьшей — населяющие относительно устойчивые биотопы умеренных широт растительные виды;
- в) популяциям хищников для выживания необходимы более обширные пространства, чем для растительных;
- г) вымирание по катастрофическим причинам наиболее опасно для видов и популяций с широкой амплитудой численности.

При этом необходимо учитывать и видовые особенности, и конкретные условия среды обитания. Например, при пониженной плотности расселения для сохранения вида необходима значительная площадь, при большом видовом разнообразии возрастает число неблагоприятных биотических взаимодействий и т. д.

Построение различных математических моделей показало, что для обеспечения хотя бы краткосрочного выживания популяции в естественных условиях необходимо не менее 50 особей, но чтобы имелась возможность непрерывного возникновения адаптаций — не менее 500 (Жизнеспособность..., 1989).

В искусственных условиях может действовать «правило 50 особей» — именно такой считается минимальная численность популяций, позволяющая сохранить жизнеспособность при разведении организмов в неволе, что, однако, не избавляет популяцию от утраты значительной части ее генетического разнообразия.

В табл. 12 приведены сравнительные данные исходных численностей вымерших и выживших популяций животных для национальных парков запада Северной Америки за 75 лет (Newmark, 1986):

Сопоставление таких данных с литературными позволили автору сделать вывод о том, что критическая численность МЖП (грань между выжившими и вымершими популяциями) может составлять приблизительно тысячу особей, причем эта цифра (называемая иногда «горлышком бутылки»), естественно, колеблется от вида к виду (Жизнеспособность..., 1989).

Несомненно, что человеческая деятельность снижает видовое разнообразие, и биотические системы приходят к режиму нехватки видов. Возмещение числа видов и количества особей на данной территории происходит в соответствии с принципом экологического дублирования:

- 1) исчезающий вид в рамках одного уровня экологической пирамиды заменяется другим, равноценным по функциям и положению в биоценозе;
- 2) как правило, мелкий вид заменяет крупный;
- 3) эволюционно ниже организованный вид сменяет более высокоорганизованный;
- 4) генетически лабильный сменяется менее генетически изменчивым и подверженным мутациям.

Дублирование является одним из механизмов поддержания надежности и устойчивости биоценозов и в то же время самый мобильный и быстрый способ их экологической адаптации к нарушениям условий существования. При этом возможно и межвидовое, и внутривидовое дублирование, а в сельском хозяйстве — межсортовое. Общим смыслом экологического дублирования является максимально полное использование потока энергии и стабилизация биоценозов. Однако при этом существует лишь количественная, но не качественная способность к регуляции выпадающих компонентов биоценозов (четвертый биоценотический постулат Тишлера — по Н.Ф. Реймерсу, 1994).

С экологическим дублированием связан принцип экологического высвобождения — при удалении из данного сообщества одного вида и соответствующем высвобождении жизненного пространства и вещественно-энергетических ресурсов другой вид увеличивается по численности или биомассе.

Явно неблагополучное состояние того или иного вида служит основанием для внесения его в Красные книги различного уровня: международного, федерального, регионального. Красная книга содержит сведения о редких, исчезающих либо находящихся под угрозой исчезновения видах растений и животных с целью введения режима их особой охраны и воспроизводства. Эти документы непрерывно пополняются и обновляются. Наиболее известна Красная книга Международного союза охраны природы (МСОП), с 1990 г. — Всемирного союза охраны природы. Этой организацией выпущено 5 больших томов: «Млекопитающие», «Птицы», «Земноводные и пресмыкающиеся», «Рыбы», «Редкие растения».

Международными критериями, в соответствии с которыми тот или иной вид заносится в Красные книги, являются:

1. *Ex* — практически исчезнувшие виды.
2. *E* — виды (подвиды), находящиеся под угрозой исчезновения; виды, численность которых достигла критического уровня или же места обитания претерпели столь значительные изменения, что в ближайшее время, видимо, исчезнут. Спасение таких видов невозможно без осуществления специальных решительных мер — создания заповедников и заказников, разведения в искусственных условиях, формирования генетических банков популяций.
3. *V* — виды с резко сокращающейся численностью, но встречающийся в количествах, достаточных для выживания.
4. *R* — редкие виды (подвиды), не находящиеся под непосредственной угрозой исчезновения, но встречающиеся в таких малых количествах или на таких незначительных территориях, что любая серьезная опасность может быстро приблизить вид к вымиранию. Сложность в определении таких уязвимых видов состоит в проведении границы между естественно редкими организмами либо с узким ареалом и теми, численность и ареал которых сократились под влиянием человека.

5. R_p-восстановленные виды — их численность под влиянием принятых мер начала постепенно увеличиваться, т. е. выходят из-под опасности исчезновения, но состояние таких видов по-прежнему необходимо контролировать: помимо мониторинга за состоянием популяций они не подлежат промысловому использованию.

Отдельно выделяются еще две категории:

- а) неопределенные виды — малоизвестные и недостаточно изученные, но, возможно, находящиеся под угрозой исчезновения. Недостаток сведений не позволяет уверенно оценить состояние популяций и отнести к какой-либо из предыдущих категорий;
- б) виды, у которых под угрозой исчезновения находятся аборигенные популяции (в естественных ареалах), но сохранившиеся на других территориях, куда они были завезены или попали случайно.

Информация по каждому виду содержит краткое морфологическое описание с указанием основных отличий от близкородственных видов, места распространения и обитания, численности и причин ее сокращения, данные по биологии и экологии вида, перечень принимаемых и дальнейших мер.

Красная книга России содержит разделы, аналогичные Международной Красной книге МСОП. В выпуск 1998 г. включены 562 вида растений и 246 видов животных, в том числе уссурийский тигр, белый медведь, белый, черный и манчжурский журавли, дальневосточный аист и др. Решение о включении (или об исключении) того или иного вида в Красную книгу принимает Межведомственная комиссия из специалистов и ученых различных министерств и ведомств.

Красные книги субъектов Российской Федерации, чье формирование определено законами «Об охране окружающей среды» 1991 и 2002 г., призваны способствовать усилению охраны редких и исчезающих видов растений и животных в конкретных регионах. Включение любого вида в Красную книгу означает повсеместное выведение из хозяйственного оборота и торговли, принятие действенных мер по охране и воспроизводству редких и исчезающих видов.

Популяции, даже находящиеся на грани исчезновения и фактически утратившие свою генотипическую изменчивость

(либо имеющие пониженные адаптивные возможности), не должны рассматриваться как безнадежно потерянные. Если такая популяция вновь достигнет умеренной или высокой численности, то благодаря мутационному процессу ее генетическое разнообразие может быть восстановлено, и тем самым, восстановится потенциал, необходимый для адаптивной эволюции. При восстановлении популяций необходимо учитывать и возможность повторного заселения тех или иных участков ареала (так называемых «пятен») особями того же вида в результате активной миграции. Вымирание локальной популяции (субпопуляции) определяется генетическими, демографическими и средовыми факторами, характерными для данного «пятна». В соответствии с теорией островной биогеографии Мак-Артура и Вильсона, повторное заселение пятен обусловлено территориальной структурой популяции и скоростью обмена особями между отдельными участками ареалов. В этом процессе признается существование следующих закономерностей (Diamond, 1975):

- а) более крупные пятна (или «острова») дают большее количество мигрантов;
- б) с увеличением расстояния между пятнами вероятность миграции, а, следовательно, и возможность повторного заселения падает;
- в) вероятность вымирания локальной популяции обратно пропорциональна площади «пятна» (т. е. его емкости для данного вида).

В основе комплексного подхода к сохранению и целостности наиболее важных биологических параметров вида лежат пять основных форм защиты (Флинт, 2002):

- *законодательная охрана*, обеспечивающая нормативную правовую основу сохранения вида;
- *территориальная охрана*, направленная на сохранение экосистем, восстановление и расширение ареала вида;
- *разведение «ex-situ»* (в неволе) с целью сохранения генофонда, накопления резерва особей для реинтродукции и снижения коммерческого использования природных популяций;
- *реинтродукция* (репатриация) животных из питомников для поддержания уязвимых и восстановления исчезнувших

ших видов, для образования новых либо воссоздания аборигенных популяций;

- *сохранение генофонда в низкотемпературных генетических банках.*

Примеры воздействий, направленных на сохранение видов животных, находящихся в критическом состоянии, можно было бы сформулировать следующим образом (Киселев, Киселева, 1983; Жизнеспособность..., 1989; Флинт, 2002):

А. Только для природных популяций и их местообитаний:

- перераспределение особей или генетического материала между отдельными территориями;
- увеличение емкости местообитания путем привлечения новых особей с других территорий (например, путем подкормки, устройства гнездовых платформ для птиц, установки искусственных нерестилищ для фитофильных рыб и отсыпки каменно-гравийных нерестилищ для литофильных рыб);
- ограничение расселения особей (например, путем огораживания);
- выкармливание и перекрестное выкармливание молодняка;
- снижение смертности (например, вакцинация, контроль за хищниками и паразитами, борьба с браконьерством);
- выбраковка слабых и больных животных;
- охрана и восстановление местообитаний;
- активная помощь животным при разливах нефти и в других чрезвычайных ситуациях; защита от гибели на техногенных сооружениях.

Б. Только для популяций в неволе:

- поддержание размножающихся популяций в неволе для реинтродукции или постоянного содержания в контролируемых искусственных условиях;
- сохранение генетических и демографических параметров;
- содержание гамет или зародышей в «мини-зоопарках» (например, в рефрижераторах). Сейчас такой метод получил название создания криобанков генетического материала путем замораживания при сверхнизких температурах и достаточно широко распространен. Существу-

ют также коллекции различных растений и банки культур микроорганизмов.

В. Для природных популяций и для популяций в неволе:

- реинтродукция выращенных в неволе особей или генетического материала в ранее занимаемые либо еще не занятые места обитания;
- продолжение отлова особей или сбора генетического материала для разведения в неволе.

Криоконсервация геномов редких видов позволяет сохранить генетическое разнообразие, уменьшить число животных, содержащихся в неволе без опасения инбридинга. Законсервированный таким образом наследственный материал может сохраняться длительное время в неизменном виде и транспортироваться. Технология хранения глубокомороженных клеток и их возвращения в исходное полноценное состояние достаточно хорошо разработана для самых разных видов и успешно применяется. Метод криоконсервации может быть дополнен трансплантацией эмбрионов после искусственного оплодотворения — зародыш редкого вида имплантируется (пересаживается) и вынашивается самкой систематически близкого, но обычного, распространенного вида. Подобная методика уже была успешно применена в американских зоопарках.

Совершенно очевидно, что спасение видов, находящихся на грани исчезновения — мероприятие весьма дорогостоящее и вступающее в противоречие с важными социальными программами. С точки зрения современной экологии любой биологический вид получает оценку, стремящуюся к бесконечности в силу своей бесценности и уникальности. Однако экономика оперирует лишь конечными величинами, и на практике необходимо сопоставлять расходы на спасение исчезающего вида с его потенциальной стоимостью. В приложении 2 представлен один из подходов оценки стоимости восстановления редкого вида на примере суматранского носорога, в котором с позиций теории принятия решений рассматривается вероятность вымирания видов (pE) и влияние различных мероприятий на снижение такой вероятности. В отечественной литературе использование такого подхода ранее не встречалось.

Более простой вариант расчета предложен Н.Ф. Реймерсом и Ф.Р. Штильмарком (1978). Смыслого в следующем: исходя из теории экологического равновесия, в экосистеме должно быть определенное число видов, чтобы сохранялись стабильность и надежность ее функционирования. Для любой природной системы, в соответствии с «правилом 10 %» Линдемана, смещение энергетических потоков более чем на 10—20 % от сложившегося состояния может считаться недопустимым. То есть в первом приближении можно принять, что утрата пятой части видов будет соответствовать потере экологического равновесия, и, следовательно, оценочная сумма должна распределиться именно на 10—20 % видового разнообразия планеты. Авторы предлагают принять оценочную сумму равной мировому национальному продукту, который в 70-х гг. XX века оценивался в 3 400 млрд долл. Тогда средняя условная оценочная стоимость вида (при их общем числе на Земле примерно 1,7 млн — в 1970-е гг.) будет составлять несколько больше 11 млн долл. (по отношению мирового национального продукта к критическому числу видов).

Н.Ф. Реймерс и Ф.Р. Штильмарк (1978) признают, что данная оценка является весьма приблизительной и пригодна лишь для расчетов целесообразности (т. н. «общественной оправданности») вложения средств в сохранение исчезающих видов животных и растений. Реальная же стоимость вида многократно выше приводимой — и по экономическим, и по экологическим критериям.

В «Первом национальном докладе...» (1998) приводится стоимость восстановления популяций охотничьих животных Московской области, но без указания вариантов и источника расчета (табл. 13). Можно предположить, что в графе «численность особей» речь идет о формировании или поддержании самовоспроизводящихся минимальных жизнеспособных популяций. Но на каком основании рассчитывался «коэффициент ценности», понять совершенно невозможно. Согласно табл. 13, наиболее ценным животным для Московской области является выдра, а наименее — кроты и белки. Никакой взаимосвязи ни с систематическим положением, ни с экологическими особенностями уловить не удается.

Понятие сохранения биоразнообразия означает не только запрет на полное уничтожение, но и подразумевает разумное использование биосферы человеком с тем, чтобы из биологических ресурсов извлекать максимальную пользу не только для ныне живущих, но и для будущих поколений. В сохранении видов есть еще один, сугубо прагматический аспект, отмеченный А.В. Яблоковым (1975): человек эволюционно возник и развивался на разнообразной пище, и при нынешних темпах сокращения численности и уменьшения числа видов наши потомки вряд ли согласятся с ограничением «съедобного разнообразия» до 5—6 видов животных и 3—4 видов растений. Такое разнообразие надо не только сохранять, но и приумножать и расширять в будущем.

Тема 9. Биоразнообразие и биологическое загрязнение среды. Доместикация и биоразнообразие

Научные исследования последних лет позволяют говорить об актуальности и многогранности проблем экологической безопасности. Не в последнюю очередь к ним относится так называемое биологическое загрязнение окружающей среды. Под этим понимается внесение в экосистемы несвойственных для них живых организмов, ухудшающих условия существования естественно сложившихся биотических сообществ или негативно влияющих на организм человека. Примеры биологического загрязнения среды демонстрируют, что не всякое сохранение и расширение биоразнообразия идет на пользу среде обитания и человеку.

Среди актуальных вопросов экологической безопасности, имеющих важное значение для сохранения биоразнообразия, выделяют следующие (Коробкин, Передельский, 2001):

- попадание в окружающую среду биозагрязнителей различного происхождения;
- генно-инженерные аспекты;
- перенос генетической информации от домашних форм к диким видам;
- генетический обмен между дикими видами и подвидами, в том числе риск генетического загрязнения генофонда редких и исчезающих видов;
- генетические и экологические последствия случайной и преднамеренной интродукции животных и растений.

Основными компонентами негативного биологического воздействия являются разнообразные органические соединения и патогенные микроорганизмы, попадающие в почвы, горные породы, поверхностные и подземные воды. Их источниками могут быть сточные воды, бытовые и промышленные свалки, кладбища, поля орошения, канализационные системы и т. д. Наибольшую опасность представляет загрязнение среды возбудителями инфекционных и паразитарных заболеваний. Значительные изменения окружающей среды, вызванные антропогенной деятельностью, приводят к непредсказуемым последствиям в поведении возбудителей и переносчиков опасных заболеваний. Уместно вспом-

нить принцип внезапного усиления патогенности (Реймерс, 1994): живое болезнетворное начало действует тем сильнее и разрушительнее, чем выше разница между патогенностью и резистентностью к ней, особенно при внезапном возникновении дисбаланса. Усиление патогенности может возникнуть в следующих ситуациях:

- 1) при мутации болезнетворного организма, приведшей к резкому возрастанию поражающей способности — действительно, в условиях нарастающего загрязнения среды вероятность усиления мутаций существенно выше;
- 2) при выработке болезнетворным организмом новой экологической ниши — обычно при высвобождении этой ниши другими организмами;
- 3) при внедрении нового болезнетворного организма в экосистему, где нет механизмов регуляции его численности;
- 4) при резком изменении среды обитания для организма-мишени, что снижает его способность к сопротивлению болезнетворному началу;
- 5) при неблагоприятных изменениях в структуре поражаемого вида и в снижении иммунитета.

Новая экологическая опасность возникает в связи с развитием биотехнологий и генной инженерии. При несоблюдении общепринятых норм безопасности возможно попадание в окружающую природную среду созданных искусственным путем микроорганизмов, чьи свойства мало изучены, а поведение в новых условиях не поддается прогнозированию. Однако потенциально вредное воздействие на биотические сообщества, здоровье и генофонд человека имеет определенную долю вероятности.

Не удивительно, что в новом Законе Российской Федерации от 10.01 2002 г. «Об охране окружающей среды» появилось сразу две статьи (47 и 50), в которых содержится запрет на создание, производство, разведение и использование растений, животных и микроорганизмов, не свойственных естественным экосистемам, без разработки эффективных мер против их неконтролируемого размножения, а также определяются условия, при которых возможно производство и обращение потенциально опасных веществ и микроорганизмов —

после проведения санитарно-гигиенических и токсикологических исследований, установления природоохранных нормативов и процедуры обезвреживания.

Три последних аспекта экологической безопасности приходят в определенное противоречие с широко известной деятельностью человека по выведению новых сортов растений и пород животных — селекционной работой в сельскохозяйственном производстве. В аграрном секторе производство продукции редко учитывает интересы сохранения биоразнообразия: как правило, поощряется монокультура посевов, а побочные виды (сорняки, травы и др.) подвергаются удалению или уничтожению. В то же время ведется активная работа по озеленению территорий различного назначения и созданию искусственных экосистем, где не редкость интродуцированные деревья и кустарники.

Далеко не все ныне существующее биоразнообразие сформировалось естественным путем. Вполне можно говорить о биоразнообразии антропогенного происхождения — тех форм, которые были созданы и создаются целенаправленно, путем селекции, искусственного отбора и генной инженерии. Современное сельскохозяйственное производство немыслимо без использования культурных растений и животных, высокоэффективных технологий их разведения и выращивания.

В России имеется 30 119 сортов культурных растений, в том числе 11 117 российских, среди которых подлежат охране 375 сортов (242 из них — российские). Пород домашних животных — 454, охраняемых среди них — 129 (Первый национальный..., 1998). Ведется Государственный реестр охраняемых селекционных достижений и Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию.

Как следует из табл. 14, положение с сохранением биоразнообразия сельскохозяйственных животных достаточно напряженное — в охране нуждается 28,6 % официально зарегистрированных пород. Среди таковых нет буйволов, северных оленей, перепелов, пчел, тутового шелкопряда и карпов. Но положение с породами коз, индеек, гусей, уток и цесарок следует признать критическим. Несомненно, что такая ситуация обусловлена общим кризисом сельскохозяйственного производства в стране и ослаблением селекционной работы в 1990-х гг.

**Число пород домашних животных
в Государственном реестре на 01.11.97**

Десятки тысяч сортов культурных растений созданы и хранятся во Всероссийском институте растениеводства, на Филиппинах в банке «Гермапласт» сохраняется 70 тыс. культурных сортов одного только риса и 2 тыс. его диких разновидностей. Более того, генетики методом отдаленного скрещивания создали немало сельскохозяйственных культур, не встречавшихся в природных условиях (рапс, грейпфруты, нектарину и др.), но культивируемых в значительных масштабах (Лебедева, Кривоуцкий, 2002). Искусственное разведение является весьма прибыльным: только культивирование дерева гинкго (*Ginkgo biloba*) и производство из его листьев препаратов для лечения

органов кровообращения, инсультов и других болезней ежегодно приносит Китаю до 0,5 млрд долл.

Основным опасением при попадании domestified форм в естественную природную среду является вероятность того, что у таких форм могут оказаться пониженные адаптационные свойства, ослабленный иммунитет и т. д. Действительно, человек, создавая новые сорта и породы, ориентируется на получение максимальной продуктивности, выводя при этом домашних животных из-под пресса естественного отбора. Считают, что внедрение новых сортов сельскохозяйственных культур (риса и пшеницы) на Среднем Востоке и в Азии повлекло за собой утрату генетических банков этих видов в Турции, Иране, Ираке, Афганистане. Между дикими видами и домашними формами животных в определенных условиях происходит успешная гибридизация с образованием плодового потомства (волк и собака, дикий кабан и свинья, лесная и степная кошка с домашней и т. д.). Оценить возможности и последствия утраты части генофонда диких видов при этом достаточно трудно.

В процессе репатриации и реинтродукции животных в сложившиеся экосистемы необходимо учитывать возможности возникновения конфликтных ситуаций между аборигенными и вселяемыми видами:

- вероятность уничтожения вселяемых особей хищниками;
- вероятность скрещивания искусственно полученных форм с дикими, что разрушает генофонд аборигенных популяций;
- вероятность внесения экзопаразитов и возбудителей опасных и ранее не встречавшихся заболеваний;
- возможность конкуренции за кормовые ресурсы, территорию, самок и др.

Именно поэтому одной из причин утраты видов на планете считают вытеснение естественных форм интродуцированными и экзотическими (Никаноров, Хоружая, 2000 б). Уже одно это положение свидетельствует, что в природу попадают весьма сильные и конкурентоспособные особи, а далеко не ослабленные. Вопрос о механизмах негативного воздействия доместикации (одомашнивания) на генотипическую изменчивость того или иного вида остается открытым (Пехов, 2000).

Концепция сохранения устойчивого динамического равновесия биосферы показывает, что только те виды животных и растений можно эксплуатировать длительно и успешно, воспроизводству которых человек активно способствует (Яблоков, 1975). В настоящее время в питомниках и зоопарках осуществляют искусственное разведение многих видов млекопитающих (кроме китов), большинства представителей птиц, пресмыкающихся и земноводных — по некоторым оценкам, объектами искусственного воспроизводства являются около половины всех наземных позвоночных. Число промышленных объектов аквакультуры (растений, беспозвоночных, рыб) превышает 200, не говоря уж об огромном количестве декоративных и экзотических рыб.

Многолетний международный опыт показывает, что разведение в искусственно созданной среде является практически последней надеждой в сохранении видов, попавших в бедственное положение, и их генофонда. Искусственное воспроизводство означает переход от пассивных мер охраны (например, в виде ООПТ) к активной борьбе за спасение многих видов. По современным данным, опасения, что животные, выросшие в контролируемых условиях, уже не способны к самостоятельной жизни в природной среде, сильно преувеличены — их адаптационные возможности являются достаточно высокими, что продемонстрировало принципиальную и практическую возможность возвращения выращенных животных в дикую природу (Флинт, 2002). Кроме того, в условиях контролируемого разведения и целенаправленной селекционной работы оказалось возможным преодолеть барьер инбридинга и его негативных последствий.

Тема 10. Проблемы выбора особо охраняемых природных территорий

Угроза исчезновения многих видов обусловлена не только естественным ходом эволюции или прямым воздействием человеческой деятельности. Главная причина — сокращение пригодных для жизни местообитаний как в территориальном, так и в экологическом смысле. Идея биологических резерватов или особо охраняемых природных территорий базируется прежде всего на попытках сохранить биоразнообразие в составе экологически полноценных природных популяций, а не в искусственных условиях зоопарков, звероферм и др. Наряду с искусственным воспроизводством создание охраняемых территорий представляет реальную программу действий по охране и восстановлению редких и исчезающих видов, поддержанию генетического и экосистемного разнообразия. Сохранение сообществ и экосистем позволяет сохранить большое число видов в естественных условиях, в то время как сохранение отдельных видов путем искусственного разведения зачастую сложно, дорого и в ряде случаев малоэффективно.

Особо охраняемые природные территории (ООПТ) — прежде всего территориальная форма охраны природы, исключаящая, строго ограничивающая или четко регламентирующая любое использование природных ресурсов; обеспечивающая сохранение и восстановление различных вариантов биологического разнообразия, природной и природно-культурной среды — как при естественном ходе природных процессов, так и при определенных видах хозяйственной деятельности (Дежкин, Пузаченко, 1999).

По другому определению, ООПТ — это участки суши или водной поверхности, которые в силу своего природоохранного и иного значения, полностью или частично изъяты из хозяйственного оборота и для которых установлен особый режим охраны и использования.

Особо охраняемые природные территории предназначены для выполнения ряда функций, главные из которых:

- поддержание устойчивого экологического баланса (экологического равновесия) на планете;

- сохранение видового и генетического разнообразия биологических ресурсов;
- более полное представление биогеоценотического (ландшафтного и экосистемного) разнообразия биомов страны;
- изучение эволюции экосистем и влияния на них антропогенных факторов;
- решение специфических хозяйственных и социальных задач.

Территориальные формы организации ООПТ достаточно полно описаны в трудах Н.Ф. Реймерса и Ф.Р. Штильмарка (1978), В.В. Дежкина и Ю.Г. Пузаченко (1999), В.А. Брылева и В.А. Сагалаева (2000) и др. Юридические нормы, заложенные в качестве законодательного обоснования выделения и функционирования охраняемых территорий любого ранга (природных заповедников, национальных и природных парков, природных заказников, памятников природы, дендрологических парков и ботанических садов) закреплены в Федеральном законе Российской Федерации «Об особо охраняемых природных территориях» (1995 г.).

Восстановление нарушенных и деградирующих экосистем жизненно важно для сохранения биоразнообразия на многих территориях, подверженных хозяйственной деятельности. В этом случае экологическое восстановление определяется как процесс целенаправленного изменения местности для воссоздания естественных и исторически сложившихся экосистем, восстановления их структур, функций, разнообразия и динамики. Р.Б. Примак (2002) приводит четыре основных подхода при восстановлении биологических сообществ и экосистем:

1) Пассивный подход, не предполагающий никаких действий по отношению к экосистемам — из-за высокой стоимости восстановления или отрицательных результатов предыдущих попыток. Опыт показывает, что во многих случаях экосистема восстанавливается самостоятельно в результате сукцессий, хотя и за более длительные промежутки времени.

2) Замена одной деградировавшей экосистемы на более продуктивную (например, сильно пострадавший от пожаров лесной массив можно заменить пастбищем). Такой подход достаточно широко применяется в России — например, в концепции адаптивного лесоаграрного природопользования (Петров,

1998). При этом на данной территории возникает новое биотическое сообщество и восстанавливается ряд экосистемных функций — в частности, сохранение почв и образование гумуса.

3) Реабилитация некоторых прежде доминировавших видов — например, замена старого лесного массива плантацией молодых деревьев, что очень часто практикуется в лесоразведении.

4) Полное восстановление территории до первоначального видового состава и структуры экосистем путем активной реинтродукции растений и животных с неповрежденных участков.

Мы остановимся на ряде редко затрагиваемых вопросов по выбору ООПТ, их возможностях для сохранения биоразнообразия. Основные проблемы, связанные с организацией ООПТ, можно свести к пяти пунктам, в различной степени освещенных в литературе:

1) Где создавать новые заповедники и природные парки?

2) **Какую площадь** они должны занимать?

3) Нужно ли **регулировать численность и продуктивность** растений и животных на таких территориях?

4) **Сколько** представителей исчезающих видов нужно сохранить в заповедниках, чтобы предотвратить их вымирание?

5) **Какие формы хозяйственной деятельности** приемлемы на заповедных территориях (туризм, рекреация и т. д.)?

Главным критерием при определении места ООПТ должна стать их функция (ресурсоохранная, средообразующая, видоохранная), а не фактическое состояние той или иной территории. И самих ООПТ должно быть столько, чтобы они в первую очередь поддерживали экологическое равновесие в биосфере и среду обитания людей в оптимальном состоянии (Реймерс, Штильмарк, 1978).

Функции сохранения естественной среды и биоразнообразия предусматривает осуществление различных программ на следующих уровнях:

- видов и популяций, их генетического и фенотипического разнообразия;
- экологических ниш как потенциальных условий существования популяций;
- местообитаний как условий, необходимых для выживания популяций и реализации ими сезонных функций (размножения, нагула, миграций, зимовки);

- экосистем в ходе естественных природных циклов;
- ландшафтов с естественным или частично управляемым ходом природных процессов;
- культурных ландшафтов.

С генетико-эволюционной точки зрения охраняемые территории должны обеспечивать эффективную численность популяций, позволяющую поддерживать генетическое разнообразие видов и естественный ход эволюции. Для этого в излюбленных для вида биотопах необходимо соблюдать биологически оптимальную плотность популяций, а их общая численность должна составлять не менее 1000 особей — по данным ряда авторов, это позволяет сохранить 99 % генетического разнообразия вида как минимум в 20 поколениях. При минимальной численности коэффициент инбридинга не должен превышать 0,333 (Жизнеспособность..., 1989). Достаточно широко распространено мнение: чем подвижнее изучаемая систематическая группа живых организмов, тем больше должен быть участок для ее сохранения; чем менее разнообразен видовой состав экосистем, тем они уязвимее и тем больше должна быть площадь охраняемой территории.

На пространстве бывшего СССР в 1970-е гг. территории, на которых интенсивная и традиционная эксплуатация природных ресурсов не велась вообще или не являлась главной задачей, составляли свыше 175 млн га (около 8 % всей площади страны). В те же годы в Японии этот показатель составлял примерно 14 %, в Англии 9 %, в США 12 %, а вот в ФРГ всего 1,1 %. В 1997 году положение в России складывалось следующим образом (табл. 15):

Таблица 15

**Особо охраняемые природные территории России в 1997 г.
(Коробкин, Передельский, 2001, Флинт, 2002)**

Среди исследователей по-прежнему нет единого мнения — какую площадь должны занимать охраняемые природные территории. Для ботанического резервата в Англии называлась площадь в 32 га, для прибрежных морских парков 100 кв. миль (259 км²). Исходя из правила Дарлингтона, теоретический размер территории для максимально возможного числа видов равен 100 млн га, а сокращение ее площади в 10 раз чревато потерей 50 % видов (Реймерс, Штильмарк, 1978). Н.Ф. Реймерс (1994) называет оптимальными следующие площади резерватов: свыше 1 млн га — в тундре, 250 тыс. га — в тайге и пустыне, в бореальных лесах — 50—100 тыс. га, в степях — не менее 10 тыс. га, для морского шельфового резервата — 25—30 тыс. га. В.В. Дежкин и Ю.Г. Пузаченко (1999) считают, что к почти полному поддержанию естественных процессов саморегуляции среды, сохранению и даже расширению биоразнообразия способны ООПТ с площадью не менее 400—900 км², а к полному самовоспроизводству — при площади более 4—10 тыс. км².

Ряд американских исследователей считает, что теория островной биогеографии Р. Макартура и Е. Вильсона создает возможность для планирования резерватов, предназначенных для сохранения экосистемного и видового разнообразия. Применительно к ООПТ, заповедники рассматриваются как «острова» естественного биологического сообщества, окруженные «сушей», которая оказалась вне промышленного производства, фермерства, скотоводства и других видов хозяйственной деятельности. Предполагается, что на каждом длительно существующем острове устанавливается определенное равновесие между числом видов-иммигрантов (пришельцев) и аборигенных видов, близких к исчезновению в силу небольших размеров островов. При прочих равных условиях равновесное число видов будет меньше:

- на наиболее удаленных друг от друга островах;
- на мелких островах;
- на островах с менее разнообразными биотопами.

В рамках данной теории ООПТ могут рассматриваться как участки, в той или иной мере изолированные от территориальных обменов. Но такие континентальные (а не островные океанические) территории крайне редко остаются изолированными, и в силу закона Г.Ф. Хильме (см. тему 5) островной

эффект может привести к постепенной утрате биоразнообразия, особым формам динамики численности, своеобразным направлениям в сукцессии экосистем и т. д.

Ж. Diamond (1975), развивая принципы островной биогеографии применительно к охраняемым территориям, пришел к трем основным выводам:

1) Разные виды для своего сохранения требуют неравнозначной минимальной территории.

2) Число видов, устойчиво сохраняемых тем или иным резерватом, зависит от размеров охраняемой территории и степени изоляции ее от сходных ландшафтов. Резерваты, непосредственно соседствующие с участками родственной биоты, успешнее выполняют свою роль.

3) Видовое разнообразие, сохраняемое в резервате, находящемся среди нарушенной природы, как правило, будет уменьшаться до тех пор, пока не уравнивается с числом видов вне его. Чем меньше площадь резервата, тем скорее будут исчезать с его территории охраняемые виды.

В то же время в каждой ООПТ необходимы три территориально-структурных элемента: полностью заповедная центральная зона («ядро»), «буферная зона» и зона восстановления естественных процессов (Криницкий, 1982). Дж. Магмагон (1977) приводит интересные данные по предпочтительной геометрической форме заповедных земель:

- а) крупные заповедники лучше мелких;
- б) при равной площади один крупный заповедник лучше, чем несколько маленьких;
- в) территория, близкая по форме к кругу, предпочтительнее других;
- г) взаимно прилегающие и близко расположенные заповедники лучше разрозненных и отдаленных;
- д) более мелкие, но связанные между собой заповедники, предпочтительнее, чем не сообщающиеся, при той же площади.

Возможно, с последней особенностью связана идея системы (сети) ООПТ и экологических каркасов. Сеть ООПТ, по В.В. Дежкину и Ю.Г. Пузаченко (1999), представляет сочетание функционально и территориально дополняющих друг друга охраняемых территорий, которые организованы с учетом ес-

тественных физико-географических условий и различных форм хозяйственной деятельности. Эти пространственно разделенные территории связываются между собой зелеными (экологическими) коридорами, каналами, каркасами и включают различные водоохранные, лесозащитные, санитарные, лесопарковые зоны. Таким образом обеспечивается связь между территориальными системами и свободный обмен различными компонентами биологического разнообразия. Зеленые коридоры позволяют растениям и животным расселяться с одной территории на другую, способствуют обмену генами и колонизации новых подходящих местообитаний, помогают охранять животных, которые активно мигрируют в поисках пищи. Роль зеленых коридоров могут брать на себя даже официально не охраняемые элементы ландшафтов. Такое строение экологических каркасов использовалось в СССР при разработке территориальных комплексных схем охраны природы (ТерКСОПов). В настоящее время разработка системы природоохранных каркасов ведется главным образом в регионах, а не на федеральном уровне. Например, схема формирования такого регионального ландшафтно-экологического каркаса для Волгоградской области приведена В.А. Брылевым и Н.О. Рябининой (2001).

Дж. Франклин (1977), анализируя выбор территорий под биосферные заповедники (высшую форму ООПТ), отмечает:

1. Территория биосферного заповедника должна иметь большую площадь с разнообразными ландшафтами в естественном или близком к нему состоянии, и в то же время быть репрезентативной (представительной) в отношении биологических и физико-географических особенностей для определенной провинции, включая биотические сообщества.
2. Территория должна обладать высокой жизнеспособностью, т. е. самостоятельно обеспечивать свое функционирование как заповедного участка, иметь возможность проведения крупномасштабных экспериментов без нарушения биоты.
3. Основными направлениями использования территории биосферных заповедников должны быть сохранение биоразнообразия и научно-исследовательские программы.

В.А. Ковда и А.С. Керженцев (1977) дополняют, что при научных наблюдениях в биосферных заповедниках возникает потребность в разграничении состояния биосферы в процессе естественной эволюции от изменений, вызванных антропогенной деятельностью. Поэтому на заповедных ООПТ должны быть не только естественные экосистемы, не затронутые деятельностью человека, но и экосистемы в разных стадиях хозяйственного использования. Поэтому при выборе места расположения биосферных заповедников необходимо предусмотреть достаточно большую площадь, включающую:

- 1) территорию вне сферы хозяйственного использования — собственно заповедник с типичным для данной природной зоны ландшафтом, полностью охраняемым от вмешательства человека. Главная задача такой территории — сохранение и поддержание генофонда и генетического разнообразия;
- 2) территорию с типичным для природной зоны естественным ландшафтом, подверженную незначительному антропогенному воздействию со стороны местного населения;
- 3) территорию, интенсивно эксплуатируемую в режиме использования биологических ресурсов, т. е. сельское, лесное или рыбное хозяйство.

Территории, интенсивно используемые промышленностью или строительством, относятся уже к антропоэкосистемам (или техносфере) и к биосферным заповедникам причислены быть не могут. Авторы приходят к выводу, что при такой организации биосферных заповедников имеется возможность одновременно слежения как за фоновым состоянием естественных экосистем, так и за динамикой антропогенных изменений.

Значение природных охраняемых территорий возрастает с увеличением степени освоения местности. По данным моделирования, полная освоенность территории приводит к минимуму полезной продукции, равной только четверти от потенциального максимума, а он достигается при 40 % освоенной территории и 60 % площадей естественных экосистем (Одум, 1986).

Различные виды ООПТ предусматривают и разный режим допуска туристов. Природные и национальные парки, создаваемые для отдыха людей или для демонстрации природ-

ных достопримечательностей, являются, с одной стороны, исключительно выгодным коммерческим делом, но с другой — требуют определенных ограничений в воздействии человека на природные комплексы. Вполне вероятны такие влияния, как срывание привлекательных цветов, сбор лекарственных или декоративных растений, отпугивание животных — все это в той или иной мере воздействует на биоразнообразие. Поэтому требуются определенные меры по охране естественных комплексов, самой простой из которых является разделение парковых зон на отдельные территории для прогулок, для отдыха и пикников на свежем воздухе, для любительского рыболовства и, наконец, на участки интенсивного обслуживания (дороги, автостоянки, пункты питания и др.). Международный опыт показывает, что подобным образом удастся сохранять территории с уникальными экологическими или историческими объектами в режиме строгой охраны, в том числе сохранения редких и исчезающих видов растений и животных.

Помимо вышеназванных форм ООПТ, в мировой практике существуют формы территорий, официально не принадлежащих к охраняемым, но имеющих важный статус ценных природных объектов. Так, Рамсарской конвенцией 1971 г. охраняются так называемые водно-болотные угодья (ВБУ), куда включены различные континентальные и морские прибрежные водоемы. Главной задачей данного соглашения является предотвращение деградации и исчезновения ВБУ, их сохранение и устойчивое использование. В мире и в Российской Федерации дополнительной формой охраны птиц является выделение ключевых орнитологических территорий (КОТР). На примере водно-болотных угодий можно рассмотреть критерии, по которым те или иные территории получают ранг международного значения (их называют критериями Монтре).

Водно-болотное угодье считается имеющим международное значение, если оно удовлетворяет хотя бы одному из следующих условий:

I. Критерии репрезентативности или уникальности ВБУ:

- а) оно является хорошим примером естественного или близкого к естественному ВБУ, характеризующего конкретный биогеографический регион;

- б) является хорошим примером естественного или близкого к естественному водно-болотного угодья, общего для нескольких регионов;
- в) является примером ВБУ, играющего существенную гидрологическую, биологическую, экологическую роль в естественном функционировании крупного речного бассейна или прибрежной системы, особенно если оно занимает трансграничное положение;
- г) является примером особого типа ВБУ, редкого или необычного для данного биогеографического региона.

II. Общие критерии, основанные на растениях и животных:

- а) ВБУ обеспечивает существование значительного количества редких, уязвимых или находящихся под угрозой уничтожения видов или подвидов растений и животных, либо значительного количества особей одного или нескольких таких видов;
- б) угодье представляет особую ценность для поддержания генетического или экологического разнообразия в регионе благодаря качеству и своеобразию своей флоры и фауны;
- в) имеет особую ценность в качестве местообитания растений и животных на критических стадиях их биологического цикла;
- г) представляет особую ценность для одного и более эндемичных видов или сообществ растений и животных.

III. Специальные критерии, основанные на водоплавающих птицах:

- а) регулярно поддерживает существование не менее 20 тыс. водоплавающих птиц;
- б) регулярно поддерживает существование значительного числа особей из определенных групп птиц, показательных в отношении ценности, продуктивности или разнообразия ВБУ;
- в) при наличии данных о численности популяций ВБУ регулярно поддерживает существование 1 % особей в популяции одного и более вида или подвида.

IV. Критерии, основанные на рыбах:

- а) ВБУ поддерживает существование значительной части местных подвидов или семейств рыб, их циклов разви-

тия; взаимодействия видов или популяций, что является показательным в отношении пользы и ценности ВБУ и тем самым вносит вклад в биологическое разнообразие планеты;

- б) является важным источником пищи для рыб, нерестилищем, рыбопитомником или лежит на миграционном пути, от которого зависят популяции рыб внутри ВБУ или вне его.

Среди водно-болотных угодий России ранг международного значения имеют, например, дельта Волги, озеро Байкал, озеро Маныч-Гудило и др., предложена к аттестации на такой ранг Волго-Ахтубинская пойма.

В отличие от ООПТ, формирование которых является прерогативой каждой страны, водно-болотные угодья подлежат охране независимо от национальной принадлежности.

Ключевая орнитологическая территория (КОТР) — территория, которая в силу своих биотопических, исторических или иных причин служит местом концентрации одного или нескольких видов птиц — в период гнездования или линьки, на местах зимовки или отдыха во время миграций. Это наиболее ценные для птиц участки земной или водной поверхности, деградация которых отрицательно сказывается на благополучии отдельных популяций и видов птиц (Ключевые ..., 2000). Программа КОТР разработана в рамках международной концепции «Important Bird Areas», получившей признание в качестве одного из основных стратегических подходов к охране птиц. Выделение КОТР (в России их описано около 700) основано в первую очередь на количественных показателях численности птиц на конкретных территориях, что позволило выделить наиболее уязвимые и близкие к исчезновению виды.

Подобно системе водно-болотных угодий, выделение КОТР осуществляется по ряду критериев, позволяющих указать на ранг территории — всемирного или регионального значения. Главным отличием от критериев ВБУ является определение *порогов численности* для гнездящихся, мигрирующих или зимующих птиц и *площадей гнездовых ареалов*. Соответственно та или иная категория присваивается, если число птиц на данной территории равно или превышает пороговое значение.

А. Ключевые орнитологические территории всемирного значения³.

Категория А 1: на выделяемой территории регулярно обитает значительное число особей одного или нескольких видов, находящихся под глобальной угрозой исчезновения, а также тех, которые в будущем могут попасть в эту категорию.

Категория А 2: известно или предполагается, что на выделяемой территории обитает значительное количество видов-эндемиков или же значительная часть популяции одного вида с ограниченным ареалом. Эта категория распространяется на виды с гнездовым ареалом менее 50 тыс. км².

Категория А 3: известно или предполагается, что на выделяемой территории обитает значительное количество видов, распространение которых ограничено одним биомом (таких на территории Европы выделено 4 — тундра, тайга, высокогорье и средиземноморье).

Категория А 4:

А 4.1. Известно или предполагается, что на выделяемой территории обитает постоянно или временно не менее 1 % биогеографической популяции водоплавающих и околоводных птиц, образующих значительные скопления.

А 4.2. Известно или предполагается, что на выделенной территории обитает не менее 1 % мировой популяции морских птиц, образующих скопления.

А 4.3. Известно или предполагается, что на выделяемой территории держится более 20 тыс. особей водоплавающих и околоводных птиц или 10 тыс. пар морских птиц одного или нескольких видов.

А 4.4. Известно или предполагается, что территория располагается в пределах сужения пролетных путей миг-

³ Критерии для КОТР регионального масштаба содержатся в изданиях «Ключевые орнитологические территории России», издаваемых с 2000 года.

рирующих птиц (т. н. «бутылочного горлышка»), через которые пролетает не менее 1 % популяции какого-либо мигрирующего вида.

Категория А 4 применима для видов, уязвимость которых связана с образованием скоплений в местах гнездования и линьки, на зимовке и путях миграций.

Необходимо понимать, что выделение ВБУ или КОТР любого ранга не означает автоматической охраны данной территории. ВБУ и КОТР не относятся к особым формам охраняемых территорий и могут служить лишь основой при создании их. В то же время участки ВБУ и КОТР зачастую совпадают в пространстве, что облегчает возможность их выделения в виде ООПТ или при формировании экологического каркаса того или иного региона.

Таким образом, охраняемые природные территории имеют огромное значение в жизни каждой страны и планеты в целом. Как бы ни была высока экономическая оценка ООПТ, она несопоставима со средорегулирующим и социальным значением, поскольку сохранение экологического равновесия на Земле — вопрос жизни и смерти для живых организмов и для человека в том числе.

Тема 11. Угрозы биоразнообразию водно-болотных угодий Волгоградской области ⁴

На примере водно-болотных угодий можно рассмотреть основные региональные угрозы биоразнообразию, вызванные как естественными причинами, так и антропогенной деятельностью в процессе социально-экономического развития региона во второй половине XX века.

К водно-болотным угодьям Волгоградской области следует отнести:

- 1) участок Волгоградского водохранилища от границы с Саратовской областью до Волгоградского гидроузла (протяженность 234 км) с крупными левобережными притоками Еруслан и Торгун, образующими общий залив;
- 2) участок реки Волга от Волгоградского гидроузла до границы с Астраханской областью протяженностью 86 км;
- 3) Волго-Ахтубинскую пойму в пределах Волгоградской области;
- 4) Цимлянское водохранилище до границы с Ростовской областью (197 км);
- 5) реку Дон от границы с Ростовской областью до верхнего плеса Цимлянского водохранилища протяженностью 253 км и речную сеть Дона в виде 199 водотоков с общей протяженностью 8182 км, включая крупные притоки — Хопер, Медведицу, Иловлю, Тишанку, которые имеют круглогодичный водоток в среднем и нижнем течении;
- 6) пойменные озера Дона и его притоков, существующие в основном как временные водоемы в весенне-летний период;
- 7) Сарпинские озера в пределах Волгоградской области до границы с Калмыкией;

⁴ Материал для данной темы собран автором в процессе работы по гранту Программы Развития Организации Объединенных Наций и Глобального экологического фонда «Сохранение биоразнообразия водно-болотных угодий Нижней Волги».

8) соленые озера Приэльтона в левобережной части За-
волжья;

9) антропогенные ВБУ:

а) Волго-Донской судоходный канал им. В.И. Лени-
на с каскадом малых водохранилищ (Варваровс-
кое, Береславское и Карповское) общей протяжен-
ностью 101 км;

б) искусственные пруды (более 2000), запруды, ир-
ригационные каналы, пруды-отстойники, пруды-
накопители различного назначения и площади —
общее число в области превышает 6700.

Общая площадь водных объектов Волгоградской области составляет 489,4 тыс. га (4,6 % от территории области), болота занимают 35,2 тыс. га (Материалы..., 2000).

Вышеперечисленные водно-болотные угодья Волгоградской области представляют экосистемное биоразнообразие, поскольку имеют различный гидрологический режим и химический состав вод, специфическую флору и фауну. ВБУ области в различной степени подвергаются антропогенному воздействию, что определяет разный подход к определению угроз существующему видовому и генетическому биоразнообразию и соответственно различный характер мероприятий по его сохранению при нынешнем уровне социально-экономического развития области.

Проблемы изучения водно-болотных угодий определяют решения Рамсарской конвенции, которая подписана Россией в 1975 году. В рамках этой конвенции предложена классификация водно-болотных угодий, критерии их глобальной ценности и уникальности. В Нижневолжском регионе России к объектам, имеющим международное значение, отнесены дельта Волги, предложена в качестве перспективного объекта аналогичного ранга Волго-Ахтубинская пойма.

11.1. Угрозы биологическому разнообразию

Утрата биологического разнообразия в настоящее время признается одной из глобальных экологических проблем, поскольку может привести к катастрофическим последствиям для благополучия человека и даже его существования как биологического вида. Уменьшение биоразнообразия связывают с

потерей устойчивости функционирования как отдельных экосистем, так и биосферы Земли в целом (Одум, 1986, Никаноров, Хоружая, 2000). В последние два столетия и особенно во второй половине XX века темпы исчезновения отдельных видов резко возросли, в категорию исчезающих вовлекаются все новые виды, бывшие в недавнем прошлом вполне благополучными. Главные причины утраты видов (фрагментация ареалов, модификация и деградация среды обитания; чрезмерная эксплуатация биологических ресурсов; загрязнение окружающей среды и вытеснение аборигенных видов интродуцированными «пришельцами») носят главным образом антропогенный характер.

Среди угроз биоразнообразию можно выделить две основные группы факторов: технологические и экологические. Так, среди главных причин уничтожения видов птиц и млекопитающих в последние 300 лет — неумеренная охота и борьба с отдельными видами как с предполагаемыми вредителями. Не меньшее число видов исчезло с лица Земли и по чисто экологическим причинам: из-за коренного изменения биотопов, нарушений биоценотических связей при появлении новых хищников или возбудителей болезней (Шилов, 2000).

Такой же разрушительной стала деятельность человека по отношению к растительности, главной угрозой биоразнообразию является неумеренная вырубка лесов. Общеизвестно, что леса регулируют газовый состав атмосферы и поверхностный сток, поглощают атмосферные загрязнители и т. д. В настоящее время в России степень трансформации широколиственных лесов достигает 37 %, тайги от 5 до 15 % от общей площади биома, что связано прежде всего с экстенсивными лесозаготовками. Леса на всей планете занимают около 42 млн км², но их площадь ежегодно уменьшается на 2 %. Широкомасштабные вырубки влекут за собой гибель флоры и фауны в богатейших лесных фитоценозах. В структуре лесного фонда происходит замена ценных хвойных пород на менее качественные (осина, ива, береза и др.).

Конкретные причины утраты биологического разнообразия для животного мира (по В.И. Коробкину и Л.В. Передельскому, 2001) могут быть сформулированы следующим образом (см. табл. 16):

Таблица 16

11.2. РЕГИОНАЛЬНЫЕ УГРОЗЫ БИОРАЗНООБРАЗИЮ

К важнейшим угрозам биоразнообразию для водно-болотных угодий Волгоградской области, сложившимся в последние 30—40 лет, следует отнести:

- зарегулирование стока рек;
- рост безвозвратного водопотребления;
- интенсивный и неравномерный промысел;
- загрязнение водных объектов.

Вместе с тем существует и ряд новых угроз, связанных с социально-экономическим развитием региона (пуск Ростовской атомной электростанции, перспектива нефте- и газоразведки в Волго-Ахтубинской пойме и строительство автомагистрали через нее и др.). Анализ различных факторов позволяет прийти к заключению, что наибольшие угрозы биоразнообразию существуют для рыбных ресурсов и орнитофауны. По отношению к растительному миру водно-болотных угодий и беспозвоночным животным проблема сохранения биоразнообразия упирается, во-первых, в существование самих водоемов, и во-вторых, в предотвращение дальнейшего загрязнения и регулирования качества воды в них.

По данным на 01.01.97, в Красную книгу области необходимо занести (Гос. доклад... в 1996 году, 1997) следующее количество видов:

Таблица 17

Уточненный и дополненный список по положению на 1 ноября 1999 года для Волгоградской области приводится в «Гос. докладе... в 2000 году» (2001).

Незначительное количество видов, нуждающихся в занесении в Красную книгу, по сравнению с общим количеством видов, обитающих на территории области, не дает повода к оптимизму и самоуспокоенности, поскольку каждый вид уникален, неповторим и бесценен.

УГРОЗЫ БИОРАЗНООБРАЗИЮ РАСТИТЕЛЬНОГО И ЖИВОТНОГО МИРА

Растительный мир и лесные ресурсы Волгоградской области достаточно разнообразны, на ее территории насчитывается более 1700 видов только высших растений, что обусловлено многообразием климатических и экологических условий и особенностями географического положения. Общий запас древесины оценивается почти в 29 млн м³; площади, покрытые лесом, даже возрастают (см. табл. 18):

Таблица 18

В области ведется активное искусственное воспроизводство лесных насаждений — выращиваемых сеянцев (34,2 млн шт. в 1996 г.) достаточно для обеспечения собственных потребностей.

В Волгоградской области Г.Ю. Клинкова (1998) выделяет 4 флористических комплекса водоемов:

- 1) политопный — включающий широко распространенные и экологически пластичные виды;
- 2) пойменный — широко распространенные виды преимущественно пресноводных местообитаний;
- 3) родниковый — виды с более северными, чаще бореальными ареалами, обитающие на выходах грунтовых вод, чаще всего в сырых ольшаниках;
- 4) лиманный — виды с южными ареалами (древнесредиземноморскими, циркумкаспийскими и др.), отмечаемые, как правило, во временных водоемах.

Основные сложившиеся угрозы биоразнообразию для флоры ВБУ:

- засушливые погодные условия, ведущие к изменениям гидрологического и гидрохимического режимов водоемов;

- усиление безвозвратного водопотребления, особенно из малых рек, что приводит к пересыханию многих водотоков и водоемов и гибели растений;
- прямое антропогенное воздействие на растительные сообщества, особо усилившееся в последнее десятилетие,
- вырубка деревьев в прибрежных зонах, распашка водохранимых зон, загрязнение и замусоривание водоемов и прибрежных полос, выпас скота вблизи водоемов.

По данным Г.Ю. Клинковой (Красная книга..., 1992), флора водоемов претерпевает наиболее сильные изменения:

- в местах сбросов промышленных и сельскохозяйственных сточных вод;
- в местах водозаборов;
- в местах рекреационной нагрузки.

Многие водоемы нуждаются в эффективной биологической мелиорации и улучшении санитарно-гидробиологического режима. Например, озера Волго-Ахтубинской поймы и нерестилища Цимлянского водохранилища сильно заросли высшей водной растительностью. Это может быть связано с уменьшением проточности и приведет к превращению многих малых водоемов в болота. Ухудшение гидрологического режима малых рек в значительной мере обусловлено нерациональным использованием земельных угодий на водосборах и сокращением поверхностного стока:

- интенсивной распашкой с использованием тяжелой техники;
- увеличением овощных, полевых и кормовых севооборотов, сопровождающихся усилением орошения; переносом участков выращивания на пойменные земли;
- нерациональным соотношением и размещением пахотных, лесных и луговых угодий.

Такие мероприятия ведут к изменениям поверхностного стока, интенсивному смыву почв и транспортировке продуктов эрозии к водоисточникам, истощению и пересыханию многих водоемов и водотоков. Площадь земель, подвергшихся водной эрозии, в 1996 г. составила 2249,1 тыс. га, в 1980 г. этот показатель составлял всего 89,7 тыс. га. Несомненно, что изменения гидрологического и гидрохимического режима водоемов определяют качественные и количественные изменения фитокомплексов водно-болотных угодий.

В прямой охране нуждаются не менее 35 видов растений (Клинова, 1998, Клинова и др., 2000). В Красную книгу области предлагается внести 211 видов растений (Гос. доклад... в 2000 году, 2001) — в это число входят все виды, а не только связанные с водно-болотными угодьями.

В последние годы среди местных форм использования растительных ресурсов в хозяйственных целях следует отметить:

- вырубку деревьев в прибрежных зонах для использования в качестве топлива (ввиду отсутствия у сельского населения средств на приобретение угля);
- заготовку леса на хозяйственные нужды в северных районах области;
- изготовление камышовых матов для строительства домов (в последние годы при отсутствии дефицита строительных материалов спросом не пользуются);
- неконтролируемый сбор лекарственных растений;
- выпас скота в водоохраных зонах, что ведет к деградации растительного покрова в них.

Основными направлениями ликвидации угроз биоразнообразие растительного мира следует считать активную охрану водоемов, предотвращение неконтролируемого хозяйственного использования и загрязнения, агролесомелиорацию прибрежных зон.

Видовое разнообразие беспозвоночных Волгоградской области оценивается в несколько десятков тысяч видов. В.П. Гореловым (2000) составлен перечень беспозвоночных различных таксономических единиц по водоемам области, общее количество которых приведено в табл. 19:

Таблица 19

Однако, по мнению автора, водные беспозвоночные в области изучены недостаточно, особенно в условиях антропогенного воздействия; далеко не все водоемы охвачены гидро-биологическими наблюдениями.

Тингутинский и Сарпинско-Цацинский водно-болотные резерваты включены в «Экологический каркас» Волгоградской области в качестве перспективных энтомологических заказников с целью сохранения биоразнообразия водных беспозвоночных (Гос. доклад... в 2000 году, 2001). В Красную книгу области предлагается внести 53 вида беспозвоночных (Там же).

Прямому воздействию промысла подвержены только речные раки, ежегодный вылов которых в 60—70-х гг. составлял десятки тонн, максимум (203 тонны) пришелся на 1965 г. В настоящее время численность раков в Волго-Ахтубинской пойме и в бассейне Дона постепенно возрастает. После введения запрета на промысловый и любительский лов раков в 1996 г., в 2000 году вновь была выделена квота на их добычу в количестве 5,7 тонн, но освоена она была меньше чем наполовину — в Волгоградском водохранилище, Волго-Ахтубинской пойме, водохранилищах ВДСК и малых водоемах добыто 2,13 тонны. ОДУ (общий допустимый улов) по реке Дон на 2002 год установлен в количестве 4 тонн. Судя по рынкам г. Волгограда, раков добывают и любители, реализующие раков в небольших количествах.

Некоторое количество водных беспозвоночных добывают аквариумисты-любители в качестве живого или сухого корма для экзотических видов аквариумных рыб, но оценить уровень такого промысла не представляется возможным.

Главным направлением сохранения биоразнообразия беспозвоночных ВБУ следует считать охрану водных объектов и поддержание приемлемого санитарно-гидробиологического режима в них. Важнейшей причиной резкого падения численности речного рака в водоемах стало интенсивное загрязнение водной среды, особенно биогенными элементами и органикой. Несомненно, следует заниматься и искусственным воспроизводством данного вида, который по вкусовым качествам превосходит многие виды ракообразных, разводимых в разных странах мира. Применительно к Волгоградской области имеется разработанная технология получения молоди, в 1996 г. в водоемы области было выпущено 96 тыс. штук. Однако дальше экспериментальных работ дело не пошло; начатое в том же году строительство нерестово-выростного ракового питомника прекращено из-за отсутствия финансирования. Но потребность в

молоди существует по-прежнему, причем более целесообразно построить такой питомник не на Волге, а на Дону, где качество воды лучше по многим показателям (Гос. доклад... в 1996 году, 1997).

Общее количество видов позвоночных животных в области составляет от 360 до 380. Как и для сухопутных экосистем, антропогенное воздействие на позвоночных ВБУ проявляется в сокращении численности многих популяций. Наиболее сильное влияние на биоразнообразие позвоночных оказали и оказывают:

- зарегулирование стока и неустойчивый гидрологический режим водоемов;
- перекрытие путей миграций, нарушение условий нагула и воспроизводства;
- любительская охота и браконьерство.

Среди земноводных, представленных 9 видами, нет ни одного, нуждающегося в особой охране или близкого к исчезновению. Так же обстоит дело и с пресмыкающимися, которых в области насчитывается 17 видов.

Видовое разнообразие рыб в области представлено более чем 60 видами и подвидами, обитающими в многочисленных естественных и искусственных водоемах. Характеристика угроз для биоразнообразия ихтиокомплекса как наиболее уязвимого звена водных экосистем и наиболее значимого хозяйственного компонента для области и России в целом, условия его сохранения рассматриваются в особом разделе по каждому компоненту ВБУ. В Красную книгу области предлагается внести 24 вида и подвида, часть которых давно уже не встречается (Гос. доклад ... в 2000 году, 2001).

Орнитофауна наиболее многочисленна и разнообразна. В области насчитывается около 230 видов птиц, относящихся к 17 отрядам. Часть из них представляет оседлые формы, многие гнездятся, ряд видов встречается во время сезонных миграций на пролете. Положение с птицами можно было бы считать вполне благополучным — в области открыта ежегодная весенняя (10-дневная) и осенняя (с конца августа по 30 ноября) охота при ежедневной норме добычи 5 голов весной и 10 — осенью. При численности зарегистрированных охотников в 31,6 тыс. человек (данные 2001 г. только по областному обществу охотни-

ков и рыболовов) отстрел птиц следует считать массовым явлением, даже при высоких ценах на оружие и боеприпасы. Динамика численности популяций складывается под воздействием сезонных погодных условий и активной охоты. Основными объектами спортивной охоты является водоплавающая и болотная дичь. Численность таких видов сократилась в достаточно сильной степени; в последние годы, судя по увеличению количества выявленных нарушений, значительно вырос уровень браконьерства. В целом по России ежегодный объем добычи водоплавающих птиц оценивается в 9 млн особей, что составляет примерно 10 % всего запаса (Первый национальный доклад... в 1997 году, 1998) — в пределах естественных колебаний численности и разумного использования.

Кадастровый список водно-болотной группировки птиц Волгоградской области приводится В.Ф. Чернобаем (2000). Он включает в нее 145 видов, из которых 10 видов, глобально редких, включены в международную Красную книгу МСОП, еще 18 — в Красную книгу России 1998 г. и 5 видов отнесено к регионально редким видам. Часть водных объектов области включена в состав так называемых КОТРов (ключевых орнитологических территорий России), входящих в состав «экологического каркаса» Волгоградской области в качестве особо охраняемых природных территорий. Общая площадь КОТРов на территории области должна составлять около 200 тыс. га: Калачевская излучина Дона, Сарпинские озера, соленые озера Булухта и Эльтон в Заволжье и др.

Однако в органах и тканях широко распространенных видов птиц (чайки серебристой, лысухи и кряквы, красноголового нырка) выявлено превышение ПДК по содержанию пестицидов и некоторых тяжелых металлов (Гос. доклады... в 1996, 2000 гг.). Это дает возможность предположить существование активной миграции и перераспределения поллютантов по пищевым цепям и вероятность трансграничного переноса. Значительное накопление таких веществ в организме птиц, наблюдаемое в течение ряда лет, может привести к хроническому кумулятивному токсикозу, подобно наблюдавшемуся у осетровых рыб в начале 1990-х годов, к снижению жизнестойкости и сокращению численности популяций.

Отрицательным экологическим фактором является широкое распространение большого баклана, численность которого

неуклонно возрастает. Придя из дельты Волги, он широко расселился в Волго-Ахтубинской пойме, на Сарпинских озерах, в бассейне Дона. Большой баклан наносит ощутимый вред рыбным запасам, поедая молодь, в том числе и в прудовых хозяйствах Светлоярского, Среднеахтубинского, Ленинского, Калачевского районов.

В Волгоградской области насчитывается 68 видов млекопитающих, в том числе 14 имеют промыслово-охотничье значение. Состояние популяций большинства из них, несмотря на усилившееся браконьерство, особых опасений не вызывает. Такое же удовлетворительное положение отмечено и в целом по России (Первый национальный..., 1998). Области численность промысловых околотовных млекопитающих в 2000 году возросла примерно в полтора раза по сравнению с 1991 годом (табл. 20, численность в шт.).

Таблица 20

К внесению в Красную книгу области предлагается только выхухоль, постепенно вытесняемая ондатрой. В 2000 г. рассматривался вопрос об организации промысла бобра в области (Гос. доклад... в 2000 году, 2001). Рост численности поголовья бобра отмечен и в целом по России — на 6,4 % в 1997 г. по сравнению с 1996 г. (Первый национальный ..., 1998).

Некоторый рост численности основных охотничьих животных в России (после спада в 1992—1995 гг.) в 1996—1997 гг. обусловлен следующими причинами:

- жестким ограничением квот добычи;
- усилением роли Государственного охотничьего надзора и его активной деятельностью по охране охотничьих ресурсов и биотехническими мероприятиями по улучшению кормовой базы животных;
- усилением борьбы с браконьерством;
- ростом числа охраняемых охотничьих заказников, где создаются условия для долгосрочного резервирования, размножения и расселения особо ценных видов.

По данным Волгоградского областного охотуправления, площадь охотничьих угодий на территории области составляет 10 172 тыс. га, среди которых 3470,3 тыс. га закреплено за охотопользователями, 6645,4 тыс. га составляют угодья общего пользования и только 56,3 тыс. га занимает площадь государственных охотничьих заказников. Несомненно, что в условиях дальнейшего роста антропогенной нагрузки на естественные ландшафты роль территорий, на которых охота запрещена, будет решающей для сохранения биоразнообразия и воспроизводства редких видов.

Среди млекопитающих основными объектами охоты являются заяц-русак, лисица и волк. Однако численность первых двух видов за последние 5 лет даже выросла, а количество волков, учитывая значительный материальный ущерб (он оценивается миллионами рублей), приходится регулировать «силовыми» методами (Гос. доклад ... в 2002 году, 2003). За период с 1998 по 2002 гг. более чем наполовину снизилась численность лебедя-шипуна, серого гуся, песчаного суслика, но их количество по-прежнему оценивается в тысячи и десятки тысяч особей. Под угрозой полного исчезновения в области находится только тетерев — в 2002 году отмечена всего 21 птица (в 1998 году — 61). Менее тысячи особей насчитывают популяции лосей и благородных оленей, до 1,7 тыс. особей сократилось поголовье кабана. Поэтому в отдельные годы охота на этих особо ценных животных запрещена.

Расширению биоразнообразия млекопитающих в последние 20—30 лет способствовали проводимые акклиматизационные работы, в результате которых на территории области имеют локальное распространение и небольшую численность благородный и пятнистый олени, степной сурок-байбак. В период размножения в южных и восточных районах области встречается сайгак. В Красную книгу России, помимо выхухоли, внесены летучая мышь — гигантская вечерница, хорек — южнорусская перевязка.

**11.3. СУЩЕСТВУЮЩИЕ И ПЕРСПЕКТИВНЫЕ УГРОЗЫ
БИОРАЗНООБРАЗИЮ ПО ОТДЕЛЬНЫМ
ВОДНО-БОЛОТНЫМ УГОДЬЯМ**

Река Волга и Волгоградское водохранилище

Таблица 21

Помимо угроз биоразнообразию, сложившихся во второй половине XX века, в последнее десятилетие добавился ряд новых (табл. 22).

Таблица 22

На Волге и Волгоградском водохранилище необходимо осуществление ряда мероприятий как на федеральном, так и на региональном уровне:

1. До зарегулирования стока Волги фонд естественных нерестилищ осетровых составлял от 3 до 4 млн га, в результате

гидростроительства осталось меньше 400 га, расположенных в нижнем бьефе от Волгоградского гидроузла до Каменного Яра. Поскольку перспектива разрушения плотин явно бессмысленна, необходимо хотя бы рационально использовать сохранившиеся площади. Видимо, проблему «экологического режима» эксплуатации гидроузлов необходимо решить на федеральном уровне путем принятия Закона о регулировании условий рыболовства на внутренних водоемах. На федеральном же уровне следует решать вопрос о запрете промысла осетровых и белорыбицы на путях нерестовых миграций (прежде всего, ярового русского осетра в весенний период и озимого русского осетра в летний период), особенно в 30-километровой зоне в районе Цаган-Амана. «Экологический режим» должен предусматривать обязательное соблюдение сроков залития нерестилищ и поддержания определенного уровня воды — т. н. «нерестовой полки», которая для Волгоградского гидроузла составляет 7,0 м.

2. Улучшения качества воды в Волге и в Волгоградском водохранилище невозможно добиться усилиями местных властей. Необходимо выполнение хотя бы основных положений многочисленных постановлений правительства России об улучшении экологической обстановки в Волжском бассейне. Несмотря на усиление процессов самоочищения в Волгоградском водохранилище, в воде по-прежнему наблюдается превышение ПДК по многим токсикантам, в том числе и по тем, которых вообще не должно быть в воде объектов, имеющих рыбохозяйственное и питьевое назначение (Гос. доклады... в 1996, 1998, 2000 гг.). Наличие токсических веществ в воде и донных отложениях, миграция их по пищевым цепям и попадание в живые организмы чревато серьезными последствиями — в частности, ухудшением физиологического состояния производителей, что выражается в дегенерации половых продуктов у многих особей и снижении жизнестойкости молоди. Существует мнение, что загрязнение окружающей среды, приводящее к необратимым изменениям водных экосистем, вообще делает бессмысленным проведение любых компенсационных мероприятий (Брагин, 1989).

Два таких важных фактора — сокращение количества производителей, приходящих на естественные нерестилища в нижнем бьефе, и ухудшение качественных характеристик нерестовых стад — практически сводят к минимуму эффективность

естественного воспроизводства на сохранившихся нерестилищах. Если в 1989 году оценка масштабов естественного воспроизводства осетровых составляла четырех-пятикратное уменьшение (промысловый возврат составил всего 15—20 тыс. центнеров при среднемноголетнем показателе в 70—80 тыс. центнеров), то в 1994—1998 гг. на нерестилищах вообще не было обнаружено отложенной икры (Гос. доклады... в 1996, 1997 году). С помощью искусственного воспроизводства можно на определенный период увеличить промысловые запасы и численность популяций (*т. е. поддержать биоразнообразие на видовом уровне*), но без сохранения естественного воспроизводства, без сохранения генофонда различных популяций и сезонных рас (*т. е. поддержки биоразнообразия на генетическом уровне*) — осетровых рыб, скорее всего, ждет быстрое вымирание.

3. При сильно нарушенных условиях естественного воспроизводства многих видов очевидным мероприятием является расширение масштабов заводского разведения и выпуска молоди ценных видов в Волгу и Волгоградское водохранилище. Необходимо:

- расширение масштабов выпуска ценных видов (осетра, севрюги, стерляди, растительноядных рыб, сома, судака) и освоение новых объектов — например, черного амура, входящего в Красную книгу России, для биологической мелиорации Волгоградского водохранилища;
- реконструкция Волгоградского осетрового рыборазводного завода и перевод его на круглогодичную работу с расширением спектра разводимых видов; изменение условий выпуска молоди, которую необходимо вывозить с завода и распределять по различным участкам, избегая пресса хищников;
- активнее использовать производителей растительноядных рыб (белого и пестрого толстолобиков, белого амура), отлавливаемых в естественных водоемах — это позволит расширить генофонд популяций по сравнению с маточными стадами прудовых хозяйств, т. е. увеличить степень генетического разнообразия;
- заслуживают внимания предложения «Нижеволжскрыбвода» о создании регулируемого естественного нерестилища осетровых на острове Спорном на правах био-

- логического заказчика, что позволит хотя бы частично стимулировать естественное воспроизводство;
- возобновить строительство нерестово-выростного хозяйства по выращиванию молоди речного рака.
 - вернуться к практике выставления на Волгоградском водохранилище искусственных нерестилищ — в начале 90-х гг. рыбколхозами ежегодно выставлялось почти пол-миллиона штук.

Волго-Ахтубинская пойма

Волго-Ахтубинская пойма представляет уникальный природный комплекс, внесенный в Перспективный список Рамсарской конвенции по водно-болотным угодьям и в каталог Ключевых орнитологических территорий международного значения. На Волгоградскую область приходится примерно 200 тыс. га поймы, где 60 тыс. га составляют фитоценозы лесных угодий и 55 тыс. га водное зеркало. На сельхозугодья приходится 85 тыс. га, причем 11 тыс. га — орошаемые земли. Волго-Ахтубинская пойма представляет тип ВБУ с нерегулярными колебаниями уровня воды и отличается большим видовым разнообразием.

Существование и целостность такой уникальной экосистемы поставлено под угрозу прежде всего антропогенной деятельностью. Среди негативных факторов, воздействующих на биоразнообразие: постоянные нарушения естественного гидрологического режима, неограниченный выпас скота, мелиорация и распашка территории, несоблюдение санитарно-защитных и водоохранных зон, рост туристических потоков (особенно в теплое время года).

Общая площадь водоемов Волго-Ахтубинской поймы в границах Волгоградской области превышает 11 тыс. га, среди которых промыслом охвачено около 7,5 тыс. га. Большая часть озер мелководная, характеризуется зарастанием жесткой водной растительностью и возникновением летних и зимних заморных явлений, которые сильно влияют на сырьевые запасы. Волго-Ахтубинская пойма и ее биологические ресурсы сильно зависят от режима работы Волгоградского гидроузла и величин ежегодных рыбохозяйственных попусков. Основные угрозы биоразнообразию поймы и их экологические последствия представлены в табл. 23.

Благоприятность природных условий Волго-Ахтубинской поймы для хозяйственной деятельности обуславливается прежде всего специфическим микроклиматом, складывающимся в результате весеннего половодья, повышенной увлажненности почв и высоким уровнем грунтовых вод.

На территории Волго-Ахтубинской поймы ведется активное сельскохозяйственное производство — в первую очередь, овощеводство и животноводство, что не улучшает экологическую ситуацию, но ведет к дальнейшему загрязнению водных объектов органическими соединениями и средствами защиты растений. Существующие и перспективные угрозы биоразнообразию поймы представлены в табл. 24:

* Техничко-экономическое обоснование по строительству мостового перехода через Волгу прошло областную государственную экологическую экспертизу в 1996 г. Общественной экологической экспертизы не проводилось, поэтому неизвестно, какие природоохранные решения и компенсационные мероприятия заложены в проект.

Необходимо отметить, что к факторам, так или иначе влияющим на состояние биоразнообразия в пойме, следует отнести также сохранение прибрежных дубрав, вырубку лесов под видом санитарных рубок, перевыпас скота, «дикий» туризм и т. п.

Основными мероприятиями по сохранению биоразнообразия Волго-Ахтубинской поймы следует считать:

- а) придание данному ВБУ статуса территории международного значения, что позволит поднять внутрироссийский ранг от природного до национального парка и осуществлять последовательную экологическую политику сохранения уникального природного комплекса;
- б) практическое соблюдение «экологического режима» работы Волгоградского гидроузла с учетом интересов не только гидроэнергетики, но и рационального использования биологических ресурсов;
- в) тщательное соблюдение природоохранного законодательства при осуществлении новых форм хозяйственной деятельности.

Бассейновое управление «Нижеволжскрыбвод» видит возможность стабилизации природопользования в пойме в организации арендных предприятий (общественных и частных) на конкретных озерах, закрепленных за арендаторами на 3—5 и более лет. Основой ведения хозяйства должно стать сочетание рекреационной деятельности со спортивным и любительским рыболовством. Обязательными условиями предоставления водных объектов в аренду должны быть:

- расчистка и мелиорация водоемов;
- тотальный облов малоценных и тугорослых видов и последующее зарыбление ценными видами (растительноядными, карпом, возможно — осетровыми и раками);
- установка аэрационных устройств (при опасности заморных явлений);
- контроль за качеством воды;
- благоустройство территории и подъездных дорог.

Иными словами, предлагается восстановление и улучшение экологической обстановки на водных объектах за счет частных инвестиций. Однако эффективность подобных усилий по-прежнему будет находиться в большой зависимости от режима работы Волгоградского гидроузла и позиции энергетиков.

Все вышеприведенные мероприятия по мелиорации водоемов справедливы для всей Волго-Ахтубинской поймы, проблема заключается в определении источников финансирования. Необходимо также комплексные гидробиологические и рыбохозяйственные исследования, которые не проводились уже около двадцати лет. Средств, выделяемых на научные исследования, хватает в настоящее время только на рекомендации по промысловым прогнозам.

БАСЕЙН ДОНА И ЦИМЛЯНСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Сложившиеся и существующие угрозы биоразнообразию в бассейне Дона и на Цимлянском водохранилище во многом схожи с обстановкой в Волжском бассейне (табл. 25):

Таблица 25

Цимлянское водохранилище является одним из самых продуктивных водоемов России. Однако высокая интенсивность биопродукционных процессов в нем почти за 50 лет существования ускорила и трансформацию среды обитания. Совокупность трех ключевых факторов — осадконакопления, зарастания мелководий и переформирования речной долины в котловину озерного типа — обусловила преобразование экологической обстановки. Это проявилось в смене доминирующих видов, пространственном перераспределении основных нерестовых и нагульных площадей, ухудшении условий естественного воспроизводства (Архипов, Шелемех, 2000).

На территорию Волгоградской области приходится мелководная часть Цимлянского водохранилища, поэтому все негативные явления, связанные с уменьшением стока, обмелением и зарастанием, здесь проявляются сильнее; трансформация водной среды и условий обитания гидробионтов выражена более ярко. Как и для Волго-Ахтубинской поймы, для Цимлы сильна зависимость от гидрологического режима, складывающегося в течение года. Например, высокий уровень воды в 2002 г. (на отметке 34,7 м и более) способствовал залитию большого количества нерестилищ и рассредоточению промысловых стад по акватории, хорошему развитию естественной кормовой базы и благоприятному нагулу рыб (Гос. доклад... в 2002 году, 2003).

В последние 20—30 лет ухудшение экологических условий в первую очередь отражалось на ихтиокомплексе водохранилища, о чем свидетельствует динамика уловов. По сравнению с многолетними данными идет постоянное снижение вылова такого оксифильного вида, как судак — в 1980—2002 гг. его ежегодная добыча составляла в среднем 672 т, в 2000 г. — всего — 165 т (Гос. доклад... в 2000 году, 2001). Напротив, в официально учтенном вылове растет доля мелкого частика и особенно эврибионтного карася — начиная с 1980 г. его ежегодно добывали по 303 т, а общедопустимый улов (ОДУ) на 2003 г. определен в количестве 1100 т. Только в последнее десятилетие наконец-то начали сказываться результаты искусственного воспроизводства и систематического выпуска в Дон и Цимлянское водохранилище молоди растительоядных рыб (толстолобиков и белого амура) — такие работы были начаты в 1960-х гг. Если в 1995 г. вылов толстолобиков составил менее 80 т, в 2000 г. —

321 т, то ОДУ на 2003 г составляет 1100 т, что отражает рост промысловых запасов (Гос. доклады... в 2000, 2002 гг.).

Существующие и перспективные угрозы разнообразию представлены в табл. 26.

Таблица 26

С.В. Яковлев (1998) к факторам, отрицательно влияющим на развитие промысловой ихтиофауны, относит также невозможность эффективного контроля органами рыбоохраны за нарушениями правил рыболовства и занижение данных либо отсутствие особо ценных видов (сому, толстолобика, шемаи и др.) в официальной статистике уловов. Неудивительно, что пик промысла, пришедшийся на 1989 год — (16 тыс. т) давно позади, лимит ОДУ на 2002 г. составляет всего 6,25 тыс. т.

Из существующих угроз вытекают основные мероприятия по стимулированию рыбного хозяйства на водохранилище и в реке Дон (табл. 27):

«Экологический режим» для Цимлянского гидроузла должен представлять «нерестовую полку» на отметке 35,5—36,0 мет-

ра при медленном и постепенном сбросе воды, чтобы сохранившиеся залитые нерестилища успели прогреться до нерестовых температур, а молодь успевала скатываться при снижении уровня, не оставаясь в отшнурованных водоемах. В настоящее время режим работы гидроузла мало благоприятен для рыбного хозяйства — идет достаточно быстрый сброс, из-за чего нерестовые площади (зачастую с отложенной икрой ценных промысловых видов) быстро оголяются и обсыхают. По данным Государственного доклада «О состоянии окружающей природной среды в Российской Федерации в 1997 году», в Цимлянском водохранилище в 1997 г. наибольший ущерб рыбным запасам в сумме 50, 139 млн денонмированных рублей был нанесен именно в результате регулируемого снижения уровня воды, проводимого без учета интересов рыбного хозяйства. При производстве дноуглубительных работ и добыче песчано-гравийной смеси в бассейне реки Дон ущерб тем же биоресурсам оценивался только в 1,1 млн рублей. В нестабильном водном режиме — одна из главных причин того, что в Цимлянском водохранилище последние годы не отмечено появления высокоурожайных поколений, и перспектива прироста уловов достаточно призрачна.

АНТРОПОГЕННЫЕ ВБУ

Волго-Донской судоходный канал имени В.И. Ленина представляет систему шлюзов, гидротехнических сооружений и переходов, трех водохранилищ; он соединяет две крупнейшие реки Европейской части России — Волгу и Дон. Помимо основных функций — судоходства и орошения — выполняет роль любимого места отдыха, любительского рыболовства и охоты на водоплавающую дичь. По составу флоры и фауны мало отличается от близлежащих и более крупных водных объектов. Через канал зачастую происходит самоакклиматизация каспийских и волжских видов в Дон и обратно. В 60-х гг. при акклиматизации в Цимлянском водохранилище представителей каспийской фауны беспозвоночных (мизид, полихет, монодакны) они в небольших количествах появились и в канале (Березина, 1984). ВДСК представляет единственную группу водоемов области, где при улучшении организации промысла возможно увеличение промысловых уловов, даже с учетом роста числа рыболовов-любителей. Нынешние уловы нестабильны, колеб-

лются в зависимости от активности второстепенных пользователей и организованности промысловых усилий со стороны областного общества охотников и рыболовов. Из трех малых водохранилищ, входящих в каскад, наиболее продуктивным является Карповское. По данным бассейнового управления «Нижеволжскрыбвод», негативных тенденций в развитии биологических ресурсов ВДСК не отмечено (Гос. доклад... в 2000 году, 2001).

Среди *прудовых хозяйств*, занимавшихся выращиванием товарной прудовой рыбы и посадочного материала для зарыбления естественных водоемов, к концу 90-х гг. сохранилось 12, прекратили функционирование 4 хозяйства. Площадь прудов под товарной рыбой сократилась с 2580 га в 1988 г. до 1540 га в 2000 г. (Гос. доклад... в 2000 году, 2001), рыбопродуктивность нагульных прудов за тот же период уменьшилась с 16,5 ц / га до 2—3 ц / га, т. е. до уровня естественной рыбопродуктивности по V зоне рыбоводства. Лучшее хозяйство области — рыбсовхоз «Ергенинский» (ныне ТОО «Ергенинское») — ухудшило показатель рыбопродуктивности нагульных прудов практически в 6 раз с 20—21 ц / га в конце 80-х гг. до 3,4 ц / га в 2000 г.

Таблица 28

В сложившихся условиях мало вероятно возвращение к рекордному уровню производства товарной прудовой рыбы — 4500 тонн в 1990 году. Однако спрос на живую рыбу по-прежнему велик, но предлагаемый ассортимент крайне скуден: карп и толстолобик, редко белый амур, карась и щука. Поэтому основные мероприятия могут быть связаны с возвращением к интенсивным методам прудового рыбоводства (табл. 29):

Таблица 29

ОЗЕРА ВОЛГОГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

Сарпинские озера, расположенные на юге Волгоградской области до границы с Калмыкией, представляют три постоянных естественных водоема (озера Сарпа, Цаца и Галгой). Они связаны с системой прудов-накопителей, испарителей и отстойников южной промышленной зоны г. Волгограда общей площадью более 3 тыс. га. Рыбохозяйственного значения они не имеют, основным обитателем является серебряный карась, который часто становится объектом любительского рыболовства. Вопреки сложившемуся мнению, токсикологические исследования не показали превышения ПДК в органах и тканях этого вида (Гос. доклад ... в 1997 году, 1998).

Главное значение Сарпинских озер и прилегающих к ним антропогенных ВБУ — уникальность местообитания уязвимых, глобально редких и исчезающих птиц. Экологическое разнообразие водоемов создает оптимальные условия для постоянного обитания водоплавающих и околоводных птиц; для отдыха перелетных птиц во время сезонных миграций. Поэтому Сарпинские озера включены в Каталог ключевых орнитологических территорий (КОТР) международного значения и как особо ценное водно-болотное угодье рекомендовано для внесения в перспективный список ВБУ России (Чернобай, 2000а).

Орнитофауна Сарпинских озер включает 106 видов, причем каждый пятый вид занесен в Красные книги различного уровня (Чернобай, 2001). Здесь гнездится 77 видов общей численностью более 20 тыс. пар.

Среди угроз биоразнообразию в данном ВБУ (прежде всего для птиц) следует выделить две:

- 1) браконьерство на двух искусственных водоемах «Гусиный» и «Рожнов лиман», которые формально считаются охотничьими резерватами — в них разрешена весенняя охота;
- 2) Сарпинские озера входят в зону возможной добычи бишофита, нефти и газа с высоким содержанием сероводорода — без тщательного контроля за соблюдением природоохранного законодательства и без превентивного комплекса соответствующих мероприятий уникальное биологическое ВБУ может быть разрушено.

Пойменные озера бассейна Дона и его притоков возникают, как правило, в период весеннего половодья и могут пересыхать в летнюю межень. Они имеют незначительное рыбохозяйственное значение в качестве естественных нерестилищ, являются местом обитания и гнездования водоплавающих и околоводных птиц. При высоком уровне воды в них заходит рыба из крупных водотоков, которая добывается местными жителями. Ежегодный объем вылова непредсказуем. На притоках Дона активно ведется браконьерский сетной лов. Промышленный лов сведен к минимуму, поскольку рыбаки перешли на более «прибыльные» участки, либо официально занялись другим делом. Следовательно, главными угрозами биоразнообразию на таких озерах и притоках являются значительные колебания уровня воды и браконьерство со стороны местных жителей.

Соленые озера Заволжья (Эльтон, Булухта и Боткуль) представляют пример экосистемного биоразнообразия и могут охраняться в качестве уникальных объектов природы. Рапа из этих озер имеет соленость от 200 г/л зимой и до 350 г/л летом и используется в качестве лечебных грязей. В озеро Эльтон впадает 8 малых рек с минерализацией от 7 до 26 г/л, шесть из которых пересыхают (Природные ресурсы и условия Волгоградской области, 1996).

Тема 12. Возможности управления экосистемами с позиций принципа максимального биологического разнообразия

Умеренное воздействие человека на природу, на те или иные природные сообщества, на отдельные виды растений и животных в XX веке сменилось массированным и целенаправленным наступлением на биосферу Земли. Антропогенная деятельность по масштабам и силам стала сопоставимой с естественными факторами, управлявшими развитием планеты в течение многих миллионов лет. В основе негативных форм влияния человека на биосферу лежит противоречие между гигантскими техническими возможностями и невозможностью осознания отдаленных экологических последствий вмешательства в природные процессы.

Одним из тупиков антропоцентристского подхода к взаимоотношениям человека и природы является уверенность многих людей в необходимости и возможности управления природными процессами, независимо от вероятных последствий. Известное высказывание И.В. Мичурина «Мы не можем ждать милостей от природы — взять их у нее наша задача» представляет широко популярную природопокорительскую идеологию. Многими учеными активно отстаивается возможность управления биологическими системами различной структуры и сложности — биомолекулами, клетками, органами и тканями, целыми организмами и их популяциями и т. д. На молекулярном уровне процесс достаточно легко

осуществим с помощью регуляции активности ферментов; пути регуляции процессов клеточного роста и размножения, возможность воздействия на функционирование органов и тканей давно известны в биологии и медицине и вполне реальны — например, при использовании биологически активных соединений. Вероятность манипулирования целостными организмами путем направленного воздействия на те или иные физиологические (в т. ч. нервные) процессы широко практикуется в медицине и в средствах массовой информации. Но когда мы выходим на принципиально иной уровень сложности биологических систем (популяционный, видовой, экосистемный), последствия любого вмешательства (т. е. «управления», независимо от цели) далеко не всегда предсказуемы.

По Э. Грумбину (Grumbine, 1994), «...управление экосистемами объединяет научное знание экологических взаимосвязей в комплексе с социально-политическими и экономическими аспектами ради достижения единой цели — сохранения целостности естественных экосистем в течение продолжительного времени». Однако о такой благородной цели часто забывается, и под «управлением экосистемами» зачастую понимается комплекс мероприятий, позволяющих получить конкретную продукцию.

По И.А. Шилову (2000), активное управление экосистемами включает:

- разработку механизмов контроля за численностью популяций (как полезных, так и вредных по отношению к человеку);
- регулирование продуктивности экосистем с учетом принципа биологического императива, т. е. минимального вмешательства в естественные циклы;
- направленное конструирование искусственных экосистем и антропогенных ландшафтов при сохранении максимального биологического разнообразия.

Во всех трех случаях придется констатировать, что процесс управления применим лишь к биотической части экосистем. Можно попытаться как-то управлять абиотическими факторами в микро- или мезоэкосистемах, но по отношению к макроэкосистемам силы человечества явно слабоваты.

Трудно дать определенный ответ на вопрос: нужно ли вообще природным экосистемам какое-то управление или достаточно просто не вмешиваться в саморегулирование естественных процессов? Ведь одним из направлений современного природопользования называют «мягкое» и «жесткое» управление природой (Реймерс, 1990) и ее «конструктивное преобразование» (Яндыганов, 1997).

Убеденный эколог обязательно укажет, что:

- по отношению к экосистемам абсолютно справедлив принцип «Не навреди»;
- любое управление экосистемами противоречит двум законам Б. Коммонера «Все связано со всем» и «Природа знает лучше»;
- вводя в сложившиеся экосистемы новые виды или изменяя численность имеющихся, мы нарушаем один из основополагающих принципов естественного отбора: преимущество одного вида неизбежно означает поражение другого;
- вмешательство в любое звено природных процессов влечет за собой плохо предсказуемые последствия в других звеньях и биосфере в целом;
- человек стремится получить от природных экосистем максимум продукции, а сами они стремятся к максимальной устойчивости; и т. д.

Среди экологов достаточно широко распространено представление о том, что далеко не всегда необходимо «лечить» нарушенные территории — вполне допустимо предоставить природе возможность самостоятельного восстановления и развития. Тогда в ходе естественной сукцессии может сложиться новый природный комплекс с расширяющимся биоразнообразием. Природа вполне способна вылечить себя без «лекарств» и без «лекарей» — только не надо ей мешать в этом (Реймерс, Штильмарк, 1978).

Тем не менее преобразующая деятельность человека охватывает диапазон от постоянного воздействия на существующие природные экосистемы до конструирования искусственных, от влияния на биопродукционные процессы до создания новых, даже не встречающихся в природе организмов. Необходимость прокормить шестимиллиардное население планеты

однозначно требует сохранять или формировать устойчивые и продуктивные сообщества живых организмов, от которых возможно получение реальной пищевой продукции. В то же время при различных вариантах использования, преобразования и направленного конструирования экосистем следует добиваться максимального биоразнообразия составляющих видов, что позволяет поддерживать устойчивость биологических систем в постоянно меняющихся условиях среды (Шилов, 2000).

Одним из современных направлений получения жизненно важной продукции из водной среды и попыткой управления биопродукционными процессами в ней является *аквакультура* — совокупность форм и методов искусственного промышленного разведения гидробионтов. Во многих странах мира аквакультура представляет процесс перехода от простой эксплуатации биологических водных ресурсов к индустриальным технологиям выращивания водных организмов в частично или полностью контролируемых экологических условиях. Объектами морской и пресноводной аквакультуры являются более 100 видов рыб, земноводные, моллюски, ракообразные, водоросли и др. Аквакультура может быть ориентирована на получение товарной пищевой продукции (например, прудовое или индустриальное тепловодное рыбоводство) или на выпуск на нагул в открытые водоемы жизнестойкой молоди рыб и беспозвоночных (экстенсивное пастбищное рыбоводство). Оба эти направления объединены начальными этапами — они основаны на искусственных методах получения потомства в контролируемых условиях рыборазводных заводов, питомников, инкубационных цехов. Такое воспроизводство позволяет избежать повышенной элиминации на начальных, наиболее чувствительных этапах онтогенеза и вырастить физиологически полноценную молодь, которая в достаточной степени устойчива к прессу хищников и обладает повышенной адаптивностью к экстремальным условиям внешней среды.

Выпуск молоди осетровых, карповых, лососевых рыб в водоемы можно рассматривать как определенную «услугу», которую человек своим трудом оказывает природе для повышения эффективности биопродукционных процессов, компенсируя тем самым ущерб, наносимый естественному воспроизводству антропогенной деятельностью. Такой процесс нельзя

рассматривать как активное вмешательство в функционирование природных экосистем, т. к. молодь занимает те же самые экологические ниши, которые разводимые виды имели и ранее в пределах естественных ареалов распространения, и осваивает примерно ту же естественную кормовую базу, высвободившуюся при уменьшении численности популяций. Следовательно, человек своим трудом поддерживает и восстанавливает биоразнообразие в условиях существенно возросшего давления на водные экосистемы. Не случайно работа рыборазводных предприятий и питомников, как и 30—40 лет назад, по-прежнему финансируется из федерального и региональных бюджетов. Тем самым признается всеобщая государственная значимость воспроизводства рыбных запасов. В то же время рыборазводные предприятия, осуществляющие искусственное воспроизводство, имеют ряд эколого-экономических особенностей (Киселев, Киселева, 1983):

- необычность продукции (выпускаемой молоди), которая не является предметом потребления, а воспринимается природными экосистемами;
- содействуя природным процессам на ранних этапах формирования рыбных запасов, сами предприятия не могут влиять на последующее выращивание — условия роста, величину биопродуктивности и промыслового возврата. Возможно лишь два варианта повышения эффективности:
 - а) переход на выпуск более крупной молоди, свободной от пресса хищников, и вывоз ее на места нагула;
 - б) повышение адаптивных возможностей молоди по отношению к экстремальным условиям среды;
- существует достаточно большой разрыв по времени (дисконт) между затратами на воспроизводство и получением экономического эффекта, оцениваемого по величине промыслового возврата.

Учитывая принцип сохранения биологического разнообразия, очевидно, не следует замыкаться на выпуске молоди какого-то одного вида — ведь антропогенный пресс не выбирает строго определенные популяции и, как правило, действует на множество их (исключая целенаправленное изъятие). Компенсация ущерба, наносимого естественному воспроизводству,

должна быть осуществлена выпуском молоди многих видов в достаточно широких масштабах.

Одним из вариантов создания и конструирования искусственных экосистем является современное прудовое рыбоводство. С 70-х гг. XX века главной формой товарного рыбоводства является поликультура — совместное выращивание различных видов и возрастных групп рыб, различающихся по характеру питания. Такое разведение предполагает не только эффективное использование естественной кормовой базы, но и формирование биоразнообразия в природных и искусственных водоемах. Известно достаточно много разновидностей поликультуры для различных экологических условий (виды перечислены в порядке убывания плотностей посадки):

- 1) традиционная поликультура: карп и растительноядные рыбы (белый и пестрый толстолобики, белый амур) — в России, странах СНГ и Восточной Европы;
- 2) белый амур, белый и пестрый толстолобики, карп — в Китае;
- 3) карп, тилapia, кефаль, толстолобики — в Израиле;
- 4) индийские карпы (катля, роху, мригель), толстолобики, белый амур — в Индии;
- 5) белый амур, белый толстолобик, карп, кефаль, угорь — на Тайване;
- 6) белый и черный амур, толстолобики, карп, карась и тилapia — во Вьетнаме.

Благодаря сходству климатических условий обитания и выращивания, в 1980-х гг. в Европе и в южных районах Советского Союза был акклиматизирован ряд североамериканских видов, которые показали высокую эффективность в новых вариантах поликультуры (Виноградов, 1985; Привезенцев, 1991):

- 7) большеротый буффало, белый толстолобик, черный и малоротый буффало;
- 8) канальный сом, белый толстолобик, большеротый буффало;
- 9) белый и пестрый толстолобики, белый амур, веслонос, черный амур.

Кроме того, в качестве добавочных видов в традиционной поликультуре используют сиговых рыб (Польша), радужную форель и пелядь (Чехия и Словакия, средняя полоса России),

линия, сома, судака и щуку (Венгрия и Россия), но дополнительная рыбопродуктивность невелика.

Создание поликультуры ценных в пищевом отношении видов в естественных водоемах комплексного назначения окажется полезной при реконструкции ихтиофауны, поскольку в большинстве озер и водохранилищ преобладают малоценные и тугорослые виды. Принципы подбора новых видов в поликультуру описаны В.И. Козловым и Л.С. Абрамовичем (1991).

В условиях поликультуры рыбы не только потребляют разнообразные корма, но и в процессе своей жизнедеятельности стимулируют процесс биологического воспроизводства их в водоемах, что немаловажно в сложных экономических условиях. Переход многих хозяйств на монокультуру карпа, несомненно, ослабляет устойчивость искусственных прудовых экосистем, в них отмечено развитие гидробионтов, ухудшающих условия обитания выращиваемых рыб, — например, массовое развитие лептостерий в выростных и мальковых прудах. Подобные неблагоприятные последствия (вспышки численности вредителей, повышение чувствительности к засухам и переувлажнению) уже не редкость в агроэкосистемах.

Итак, попытки управления естественными и искусственными экосистемами на современном этапе природопользования являются неизбежными в силу возрастающих потребностей населения Земли. Экологически приемлемым вариантом, реализующим принцип максимального расширения биологического разнообразия и в природных, и в искусственных водных экосистемах, является поликультура, решающая проблему диверсификации (расширения биоразнообразия) для разных климатических условий.

Вполне вероятно, что ежегодная смена поликультуры в прудах может оказаться равнозначной использованию севооборотов в сельском хозяйстве. Это не означает отказа от интенсификационных мероприятий (в первую очередь — кормления рыб и удобрения прудов) и необходимости поддерживать на достаточно высоком уровне естественную рыбопродуктивность.

В качестве другого варианта управления экосистемами можно привести концепцию лесоаграрного природопользования, разрабатываемую специалистами ВНИИ агролесомелиорации (ВНИИАЛМИ). Она предусматривает трансформацию

хрупких аридных сельскохозяйственных угодий в систему экологически устойчивых ландшафтов (Петров, 1998). Как и в условиях поликультуры рыб, здесь активно используется принцип максимального биоразнообразия для экосистем, находящихся на разных стадиях деградации: создаются многопородные древесно-кустарниковые фитоценозы, происходит мобилизация эдафических ресурсов и перестройка водно-солевого обмена, что создает предпосылки для целенаправленной корректировки флоры и фауны. По существу, речь также идет о конструировании новых экосистем, отличающихся от ранее существовавших, с иным распределением вещества и энергии.

Контрольные вопросы

1. Почему сохранение биоразнообразия стало одной из глобальных экологических проблем современности?
2. Охарактеризуйте основные компоненты биоразнообразия.
3. Какова степень изученности видового разнообразия?
4. Какие варианты формирования биоразнообразия Вы знаете?
5. Какова скорость образования видов и от каких факторов она зависит?
6. В чем состоит взаимосвязь между устойчивостью экосистем и биоразнообразием?
7. Какие подходы к количественной оценке биоразнообразия Вам известны?
8. Назовите наиболее часто употребляемые индексы биоразнообразия.
9. В чем сходство и различия между терминами «биоразнообразие» и «разнокачественность»?
10. Охарактеризуйте основные составляющие понятия «разнокачественности».
11. В чем состоят трудности при экономической оценке биоразнообразия?
12. Назовите естественные причины вымирания видов и определите их значимость.
13. В чем смысл концепции «минимальной жизнеспособной популяции»?
14. В чем опасность биологического загрязнения среды?
15. Насколько велика опасность разрушения генофонда при взаимодействии диких и одомашненных видов?
16. Каковы принципы выбора участков для ООПТ?
17. В чем состоят возможности и проблемы применения теории островной биогеографии для выбора ООПТ?
18. Какие территориальные формы сохранения биоразнообразия Вы знаете?
19. Сформулируйте принцип максимального биоразнообразия и возможности его применения.
20. Приведите аргументы «за» и «против» необходимости управления экосистемами.

Список использованной литературы

1. Акимова Т.А., Хаскин В.В. Экология. М.: ЮНИТИ, 1999. 455 с.
2. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1983. 280 с.
3. Архипов Е.М., Шелемех Н.В. Состояние рыбных запасов Цимлянского водохранилища и меры по повышению эффективности их использования // Биоразнообразие водных экосистем юго-востока Европейской части России: Сб. статей. Волгоград, 2000. Ч. 1. С. 56—65.
4. Архипов Е.М., Хоружая В.В., Бедро В.В. Многолетние изменения видового состава частиковых рыб в водоемах Волго-Ахтубинского водного региона // Биоразнообразие водных экосистем юго-востока Европейской части России: Сб. статей. Волгоград, 2000. Ч. 1. С. 38—55.
5. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М. — Л.: Наука, 1949. Т. 3. 931 с.
6. Березина Н.А. Гидробиология. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984. 360 с.
7. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции, сообщества / Пер. с англ. М.: Мир, 1989. Т. 1. 478 с.; Т. 2. 667 с.
8. Биологический энциклопедический словарь. М.: Советская энциклопедия, 1986. 864 с.
9. Бобылев С.Н., Ходжаев А.Ш. Экономика природопользования. М.: ТЕИС, 1997. 272 с.
10. Брагин В.А. Влияние различных строительных работ по сооружению народно-хозяйственных объектов на осетровое хозяйство Северо-Каспийского района // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань, 1989. С. 35—37.
11. Брылев В.А., Рябинина Н.О. Перспективы формирования регионального ландшафтно-экологического каркаса Волгоградской области // Поволжский экологический вестник. Волгоград, 2001. Вып. 8. С. 7—16.
12. Брылев В.А., Сагалаев В.А. Особо охраняемые природные территории. Волгоград: Перемена, 2000. 260 с.
13. Виноградов В.К. Поликультура в прудовом рыбоводстве. М.: ЦНИИТЭИРХ, 1985. 36 с.

14. Владимиров В.И. Влияние степени нагула самок на качество потомства в ранние периоды жизни у рыб // Влияние качества производителей на потомство у рыб. Киев: Наукова думка, 1965. С. 35—93.

15. Владимиров В.И. Разнокачественность онтогенеза как один из факторов динамики численности стада рыб (задачи исследований) // Гидробиологический журнал. 1970. Т. 6. № 2. С. 14—27.

16. Владимиров В.И. Влияние скорости роста производителей на выживаемость и численность потомства у рыб // Вопросы ихтиологии. 1973. Т. 13. Вып. 6. С. 963—976.

17. Владимиров В.И. Разнокачественность онтогенеза и выживаемость у рыб // Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития: Тез. докл. Всесоюзной конференции. Мурманск, 1974. С. 34—37.

18. Волохонская Л.Г., Викторовский Р.М. О возможности определения доли наследственной компоненты в изменчивости икры у рыб // Научные сообщения Института биологии моря. Владивосток, 1971. Вып. 2. С. 42—44.

19. Гербильский Н.Л. Теория биологического прогресса вида и ее использование в рыбном хозяйстве // Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука, 1965. С. 77—84.

20. Гиляров А.М. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ, 1990. 190 с.

21. Горелов В.П. Ретроспективный анализ фаунистических исследований на водоемах Волгоградской области: результаты и задачи, стоящие перед ними в аспекте оценки биоразнообразия водных экосистем // Биоразнообразие водных экосистем юго-востока Европейской части СССР: Сб. статей. Волгоград, 2000. Ч. 1. С. 57—86.

22. Государственный доклад «О состоянии окружающей природной среды Российской Федерации в 1997 году» // Зеленый мир. 1998. № 25. С. 1—31.

23. Государственный доклад «О состоянии окружающей природной среды Волгоградской области в 1996 году». Волгоград, 1997. 95 с.

24. Государственный доклад «О состоянии окружающей природной среды Волгоградской области в 1997 году». Волгоград. 1998. 111 с.

25. Государственный доклад «О состоянии окружающей природной среды Волгоградской области в 2000 году». Волгоград, 2001. 198 с.

26. Государственный доклад «О состоянии и охране окружающей среды Волгоградской области в 2002 году». М.: НИА-Природа, РЭФИА, 2003. 300 с.

27. Грант В. Эволюция организмов / Пер. с англ. М.: Мир, 1980. 407 с.

28. Грушевицкая Т.Г., Садохин А.П. Концепции современного естествознания. М.: Высшая школа, 1998. 383 с.

29. Дежкин В.В., Пузаченко Ю.Г. Концепция системы особо охраняемых природных территорий России. Авторская версия. М.: Изд-во Рос. представительства ВВФ, 1999. 67 с.

30. Дементьева Т.Ф. Биологическое обоснование промысловых прогнозов. М.: Пищевая промышленность, 1976. 240 с.

31. Душкина Л.А. Выживание морских сельдей в ранние периоды онтогенеза // Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития: Тез. докл. Всесоюзной конференции. Мурманск, 1974. С. 78—81.

32. Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты/ Под ред. М. Сулея; Пер. с англ. М.: Мир, 1989. 224 с.

33. Жукинский В.Н. Влияние абиотических факторов на разнокачественность и жизнеспособность рыб в раннем онтогенезе. М.: Агропромиздат, 1986. 245 с.

34. Жукинский В.Н., Недялков Г.Ф. Эндогенная разнокачественность раннего онтогенеза как фактор динамики воспроизводства рыб (на примере белого амура и карпа) // Гидробиологический журнал. 1980. Т. 16. № 2. С. 57—71.

35. Жукинский В.Н. Субпорционность созревания, перезревания и выметывания икры у рыб в связи с исследованием ее разнокачественности // Разнокачественность онтогенеза у рыб. Киев: Наукова думка, 1981. С. 7—36.

36. Закон Российской Федерации «Об особо охраняемых природных территориях». 1995.

37. Залепухин В.В. О соотношении терминов «биоразнообразие» и «разнокачественность» в экологии // Поволжский экологический вестник. Волгоград, 2001. Вып. 8. С. 100—106.

38. Земская К.А. О влиянии нагула и численности производителей на величину потомства каспийского леща // Труды

совещания по динамике численности рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 307—313.

39. Казанский Б.Н. Внутривидовая биологическая разнообразность и ее значение для воспроизводства осетровых при гидростроительстве // Тезисы научной сессии ЦНИОРХа. Астрахань, 1973. С. 21—24.

40. Катасонов В.Я., Черфас Н.Б. Селекция и племенное дело в рыбоводстве. М.: Агропромиздат, 1986. 183 с.

41. Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 1987. 520 с.

42. Киселев В.К., Киселева Р.А. Экономика воспроизводства рыбных запасов. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983. 192 с.

43. Клинова Г.Ю. Водоемы в сети особо охраняемых природных территорий Волгоградской области // Проблемы сохранения биоразнообразия аридных регионов России: Международная научно-практическая конференция. Волгоград, 1998. С. 44—47.

44. Клинова Г.Ю., Матвеев Д.Е., Попов А.В. Новые и редкие виды во флоре Волго-Ахтубинской поймы // Биоразнообразие водных экосистем юго-востока Европейской части России: Сб. статей. Волгоград, 2000. Ч. 2. С. 76—80.

45. Ключевые орнитологические территории. М., 2000. 702 с.

46. Ковда В.А., Керженцев А.С. Комплексные исследования в Пущинском биосферном заповеднике // Биосферные заповедники. Л.: Гидрометеоздат, 1977. С. 140—146.

47. Козлов В.И., Абрамович Л.С. Справочник рыбовода. М.: Россельхозиздат, 1991. 238 с.

48. Колчинский Э.И. Эволюция биосферы. Л.: Наука, 1990. 235 с.

49. Конвенция о биологическом разнообразии: Программа ООН по окружающей среде. 5 июня 1992 года. На. 92 — 7809.

50. Константинов А.С. Общая гидробиология. М.: Высшая школа, 1972. 472 с.

51. Коробкин В.И., Передельский Л.В. Экология. Ростов-на-Дону: Феникс, 2001. 576 с.

52. Котко А.А. Экономические аспекты охраны редких биологических видов // Экономика природопользования: Обзорная информация ВИНТИ. М., 1999. Вып. 3. С. 55—89.

53. Красная книга. Редкие и охраняемые растения и животные Волгоградской области / Под ред. В.А. Брылева. Волгоград, 1992. 148 с.

54. Криницкий В.В. Некоторые аспекты территориальной организации биосферных заповедников и их значение в проведении экологического мониторинга // Биосферные заповедники: Труды II советско-американского симпозиума. Л.: Гидрометеиздат, 1982. С. 147—150.

55. Кубанцев Б.С., Маркова Е.К. Повышение биоразнообразия вследствие антропогенной биотопической дифференцировки территории // Проблемы сохранения биоразнообразия аридных регионов России: Международная научно-практическая конференция. Волгоград, 1998. С. 8—9.

56. Лапицкий И.И. Проявление внутривидовой биологической дифференциации, связанной с размножением, у рыб Цимлянского водохранилища // Материалы зоологического совещания по проблеме «Биологические основы реконструкции, рационального использования и охраны фауны южной зоны Европейской части СССР». Кишинев, 1965. С. 75—80.

57. Лебедев Н.В. Элементарные популяции рыб. М.: Пищевая промышленность, 1967. 211 с.

58. Лебедева Н.В., Кривоуцкий Д.А. Биологическое разнообразие и методы его оценки // География и мониторинг биоразнообразия. М.: НУМЦ, 2002. С. 13—142.

59. Магмагон Дж.А. Экологические принципы определения оптимальных размеров биосферных заповедников // Биосферные заповедники. Л.: Гидрометеиздат, 1977. С. 207—214.

60. Материалы инвентаризации водохозяйственных объектов Волгоградской области. Волгоград, 2000. 291 с.

61. Мелехова О.П. Сохранение биоразнообразия в промышленных и урбанизированных районах // Сохранение и восстановление биоразнообразия. М.: НУМЦ, 2002. С. 195—238.

62. Мешков М.М., Лебедева О.А. Разнокачественность раннего онтогенеза лососевидных рыб // Лососевидные рыбы. Л.: Наука, 1980. С. 30—41.

63. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Пер. с англ. М.: Мир, 1992. 182 с.

64. Наше общее будущее // Доклад Международной комиссии по окружающей среде и развитию. М.: Прогресс, 1989. 106 с.

65. Никаноров А.М., Хоружая Т.И. Экология. М.: ПРИОР, 2000 а. 304 с.
66. Никаноров А.М., Хоружая Т.И. Глобальная экология. М.: ПРИОР, 2000 б. 286 с.
67. Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Пищевая промышленность, 1974. 447 с.
68. Никольский Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищевая промышленность, 1980. 184 с.
69. Одум Ю. Основы экологии / Пер. с англ. М.: Мир, 1975. 740 с.
70. Одум Ю. Экология / Пер. с англ. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с; Т. 2. 376 с.
71. Петров В.И. Эволюция биоты антропогенных лесостепных ландшафтов в Прикаспии // Проблемы сохранения биоразнообразия аридных регионов России: Материалы научно-практической конференции. Волгоград, 1998. С. 201—203.
72. Первый национальный доклад о сохранении биологического разнообразия в России. М., 1998. 170 с.
73. Перелет Р.А. Экономика биоразнообразия // Социальные, экономические и правовые основы сохранения биоразнообразия. М.: НУМЦ, 2002. С. 199—325.
74. Пехов А.В. Биология с основами экологии. СПб.: Лань, 2000. 671 с.
75. Пианка Э.В. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
76. Привезенцев Ю.А. Интенсивное прудовое рыбоводство. М.: Агропромиздат, 1991. 368 с.
77. Примаков Р.Б. Основы сохранения биоразнообразия. М.: НУМЦ, 2002. 256 с.
78. Природные ресурсы и условия Волгоградской области / Под ред. В.А. Брылева. Волгоград: Перемена, 1996. 264 с.
79. Реймерс Н.Ф. Природопользование: Словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 640 с.
80. Реймерс Н.Ф. Экология. Теории, законы, правила, принципы и гипотезы. М.: Журнал «Россия молодая», 1994. 367 с.
81. Реймерс Н.Ф., Штильмарк Ф.Р. Особо охраняемые природные территории. М.: Мысль, 1978. 295 с.

82. Решетников Ю.С. Биологическое разнообразие и изменения экосистем // Биоразнообразие. Степень таксономической изученности: Сб. статей. М.: Наука, 1994. С. 77—86.

83. Слуцкий Е.С. Фенотипическая изменчивость рыб (селекционный аспект) // Известия ГосНИОРХа. 1978. Т. 134. С. 3—134.

84. Снакин В.В. Экология и охрана природы: Словарь-справочник. М.: Academia, 2000. 384 с.

85. Соин С.Г. О некоторых особенностях развития карпа *Syrpinus carpio* L. в связи с инкубацией его икры в заводских условиях. // Вопросы ихтиологии, 1977. Т. 17. Вып. 5. С. 900—911.

86. Соколов В.Е., Шилов И.А. Развитие идей В.И. Вернадского в современной экологии // Вестник АН СССР. Серия биол. наук. 1989. № 7. С. 91—95.

87. Соколов В.Е., Чернов Ю.И., Решетников Ю.С. Национальная программа России по сохранению биологического разнообразия // Биоразнообразие. Степень таксономической изученности. М.: Наука, 1994. С. 4—12.

88. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция / Пер. с англ. М.: Мир, 1982. 488 с.

89. Степановских А.С. Общая экология. Курган: Зауралье, 1999. 511 с.

90. Терещенко В.Г., Терещенко В.И., Сметанин М.М. Оценка различных индексов для выражения биологического разнообразия сообществ // Биоразнообразие. Степень таксономической изученности. М.: Наука, 1994. С. 86—98.

91. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы / Пер. с англ. М.: Мир, 1980. 327 с.

92. Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М.: Изд-во МГУ, 1980. 464 с.

93. Флинт В.Е. Сохранение редких видов в России (теория и практика) // Сохранение и восстановление биоразнообразия. М.: НУМЦ, 2002. С. 11—108.

94. Франклин Дж.Ф. Теоретические основы выбора биосферных заповедников в США и особенности учрежденных заповедников // Биосферные заповедники. Л.: Гидрометеиздат, 1977. С. 152—182.

95. Чернобай В.Ф. Водоплавающие и околоводные птицы Волгоградской области // Биоразнообразие водных экосистем

юго-востока Европейской части России: Сб. статей. Волгоград, 2000. Ч. 2. С. 226—243.

96. Чернобай В.Ф. Ключевая орнитологическая территория «Сарпинские озера»: значение, состояние, проблемы // Эколого-экономические проблемы Нижней Волги. Волгоград, 2001. С. 66—70.

97. Чернов Ю.И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи современной биологии, 1991. Т. 11. Вып. 4. С. 499—507.

98. Шатуновский М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 1980. 288 с.

99. Шварц С.С. Эволюционная экология животных // Труды института экологии растений и животных. Свердловск. 1969. Вып. 65. 199 с.

100. Шилов И.А. Физиологическая экология животных. М.: Высшая школа, 1985. 328 с.

101. Шилов И.А. Экология в России на рубеже XXI века. Предисловие. М.: Научный мир, 1999. С. 7—8.

102. Шилов И.А. Экология. М.: Высшая школа, 2000. 512 с.

103. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М.: Наука, 1968. 451 с.

104. Экологический энциклопедический словарь. М.: Ноосфера, 1999. 930 с.

105. Юрцев Б.А. Эколого-географическая структура биологического разнообразия и стратегия его учета и охраны // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб.: ЗИН РАН, 1992. С. 7—21.

106. Яблоков А.В. Методологические аспекты взаимоотношения человека и животного мира // Методологические аспекты исследования биосферы. М.: Наука, 1975. С. 365—371.

107. Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высшая школа, 1987. 303 с.

108. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. М.: Высшая школа, 1989. 335 с.

109. Яковлев С.В. Основные факторы, влияющие на развитие промысловой ихтиофауны Цимлянского водохранилища // Проблемы сохранения биоразнообразия аридных регионов России: Международная научно-практическая конференция. Волгоград, 1998. С. 168—169.

110. Яндыганов Я.Я. Экономика природопользования. Екатеринбург, 1997. 764 с.

111. Chitty D. Population process in the vole and their relevance to general theory // Canadian Journal of Zoology. 1960. V. 31. N. 1. P. 99—113.

112. Diamond J.M. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural preserves // Biological conservation. 1975. V. 7. P. 129—146.

113. Newmark W.D. Mammalian richness, colonization and extinction in Western north American National Parks. Michigan, 1986. 240 p.

114. Grumbine E.R. What is ecosystem management? // Conservation biology. 1994. V. 8. P. 27—38.

115. Shaffer M.L. Minimum population size for species conservation // Bioscience. 1981. V. 31. P. 131—134.

Приложения

*Приложение 1*⁵

Расчеты индексов биоразнообразия

1.1. ИНДЕКС РАЗНООБРАЗИЯ ШЕННОНА

Баттен (Batten, 1976) получил данные по видовому богатству и обилию птиц в нескольких естественных лесах и хвойных культурах в Килларни (Ирландия).

Таблица 1

Дубовый лес Деррикунихай

Число видов (S) = 20. Число территорий (N) = 170.

⁵ Примеры расчетов приведены по Э. Мэгарран (1992 г.)

Сообщество ели европейской

Число видов (S) = 14 Число территорий (N) = 198.

Частью этого исследования было определение возможного обеднения биоты хвойных культур по сравнению с эндемичными лесами. В данном примере разнообразие двух массивов — дубового леса Деррикунихай (10,75 га) сообщества европейской ели (11 га) — определялось с помощью индекса разнообразия Шеннона. Для оценки разнообразий этих участков использован критерий t .

1. Формула для вычисления индекса разнообразия Шеннона:

где p_i — относительное обилие i -го вида (n_i/N).

Первое, что нужно сделать, если индекс рассчитывается «вручную», — это составить таблицу значений p_i и $p_i \bullet \ln p_i$. Если используется критерий t , удобно добавить еще одну колонку, дающую величину $p_i \bullet (\ln p_i)^2$. Соответствующие таблицы для двух лесных массивов приведены ниже.

Таблица 3

Дубовый лес Деррикунихай

Сообщество ели европейской

Примечание. Составлено по: Batten L.A. (1976). Bird communities of some Killarney woodlands. Proc. Roy. Irish Acad., 76, 285—313.

Разнообразие дубового леса: $(-\bar{H}) = 2,404$, а хвойной культуры: $(-\bar{H}) = 2,056$. Эти величины представляют собой суммы колонок $p_i \cdot \ln p_i$. Формула для индекса Шеннона начинается со знака минус, чтобы отрицательные величины, получаемые при логарифмировании, стали положительными.

Выравненность в двух лесах можно рассчитать по формуле:

$$E = \bar{H} / \ln S.$$

Для дубового леса она равна $2,404 / \ln 20 = 0,8025$, а для хвойной культуры — $2,056 / \ln 14 = 0,7791$.

3. Дисперсию разнообразия двух лесов оценивают по формуле:

Отсюда:

и

4. Критерий Стьюдента (t) позволяет сравнить разнообразие двух лесов:

где $\bar{H}_1$ — разнообразие участка 1, а $Var\bar{H}_1$ — его дисперсия;
 $\bar{H}_2$ — разнообразие участка 2, а $Var\bar{H}_2$ — его дисперсия.
В нашем примере:

Необходимые степени свободы (df) можно вычислить по формуле:

где N_1 — число гнездовых территорий в первом лесном массиве, а N_2 — аналогичный показатель во втором лесном массиве.

Следовательно,

Из таблиц легко выяснить, что разнообразие птиц в двух лесных массивах достоверно различно ($P < 0,001$), причем естественный дубовый лес разнообразнее хвойной культуры.

ИНДЕКС БРИЛЛУЭНА

В тех случаях, когда оценивается разнообразие неслучайных выборок или «коллекций», вместо индекса Шеннона следует применять индекс Бриллюэна. Например, поскольку разные виды бабочек привлекаются светом неодинаково, световые ловушки дают неточное представление об их сообществах. В нашем примере индекс Бриллюэна использован для оценки разнообразия бабочек, выловленных с помощью портативной световой ловушки, оставленной на ночь ранним летом в дубовом лесу Банагера, Северная Ирландия (виды условно обозначены цифрами):

Таблица 5

Общее число особей (N) = $\sum n_i = 67$ $\sum (\ln n_i!) = 92,024$
Общее число видов (S) = 13.

1. Данные в таблице представлены обычным способом, т. е. приведено число особей каждого вида. Но дополнительная колонка дает величины $\ln n_i!$, поскольку уравнение для вычисления индекса Бриллюэна выглядит так:

Значок «!» означает факториал.

Например, $4! = 4 \cdot 3 \cdot 2 \cdot 1 = 24$. Следовательно, $\ln 4! = \ln 24 = 3,178$.

В нашем примере:

2. Если разнообразие рассчитывается для коллекции, никаких критериев значимости нет. Каждая величина индекса автоматически достоверно отлична от любой другой. Однако можно рассчитать дополнительную меру выравнинности, используя следующее уравнение:

где

;

$[N/S]$ — целая часть отношения N/S ;

$$r = N - S[N/S].$$

В данном примере $N/S = 67/13 = 5,15$, следовательно,

$$[N/S] = 5 \quad \text{и} \quad r = 67 - 13 \cdot 5 = 2,$$

$$[N/S]! = 5! = 120,$$

$$120^{S-r} = 120^{11},$$

$$([N/S] + 1)! = 6! = 720,$$

$$720^r = 720^2.$$

Объединив результаты, получим:

Теперь можно рассчитать выравнинность:

$$E = 1,876/2,268 = 0,827.$$

Из приведенного примера видно, что использование факториалов очень быстро дает огромные числа, которые могут превысить емкость карманных калькуляторов. Однако многие сборники

статистических таблиц включают таблицу, дающую величины $\ln x!$ или $\log x!$. При расчете индекса не обязательно использовать натуральные логарифмы, хотя они и указаны в данном примере.

Индекс Симпсона

Расчет индекса Симпсона иллюстрируется на примере данных об общем числе деревьев на площади 8 акров (33,3 га) в лесу на плато Озарк (штат Арканзас, США). Данные получены Джеймс и Шугартом (James, Shugart, 1970) при исследовании местообитаний гнездящихся птиц Арканзаса (см. табл. 6):

Таблица 6

Примечание. Составлено по: James F.C., Shugart H.H. (1970). A quantitative method of habitat description. *Aubudon Field Notes*, December 1970, p. 727—736.

Число видов (S) = 25. Число особей (N) = 1996.
Индекс Симпсона рассчитывается по уравнению:

,

где n_i — число особей i -го вида;

N — общее число особей.

Следовательно, расчет даст:

$$(752 \cdot 751)/(1996 \cdot 1995) + (276 \cdot 275)/(1996 \cdot 1995) + \dots + (1 \cdot 0)/(1996 \cdot 1995) = 0,187.$$

Обычно используют обратную форму индекса Симпсона, чтобы его величина увеличивалась при возрастании разнообразия. В данном примере $1/D = 1/0,187 = 5,36$.

ИНДЕКС РАЗНООБРАЗИЯ МАКИНТОША

Рассчитывать индекс разнообразия Макинтоша очень просто. В нашем примере это иллюстрируется данными Эдвардса и Брукера (Edwards, Brooker, 1982) по видовому составу и обилию макроскопических беспозвоночных в верховьях реки Уай (Великобритания), приведенными в табл. 7:

Таблица 7

Примечание. Составлено по: Edwards R. W., Brooker M. P. (1982).
The ecology of the Wye. Junk, The Hague.

Число видов (S) = 38

Общее число особей (N) = $\sum n_i = 1100$.

$$\sum n_i^2 = 119812.$$

Обычная форма (U) индекса Макинтоша рассчитывается по уравнению:

,

где n_i — относительное обилие i -го вида. Величины n_i^2 приведены в таблице.

Этот индекс сильно зависит от размера выборки. Индекс доминирования, на который не влияет N (общее число особей), можно рассчитать по формуле:

Дополнительная мера выравнинности получается из выражения:

ИНДЕКС РАЗНООБРАЗИЯ БЕРГЕРА-ПАРКЕРА

При изучении экологии питания европейской речной камбалы (*Platichthys flesus*) в эстуарии реки Банк в Северной Ирландии (Wirjoatmodjo, 1980) проанализировано содержимое желудков рыб на пяти учетных участках. Первый из них расположен в устье реки, участки 2 и 3 — в литоральной зоне, на участок 4 влияли канализационные стоки, а на участок 5 — пресная вода с плотины и горячая вода с фабрики. Индекс Бергера — Паркера в данном примере использован для определения возможных изменений в доминировании организмов, обнаруженных в желудках камбалы. Он рассчитывается по формуле:

$$d = N_{\max}/N,$$

где N — общее число особей;

$N_{\max}$ — число особей самого обильного вида.

Чтобы величина индекса возрастала при увеличении разнообразия, обычно используется его обратное значение.

Примечание. Составлено по: Wirjoatmodjo S. (1980). Growth, food and movement of flounder (*Platichthys flesus* L.) in an estuary. Unpublished D. Phil, thesis, New University of Ulster.

Результаты, приведенные в таблице, показывают, что наиболее высокая степень доминирования среди съеденных организмов отмечена в выборке из устья реки, а самая низкая — на участке 3 (следовательно, там наибольшая выравненность обилий поедаемых животных). Интересно отметить, что наивысшее видовое богатство пищи отмечено на участке 1.

Использование теории принятия решений для сохранения видов, находящихся на грани исчезновения (на примере суматранского носорога)

Экологи придерживаются справедливой точки зрения, что ни один вид не должен исчезнуть, однако это ежедневно происходит в реальности. Вопрос состоит, скорее всего, в следующем — как свести к минимуму исчезновение видов и сокращение биоразнообразия при имеющихся финансовых ресурсах и приемлемых человеческих усилиях. При ответах на вопросы «Что сохранять?», «Где сохранять?», «Каким образом сохранять?», видимо, следует установить определенные приоритеты в сохранении видов и сообществ (Примак, 2002):

Уникальность: высокий первоочередной приоритет и повышенное внимание должны быть отданы биологическим сообществам, если они состоят из редких эндемичных видов либо таксономически уникальны, т. е. род или семейство образованы только одним видом.

Реальность исчезновения: виды, стоящие на грани вымирания в силу различных причин, требуют большего внимания, сил и средств для восстановления. То же самое относится к сообществам и экосистемам, находящимся под угрозой неминуемого разрушения.

Полезность: виды, представляющие определенную ценность для человека в настоящем или будущем, заслуживают приоритета в сравнении с видами, не приносящими очевидной пользы. Данное положение, однако, упирается в необходимость более детального изучения свойств живых организмов — то живое, что не находит применения сегодня, может оказать-

⁶ При подготовке приложения 2 использованы материалы книги «Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты» (М.; Мир, 1989), в связи с тем что подобные оценки в российских источниках не известны.

ся потенциально ценным при тщательном анализе химического состава, характеристик, продуктивности и т. д.

Спасение видов, находящихся на грани исчезновения, — мероприятие, несомненно, весьма дорогостоящее и зачастую вступающее в противоречие с важными социальными программами. Чтобы выяснить серьезность таких противоречий и попытаться разрешить их, необходимы соответствующие методы. В этом приложении обсуждается аналитический метод, называемый теорией принятия решений (Raiffa, 1968). Он позволяет выявить виды, находящиеся под угрозой вымирания (т. е. выявить случаи, требующие немедленного вмешательства), оценить риск и успех альтернативных стратегий управления и определить, насколько оправданны, исходя из интересов общества, расходы на сохранение вымирающего вида.

При выборе возможных вариантов часто имеются два критерия для оценки конечных результатов: либо по минимальной стоимости, либо по эффективности защиты; одна программа может представляться наиболее приемлемой по первому критерию, а другая — по второму. Теория принятия решений позволяет логически оценить альтернативы при хорошей повторяемости результатов, а также оказывается полезной для сравнения одних альтернативных планов управления с другими, чтобы выбрать какой-то один или даже несколько из них.

В данном приложении будут рассмотрены вопросы, касающиеся установления вероятности вымирания (pE) и использования значений pE для выявления видов, находящихся в критическом состоянии. Затем будут предложены меры, которые следует предпринять для уменьшения значений pE в различных ситуациях; будет также показано, как можно использовать теорию принятия решений для выбора лучшей стратегии вмешательства, когда неясны результаты этих вмешательств.

Применение теории принятия решений будет проиллюстрировано на примере оценки статуса суматранского носорога (*Dicerorhinus sumatrensis*) и различных мер, предложенных для его спасения. Суматранский носорог имеет очень низкий темп воспроизводства в природе, и в неволе практически не размножается. Поэтому его целесообразнее сохранять в значительных по площади охраняемых территориях.

ВЫЯВЛЕНИЕ ИСЧЕЗАЮЩИХ ВИДОВ

Для целей выявления исчезающих видов условимся называть вид вымершим, если не осталось ни одной размножающейся пары. Вероятность вымирания вида определим как вероятность того, что нарушение местообитаний и (или) характер динамики популяций приведут к ситуации, когда за два или три поколения не останется ни одной размножающейся пары. Следует подчеркнуть, что два или три поколения — чрезвычайно малый временной промежуток, и трудно настаивать на его использовании. Исключение составляют случаи, когда виды находятся в критическом состоянии, и можно вообще утратить возможность реализации долговременной программы по восстановлению вида, если успешно не осуществить кратковременную.

pE вида можно установить на основе эмпирических данных, аналитических моделей популяционных процессов, компьютерных имитаций или субъективных оценок исследователей и менеджеров. В некоторых случаях в нашем распоряжении оказываются эмпирические данные по утрате видового разнообразия при различных средовых и популяционных изменениях, в частности данные по оскудению биоты континентальных изолятов и национальных парков (Wilcox, 1980).

Для оценки pE использовались аналитические модели популяционных процессов (например, MacArthur, Wilson, 1967; MacArthur, 1972; Richter-Dyn, Goel, 1972; Leigh, 1981), однако многие такие модели имеют серьезные ограничения (Brussard, 1985; Shaffer, Samson, 1985).

Оценка pE для отдельных видов может быть произведена с помощью имитационных моделей (см., например, Shaffer, Samson, 1985). Эти модели могут включать как видоспецифичную биологическую информацию (оценка доступности местообитания и потенциальной скорости роста популяции), так и социологические показатели, обусловленные деятельностью локальной человеческой популяции. К числу таких показателей можно отнести оценку уровня браконьерства, способ ведения сельского хозяйства, характер выпаса домашних животных и создание потенциальных возможностей для возникновения природных катастроф, распространения заболеваний или разрушения окружающей среды. К сожалению, данные по многим

видам, находящимся под угрозой вымирания, крайне скудны, и их едва ли будет достаточно для построения имитационных моделей.

Во многих ситуациях оценка pE должна основываться на данных, полученных для родственных видов, и на общем знании местных условий среды и условий, связанных с социально-политическим статусом изучаемого района. Мы располагаем методами, позволяющими получать эти субъективные оценки (Behn, Vaupel, 1982; Spetzler, Stael von Holstein, 1975), которые затем можно использовать почти так же, как и значения вероятностей, полученные на основе эмпирических данных или с помощью моделей.

Некоторые факторы, влияющие на pE , можно определить с достаточной степенью точности, другие практически неопределимы. Например, к событиям, влияющим на pE для яванского носорога (*Rhinoceros sondaicus*) в течение ближайших нескольких поколений, относят разрушение местообитаний из-за вырубки лесов, увеличение смертности из-за браконьерства и ограничение территории, доступной для резерватов. Эти факторы можно оценить достаточно надежно. Однако степень действия на pE эпидемий и стихийных бедствий (тайфунов, пожаров или вулканических извержений) определить трудно, хотя и очень важно, особенно при сокращении ареала видов. Последняя вспышка недиагностированной смертельной болезни в популяциях яванского носорога (Огух, 1982) и потеря 3,2 млн га местообитаний носорога из-за пожара на Борнео в 1983 г. (Гео, 1985) иллюстрируют это положение.

Ожидаемое воздействие события на pE есть функция: 1) вероятности того, что это событие произойдет, и 2) последствий для выживания популяции, если это событие произойдет. К примеру, если вероятность эпидемии составляет 0,1, вероятность вымирания pE в этом случае равна 0,95, а при отсутствии эпидемии 0,85, то $E(pE)$, ожидаемый уровень pE , составит:

$$\begin{aligned} E(pE) &= [p(\text{эпидемии})] \cdot [pE(\text{при эпидемии})] + \\ &+ [p(\text{отсутствие эпидемии})] \cdot [pE(\text{при отсутствии эпидемии})] = \\ &= 0,1 \cdot 0,95 + 0,9 \cdot 0,85 = 0,86. \end{aligned}$$

Подсчитав это значение, мы можем использовать его для выявления того, не является ли вероятность вымирания вида неприемлемо высокой.

Приемлемые уровни pE различны для разных таксономических категорий; они зависят от того, как оценивают их те или иные социальные и экономические слои общества, а также различные политические силы. В развивающихся странах, где нагрузки на природные ресурсы со стороны народонаселения уже чрезвычайно велики, приемлемые уровни pE , принятые местными правительствами, могут шокировать ученых, приезжающих из индустриально развитых стран.

Критерии, которыми пользуются для идентификации исчезающих видов, часто зависят от таксономической принадлежности этих видов. Например, Управлению лесного хозяйства США вменено в обязанность следить за поддержанием жизнеспособности популяций аборигенных и интродуцированных позвоночных животных на землях Национального лесного фонда. Что же касается беспозвоночных животных, то в действующих правилах они не упоминаются, хотя некоторые из них, например бабочка-нимфалида *Speyeria nokomis*, находятся в большей опасности, чем многие позвоночные. Существующие критерии для помещения видов в официальный список животных, находящихся в критическом состоянии, в основном рассчитаны на млекопитающих либо птиц, в ущерб другим таксономическим группам. Такое положение едва ли можно оправдать с биологической точки зрения. В США белоголовому орлану (*Haliaeetus leucocephalus*), являющемуся национальным символом, уделяется гораздо больше внимания, чем другим видам, находящимся на такой же грани исчезновения.

Социальная оценка того, насколько приемлема величина pE для того или иного вида, часто неявно делается под влиянием решений бюджетных комиссий или неофициального нажима отдельных групп. К счастью, существуют достаточно четкие процедуры для получения оценок в ситуациях, когда затронуты интересы многочисленных групп, преследующих противоречивые цели. Такие процедуры обеспечивают более обдуманную оценку pE и более объективное решение о том, какие из видов нуждаются во вмешательстве.

АНАЛИЗ ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ СУМАТРАНСКОГО НОСОРОГА

Мы проиллюстрируем использование метода анализа решений для сохранения видов, находящихся в критическом состоянии, на примере суматранского носорога, оценив его современный статус и pE . Наши оценки pE субъективны, но отражают совокупное мнение биологов, изучающих этих носорогов, и менеджеров. Затем мы проанализируем действия, которые могут быть использованы для улучшения статуса вида, и рассмотрим случайные события, способные повлиять на конечный результат. При этом мы будем руководствоваться двумя критериями при выборе конкретных стратегических действий из множества альтернативных: pE и материальными затратами. Цель нашего анализа — выработать план сохранения вида, в котором сочетались бы приемлемый низкий уровень pE и низкая стоимость охранных мероприятий.

СОВРЕМЕННЫЙ СТАТУС

Популяция суматранского носорога представлена рядом небольших изолированных субпопуляций, местообитания которых все более и более отдаляются друг от друга. Разрушению местообитаний способствуют вырубка лесов, расширение человеческих поселений и строительство гидроэлектростанций. Существует лишь несколько возможностей для сохранения этого вида, но и эти возможности не дают 100%-й гарантии. Серьезный ущерб наносит браконьерство, возрастающее с увеличением численности населения. Болезнь, такая, как недавняя эпидемия в популяции яванского носорога, или сильный шторм могут стереть с лица Земли большую часть оставшихся природных популяций. Только два суматранских носорога в настоящее время содержатся в неволе.

Известные природные популяции суматранского носорога подпадают под три политические юрисдикции: Сабы (Восточной Малайзии), Индонезии и Западной Малайзии; небольшие популяции встречаются в Таиланде и Бирме. Мы определили значение pE на период 30 лет, что соответствует примерно двум поколениям этого вида. При нынешней практике сохранения вида и при отсутствии эпидемии pE для носорогов Сабы, по нашей оценке, очень близка к единице (примерно 0,99). Для индонезийских популяций pE составляет 0,95 только

потому, что некоторые изолированные субпопуляции находятся в удаленных и недоступных местах. Популяция Западной Малайзии обладает наименьшим размером, но защищена наилучшим образом и pE для нее составляет примерно 0,9. Объединяя эти значения для вида в целом, получаем значение pE на ближайшие три десятилетия: $pE = 0,99 \cdot 0,95 \cdot 0,9 = 0,85$. Выбор между сохранением статус-кво и вмешательством представлен на рис. 6 в виде двух ветвей, выходящих из квадрата на древе решений (условное обозначение в теории принятия решений, указывающее на точку, в которой принимаются решения).

Многие непредсказуемые или редкие события также влияют на значения pE и на исход программ сохранения. К числу таких событий относятся: а) природные процессы, например, эпидемии и необычные погодные условия; б) непредсказуемая деятельность человека, например, изменение отношения правительства к борьбе с браконьерством и к охране среды обитания. Прежде чем оценивать действие этих случайных событий на pE , следует установить вероятность их возникновения. Вероятность некоторых событий, выраженную как теоретическое ожидание или долговременная частота, можно вычислить с достаточной степенью объективности; например, долгосрочные наблюдения за погодой позволяют предсказывать ожидаемую частоту мощных тайфунов в местообитаниях носорогов. Что касается других факторов, то предсказать вероятность их возникновения можно лишь субъективно и приблизительно.

Из редких событий с максимальным потенциальным действием на pE для суматранского носорога в течение ближайших 30 лет при сохранении статус-кво наиболее вероятна эпидемия. Вероятность этого события, по нашим оценкам, составляет по меньшей мере 0,1. События «эпидемия» и «отсутствие эпидемии» представлены на рис. 6 в виде ветвей, выходящих из круга, обозначающего редкие процессы, на которые не может повлиять программа сохранения носорогов. Вероятность каждого события отмечена на соответствующей ветви. Мы установили, что эпидемия повысит pE по крайней мере до 0,95 (pE для каждого исхода указана в конце соответствующей ветви на рис. 6). В уравнении (1) мы использовали вероятность возникновения редких событий (наличие или отсутствие эпидемии), чтобы оценить pE для всех комбинаций «действие —

событие» и чтобы получить значение $E(pE)$ для нынешнего положения дел: $0,1 \cdot 0,95 + 0,9 \cdot 0,85 = 0,86$, которое мы поместили на рис. 6 в столбце, озаглавленном $E(pE)$. Так как поддержание статус-кво не требует увеличения затрат сверх тех, что уже были произведены, в графе «Стоимость» поставлена цифра 0.

Рис. 6. «Древо решений» для сохранения суматранского носорога. Квадраты означают точки, в которых принимаются решения, кружки — случайные события. Вероятности случайных событий оценивались для 30-летнего периода; pE — вероятность вымирания вида за 30 лет; $E(pE)$ — ожидаемое значение pE для каждого варианта. Стоимости выражены в значениях 30-летних стоимостей, исходя из 4% годовых; M — миллион

Воздействия, направленные на сохранение

Если признать уровень pE , равный 0,86, для суматранского носорога недопустимо высоким при нынешних условиях, то какие меры могут быть предприняты, чтобы этот уровень снизить? В теме 8 перечислены возможные стратегические направления интенсивного сохранения популяций животных, находящихся в критическом состоянии как в природных условиях, так и в неволе. Некоторые из стратегий были предложены для восстановления популяций суматранского носорога. К их числу относятся: 1) усиление борьбы с браконьерством на существующих заповедных территориях; 2) удвоение размеров одного национального парка; 3) создание нового национального парка; 4) огораживание большой территории основного местобитания, сохранение изолированной популяции путем подкормки и ветеринарного обслуживания и перемещение изолированных носорогов в огороженные участки; 5) перераспределение носорогов между природными субпопуляциями с целью восстановления субпопуляций в истощенных местообитаниях и поддержания потока генов между субпопуляциями; 6) отлов диких носорогов для формирования размножающихся в неволе популяций по крайней мере в четырех разных странах. Такие популяции будут служить как резервуаром генетического материала, так и источником животных для сохранения носорогов в недавно или давно занимаемых местообитаниях.

При выборе программы сохранения вида из нескольких альтернативных программ необходимо руководствоваться как оценками ожидаемого улучшения статуса вида, так и материальными затратами. Ниже мы проанализируем каждую стратегию по восстановлению популяции суматранского носорога (рис. 6) с учетом неожиданных событий, влияющих на ожидаемую pE , и финансовых расходов.

Эффективность усилий по борьбе с браконьерством в значительной мере зависит от поддержки государства. Если число лесничих в Сабе увеличить до четырех, а в Индонезии — до шести и при этом обеспечить их транспортом из расчета одна транспортная единица на каждых двух лесничих, то можно уменьшить pE до 0,45 в течение ближайших 30 лет. Эти дополнительные усилия будут стоить около 3,05 млн долл. (в данном анализе

все годовые издержки рассчитывались исходя из 4% годовых). Однако вероятность того, что правительственная поддержка будет постоянной и достаточно мощной, чтобы достичь такого успеха, составляет только 0,2. В случае поддержания статус-кво (вероятность около 0,3) следует ожидать, что pE останется на уровне 0,86. Если же правительственная поддержка сохранения носорогов будет значительно сокращена (вероятность около 0,5), то усилия по защите животных будут напрасны и pE может возрасти до 0,98. Таким образом, предполагаемый уровень pE при борьбе с браконьерством составляет:

$$0,2 \cdot 0,45 + 0,3 \cdot 0,86 + 0,5 \cdot 0,98 = 0,84.$$

Основание нового национального парка, в котором могло бы обитать примерно 25 носорогов, уменьшит pE до 0,37. Затраты на организацию и функционирование нового национального парка будут составлять около 1,8 млн долл., не считая убытков от прекращения вырубki леса или эксплуатации сельскохозяйственных земель. Однако даже если эта территория предназначена под парк, вырубка леса на ней будет довольно интенсивной. В течение ближайших 30 лет вероятность вырубки леса в резервате составит 0,6. Вероятность вымирания при этом возрастет до 0,9 из-за разрушения местообитаний и браконьерства лесорубов.

Третья альтернативная стратегия — удвоение размеров существующего парка, что также позволит содержать дополнительно около 25 животных. На том же участке было предложено построить плотину гидроэлектростанции. В случае, если проект строительства будет принят, будет уничтожена большая часть местообитаний носорогов. По нашим оценкам, вероятность постройки плотины в ближайшие 30 лет составляет 0,1. Даже если плотина не будет построена, интересы лесозаготовителей нарушат целостность расширяющихся территорий с вероятностью, равной примерно 0,2. Если территория останется нетронутой, то pE для вида в целом может упасть с 0,86 до 0,37; если же будет воздвигнута плотина или будет продолжена вырубка леса, то pE возрастет до 0,90. Объединение вероятностей этих события дает в итоге $E(pE) = 0,53$. Затраты на приобретение и содержание расширенных территорий в течение ближайших 30 составят около 1,8 млн долл., не считая потерь от прекраще-

ния лесоразработок и отказа от проекта постройки плотины. Еще одна альтернативная стратегия — огораживание территории существующего или нового резервата. В этом случае возникает популяция с высокой плотностью; поддерживают ее с помощью подкормки и ветеринарного обслуживания, как это с успехом делается на южноафриканских «носорожьих фермах» (Martin, 1984). В результате большую часть проблем (таких, как недостаток пищи или дисбаланс питательных веществ) можно выявить и решить достаточно быстро, избежав тем самым высокой смертности.

Болезни — основная опасность, связанная с этой стратегией. Вероятность вспышки заболевания, по нашей оценке, составляет около 0,2. В случае эпизоотии pE для популяции в целом поднимется до 0,95. Такое увеличение pE по сравнению с уровнем статус-кво (0,86) обусловлено переводом животных из изолированных субпопуляций на огороженную территорию; изоляция сама по себе обеспечивает некоторую уверенность в том, что удастся избежать встречи с патогенными организмами. Вместе с тем, если можно будет поддерживать огражденную популяцию в хорошем состоянии, pE упадет до 0,45. При совместном использовании этих альтернативных стратегий $E(pE) = 0,55$. Огораживание территории будет стоить около 60 тыс. долл., и затем ежегодно придется затрачивать 18 тыс. долл. на содержание резервата. В итоге общие затраты за 30 лет составят 0,6 млн долл.

Пятый вариант сохранения, упомянутый на рис. 6, — перераспределение носорогов между изолированными субпопуляциями. Многие сохранившиеся животные образуют группы по 2 или 3 особи, и случайная смерть или неудача при размножении (демографическая стохастичность) представляет большую угрозу для выживания таких небольших групп. Субпопуляции, которые так малы и так изолированы, как эти, легко соскальзывают ниже границы длительного выживания. Кроме того, раздробленность местообитания уменьшает шансы на то, что вымершие субпопуляции будут замещены пришельцами с других территорий.

Обдуманное перераспределение носорогов между субпопуляциями с целью компенсировать смертность и отсутствие естественной реколонизации представляет собой единственный путь

для выживания этих популяций, но каждая стадия этой операции сопряжена с определенной долей риска. Отлов и транспортировка связаны с высокой вероятностью гибели или повреждений животных. Кроме того, достаточно велика вероятность того, что перемещенные животные разбегутся с нового места или не будут приняты в социальную иерархию и, следовательно, не смогут размножаться. Интенсивные усилия по адаптации носорогов на новом месте составляют 100 тыс. долл. на особь. Вероятность успеха программы по перемещению при отсутствии дальнейшего контроля за животными составляет 0,1 и будет стоить около 20 тыс. долл. на одно животное. Если носороги перераспределяются между субпопуляциями со скоростью семь особей в год в первые два года программы и две особи в год в последующие 27 лет, то pE за 30 лет может уменьшиться до 0,75. Вместе с тем, если перемещение животных оканчивается их гибелью или травмой нескольких носорогов, pE для вида в целом возрастет до 0,95. В сумме эти альтернативы дают $E(pE)$, равную 0,93 при общей стоимости 1,01 млн долл.

И наконец, последняя альтернативная стратегия сохранения суматранского носорога — размножение в неволе. Ее успех или неудача зависят от ряда факторов, включающих отлов диких животных, перевозку, поведенческую адаптацию к неволе, успех размножения, болезни и сотрудничество между различными учреждениями. Отлавливать животных для размножения в неволе следует из небольших изолированных групп, находящихся под угрозой истребления их браконьерами и лесозаготовителями и потому вносящих небольшой потенциальный вклад в долговременное выживание популяции. Тем не менее, если программа разведения в неволе потерпит неудачу, гибель этих животных с большой продолжительностью жизни может повысить pE до 0,95. Как бы то ни было, но если программа отлова будет удачно завершена и при некоторых благоприятных условиях в Малайзии, Индонезии, США и Великобритании будут созданы размножающиеся популяции, то pE вида снизится до 0 за ближайшие 30 лет.

Чтобы оценить вероятность успеха предложенной программы размножения в неволе, можно воспользоваться опытом по отлову и разведению белого (*Ceratotherium simum*), черного (*Diceros bicornis*) и индийского (*Rhinoceros unicornis*) носорогов с учетом

разницы между этими видами и суматранским носорогом. Можно принять во внимание также и индивидуальные особенности. Например, вероятность успешного размножения самок суматранского носорога в неволе биологи оценили по данным для других видов носорогов. Те, кто наблюдал необычайно спокойное и «дружелюбное» поведение и явную адаптацию к жизни в неволе самок этих животных, не сомневаются в том, что они с легкостью будут размножаться, если только будет найден находящий партнер. Основываясь на предыдущем опыте с разведением в неволе других видов носорога и на нынешнем состоянии политической поддержки этой программы, мы полагаем, что шансы на успех составляют 0,8, давая $E(pE) = 0,19$.

Затраты на реализацию программы разведения в неволе будут высоки. Развитие условий и техники размножения в Малайзии и Индонезии составят около 1,25 млн долл. в первые 3 года и 30 тыс. долл. в год в последующие, или 2,06 млн долл. за 30 лет. Затраты на содержание носорогов в неволе в США и Великобритании составляют около 3 тыс. долл. на особь в год. По некоторым предположениям, более чем за 30 лет произойдет четырехкратное увеличение популяции из восьми животных в США и восьми в Великобритании. Общие затраты на содержание популяций в неволе в этих двух странах, не считая средств на улучшение условий содержания, составляют не менее 1,63 млн долл., что в конечном итоге составит 3,69 млн долл.

ОЦЕНКА АЛЬТЕРНАТИВНЫХ ПЛАНОВ СОХРАНЕНИЯ

Исходя из того, что мероприятия по охране носорогов должны заметно снизить pE при минимальных финансовых затратах, попытаемся подобрать наилучшую из перечисленных стратегий.

Перераспределение животных среди природных субпопуляций — слишком рискованная процедура, чтобы ее можно было рекомендовать. Значение pE при этом даже выше (0,93), чем в условиях поддержания статус-кво (0,86). Шансы на успех и последующая выгода для популяции не столь велики, чтобы компенсировать потерю перемещаемых животных в случае неудачи.

Размножение в неволе — наиболее многообещающая стратегия, если оценивать ее по критерию уменьшения ожидаемой

вероятности вымирания вида: $E(pE)$ в данном случае снижается до 0,19. Даже если отлов носорогов повысит pE для диких популяций, шансы на удачное размножение достаточно высоки, чтобы оправдать эту акцию. Однако многие специалисты с осторожностью оценивают эту программу, полагая, что выживание вида в неволе имеет не столь большое значение по сравнению с выживанием его в естественных условиях, и опасаясь, что эта стратегия отвлечет внимание и ресурсы от сохранения природных популяций. Эти соображения следует включить в расчеты, установив более низкие оценки для выживания в неволе по сравнению с выживанием в природе (Maguire, 1986). И все же мы считаем, что в ситуациях, таких, как ситуация с суматранским носорогом, когда исчезновение вида в естественных условиях вполне реально даже при значительных усилиях по его сохранению, самая неотложная задача — спасение вида в любой форме.

Выше мы оценили наиболее и наименее приемлемые стратегии сохранения суматранского носорога (т. е. размножение в неволе и перемещение отдельных особей в небольшие популяции). Теперь перед нами возникает вопрос: возможна ли объективная оценка других стратегий, обеспечивающих промежуточные значения $E(pE)$? Эти стратегии можно формализовать путем построения функции полезности для pE , которая отражает относительное предпочтение для различных уровней pE . Самой низкой pE (0,0) присваивается значение функции полезности, равное 1, а наименее приемлемому уровню pE (1,0) — 0. Отметим, что в нынешней социальной и политической обстановке вмешательство часто откладывается до тех пор, пока вымирание вида не окажется неизбежным. Общество, очевидно, полагает высокую pE вполне приемлемой до тех пор, пока она не приблизится вплотную к 1.

Функция полезности отражает индивидуальные предпочтения; ее определяют конкретные условия жизни человека, в том числе благосостояние, образование, религиозные взгляды и т. д. Специалисты по теории принятия решений находят индивидуальную функцию полезности для таких показателей, как pE , выясняя предпочтения человека путем опроса (Keeney, Raiffa, 1976). Функции полезности, определенные у одного и того же индивидуума в разное время, как правило, одинаковы.

Однако при изменении условий жизни, в частности благосостояния, уровня образования и т. д., изменяются и функции полезности (Officer, Halter, 1968).

На индивидуальную функцию полезности для pE влияет, в частности, природоохранительное просвещение. Поскольку функция отражает личностные предпочтения, приспособить ее для принятия коллективных решений, когда ни один человек персонально не ответствен за выбор и когда группы с различными интересами имеют разные мнения, отнюдь не легко. Кини и Раиффа (Keeney, Raiffa, 1977) предложили метод для комбинирования функций полезности у различных групп, необходимый в случае коллективных обсуждений для формирования компромиссного решения.

Мы не будем высчитывать и сравнивать условную (гипотетическую) функцию полезности для конкретной ситуации в случае с суматранским носорогом, а используем $E(pE)$ для оценки альтернативных стратегий сохранения вида. При выборе стратегии мы будем руководствоваться двумя критериями: снижением затрат и pE . Какие из стратегий в наибольшей степени отвечают первому критерию? Мы довольно приблизительно оценивали затраты на ту или иную программу, пренебрегая тем фактом, что редкие события будут иногда менять действительные затраты на сохранение вида. Например, если борьба с браконьерством со стороны правительства будет ослаблена, то сразу же ухудшатся результаты усилий по сохранению животных. Кроме того, наши оценки затрат на поддержание и расширение резерватов не учитывают потенциальный доход от лесоразработок или другой коммерческой деятельности.

Обе программы по сохранению носорогов — как программа размножения в неволе, так и программа борьбы с браконьерством — очень дорогостоящи, но первая из них явно предпочтительней, поскольку именно она обеспечивает максимальную безопасность животных. Из нескольких альтернативных планов сохранения природных популяций, вероятность вымирания которых колеблется между 0,5 и 0,7, огораживание представляется наиболее дешевым, но не исключено, что затраты на формирование и поддержание жизнеспособности изолированной популяции были занижены. Методы для оценки компромиссного решения при выборе между финансовы-

ми расходами и интересами восстановления видов описаны Мэгуайром (Maguire, 1986). В ряде случаев можно использовать одновременно несколько стратегий, но при этом сложность заключается в выборе лучшей комбинации мероприятий, которые обеспечили бы максимальный эффект в рамках существующего бюджета. Многоцелевое программирование (Cohon, 1978) — это, пожалуй, метод, позволяющий достичь интеграции на основе популяционного и стоимостного критериев, но подробное его рассмотрение не входит в нашу задачу. Мы же просто отметим, что ряд предложенных вмешательств, в том числе огораживание и размножение в неволе, подразумевает отлов животных из сохранившихся природных субпопуляций и тем самым ограничение биологических ресурсов и финансовых затрат. Кроме того, влияния различных вмешательств на статус популяции могут быть взаимозависимыми, и это должно быть учтено в любом анализе методами математического моделирования.

Как это часто бывает при оценке мероприятий по сохранению видов, находящихся под угрозой вымирания, полученные нами значения pE представляют собой неустойчивые величины, хотя это лучшее, что можно получить из доступной информации. Нам необходимо вооружиться методом, позволяющим определять, насколько чувствительна наша классификация стратегий сохранения вида к изменениям использованных вероятностей. Если выбор альтернативной стратегии меняется при небольших флуктуациях одной из установленных вероятностей, то мы можем сконцентрировать наши усилия на устранении неопределенности этого параметра.

Какие изменения в оценках вероятностей вымирания могут повлиять на наш выбор предложенных воздействий? Даже если вероятность успеха программы размножения в неволе будет достаточно низкой, например 0,5, то $E(pE)$ будет все равно ниже (0,48), чем при любых других стратегиях, хотя тогда затраты на реализацию этой программы будут слишком высоки по сравнению с ожидаемой выгодой. Для того чтобы $E(pE)$ программы перемещения животных между популяциями была ниже уровня статус-кво (0,86), вероятность успеха этой стратегии должна быть по крайней мере 0,5. Однако обеспечение дальнейшего контроля, безусловно, при-

ведет к тому, что поддержание этого уровня потребует чрезвычайно больших расходов. Отметим, что огораживание и размножение в неволе различаются только по pE в случае успеха (0,45 против 0) и по затратам (0,6 млн долл. против 3,69 млн долл.). Если стратегия огораживания в случае успеха приведет к снижению pE до 0,2 или 0,3, то ее применение будет более выгодно, чем размножение животных в неволе в зоопарках, поскольку использование стратегии огораживания обходится гораздо дешевле. Тщательный анализ показывает, что только большие изменения в установленных вероятностях могут повлиять на наши выводы.

РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ОСУЩЕСТВЛЕНИЮ ПРОГРАММ

Формально воплощение в жизнь международной программы по сохранению суматранского носорога было начато Комиссией по сохранению видов (SSC) при Международном союзе охраны природы (IUCN) на встрече в Сингапуре в октябре 1984 г.

Важной особенностью встречи было принятие решения о том, что суматранский носорог — вид, находящийся под угрозой вымирания, что его исчезновение будет большой потерей и его охрана требует активного вмешательства. На встрече были сформулированы основные задачи и сделаны наброски пробных соглашений. Основные пункты соглашения сводились к следующему: 1) основное внимание будет направлено на сохранение природных популяций суматранского носорога, обитающих на обширных защищенных территориях естественного местообитания; 2) будет развиваться образовательная программа, направленная на усиление заботы общественности о сохранении суматранского носорога; 3) в странах, в которых обитает носорог, и в ряде других мест (США и Европа) будет осуществляться программа размножения в неволе для сохранения генетического разнообразия с использованием тех животных, у которых нет надежды на длительное выживание в природе.

Перевод этих соглашений в рабочие документы, бюджеты, программы, каталоги и управленческие и политические структуры потребовал шестимесячной активной деятельности после встреч и многочисленных консультаций между участниками. Полное осуществление этого плана стало важным шагом

SSC/IUCN, который обеспечит создание рабочей модели для совместных международных действий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Крайне важно выявить виды, находящиеся под угрозой вымирания, с тем чтобы сконцентрировать усилия на сохранении именно этих видов. Методы для оценки вероятностей вымирания (pE) варьируют от сложных аналитических или имитационных моделей до простых суждений информированных специалистов. Насколько высокой должна быть вероятность вымирания, чтобы люди осознали ее неприемлемость, зависит от положения вида в таксономической иерархии, его эстетического и экономического значения и от того, в каком районе земного шара он обнаружен. Например, pE , равное почти 1, для сообществ бабочки златогузки, населяющих Фолклендские острова, не вызывает особого беспокойства, тогда как pE , равное 0,25 или близкое к этому, для крупного, знакомого всем хищного животного обычно побуждает общественность к весьма активным действиям.

Если признано, что вид находится в критическом состоянии, то следует рассмотреть возможные альтернативные стратегии его сохранения, в том числе и не требующие вмешательства. Оценить эффективность этих альтернативных стратегий позволяет теория принятия решений. Помимо этого, данная теория помогает выявить потенциальные источники неопределенности, обеспечивает возможность сравнения затрат и выгод от сохранения того или иного вида и позволяет при тщательном анализе оценить правильность полученных выводов.

Если теория принятия решений позволяет выбрать наиболее приемлемую стратегию сохранения вида, то общественные силы играют большую роль в осуществлении соответствующих программ. Некоторые политические аспекты могут быть учтены с помощью функций полезности. Однако политическая обстановка может меняться, поэтому и биологи всегда должны быть готовы к тому, что стратегия, кажущаяся на сегодняшний день наименее приемлемой, может завтра оказаться единственно возможной и наиболее эффективной.

Для заметок

Для заметок

Для заметок

Залепухин Валерий Владимирович

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Учебное пособие

Главный редактор *А.В. Шестакова*
Технический редактор *А.В. Лепилкина*
Художник *Н.Н. Захарова*

Подписано в печать 18.11 2003. Формат 60×84/16.
Бумага офсетная. Гарнитура Таймс. Усл. печ. л. 11,16.
Уч.-изд. л. 12. Тираж 120 экз. Заказ . «С» 139.

Издательство Волгоградского государственного университета.
400062, Волгоград, ул. 2-я Продольная, 30.