

**Федеральное агентство по здравоохранению и социальному развитию
Государственное образовательное учреждение дополнительного
профессионального образования
РОССИЙСКАЯ МЕДИЦИНСКАЯ АКАДЕМИЯ ПОСЛЕДИПЛОМНОГО
ОБРАЗОВАНИЯ**

**Утверждаю
Проректор по учебной работе
ГОУ ДПО РМАПО Росздрава
Профессор Щитинин В.Е.
26 января 2007 г.**

**Профессор кафедры дезинфекционного дела и медицинской энтомологии
доктор биологических наук Н.А. Щипанов**

**Под редакцией заведующего кафедрой дезинфекционного дела и
медицинской энтомологии доктора медицинских наук В.П. Ипатова**

**Экологические основы управления
численностью мелких млекопитающих
(Избранные лекции)**

Учебное пособие

Москва 2007

**Утверждено
На Ученом Совете РМАПО**

23 января 2007 г.

№ протокола 1

**Ученый секретарь РМАПО
Профессор Л.М.Савченко**

**Утверждено
На Ученом Совете медико-
профилактического факультета**

22 января 2007 г

№ протокола 2

**Декан медико-профилактического
факультета
В.И. Баранов**

АННОТАЦИЯ

Книга представляет изложение лекционного материала, который автор читает на курсах по дезинфектологии на кафедре Дезинфекционного дела и медицинской энтомологии РМАПО. Особое внимание уделяется возможным эпидемиологическим последствиям регуляции численности проблемных видов. В частности показано, что изменение популяционных структур может приводить к усилению эпизоотического процесса, несмотря на снижение численности зверьков. Это и другие парадоксальные эффекты связаны с особенностями экологии мелких млекопитающих.

В первой части книги рассматриваются основные положения экологии, необходимые для понимания закономерностей, определяющих уровень достигаемой биологическими видами численности. Даются представления о взаимоотношениях, определяющих возможность успешного существования видов на организменном, популяционном и биоценотическом уровнях. Кратко охарактеризованы особенности индивидуальных и популяционных реакций, определяющих устойчивое существование видов в природе. Даются общие представления о функционировании экосистем, как об основных регуляторах качества среды, благоприятной для человека. Рассматриваются возможные последствия изменения численности видов.

Во второй части, с учетом мирового опыта, критически проанализированы современные методы контроля численности. Рассматриваются перспективные подходы к управлению численностью на основе использования общих экологических закономерностей. Приводятся сведения о накопленных в этой области знаниях (управление рождаемостью, поведением, биоценотический подход). Рассматриваются возможные перспективные направления исследований.

Учебное пособие подготовлено на кафедре дезинфекционного дела и медицинской энтомологии ГОУ ДПО РМАПО Росздрава.

Автор Щипанов Николай Александрович, доктор биологических наук, профессор кафедры.

Научный редактор - заведующий кафедрой доктор медицинских наук Ипатов Всеволод Павлович.

Рецензент: доктор биологических наук С.А.Шилова (Институт проблем экологии и эволюции РАН).

Работа выполнена при поддержке МНТЦ Грант № 1174-00

ISBN 5-7249-1059-4

Содержание

Предисловие	3
Введение	5
Часть 1. Общая экология.	
Глава 1. Экология как наука	7
1.1. Определение экологии	7
1.2. Уровни организации живой материи. Предмет экологии	8
Глава 2. Адаптации на организменном уровне. Понятия «экологическая валентность» и «экологическая ниша»	11
2.1. Адаптации к физико-химическим факторам среды. Примеры	11
2.2. Адаптации к биотическим факторам среды. Примеры.	14
2.3. Комплексность адаптаций. Примеры	16
2.4. Экологическая валентность. Экологическая ниша	17
Глава 3. Популяционная экология. Общие понятия	19
3.1. Популяция. Содержание понятия. Определение	19
3.2. Ресурсная база популяции. Необходимость ограничения численности «сверху»	21
3.3. Разнокачественность как фундаментальное свойство популяции.....	22
3.4. Случайные процессы. Необходимость ограничения численности «снизу»	23
Глава 4. Популяционный гомеостаз. Механизмы поддержания видоспецифического уровня плотности	24
4.1. Физиологические основы обратной связи с численностью у мелких млекопитающих. Стресс.	25
4.2. Информация о плотности населения. Пространственно - этологическая структура. Социальная организация	27
Глава 5. Популяционные стратегии в динамичной и стабильной среде	30
5.1. Факторы, влияющие на численность. Представление об относительной динамичности среды	30
5.2. r-К – стратегии.	31
5.3. Популяция в пространстве. Биологическое сигнальное поле Н.П.Наумова	34
5.4. Стохастичность динамики среды в пространстве и пути ее преодоления	36
Глава 6. Функциональная организация популяции. Классификация видов с разной функциональной организацией: выделение групп и подгрупп	38
6.1. Скорость восстановления на депопулированных участках.	38
6.2. Скорость восстановления и типы функционирования группировок. Альтернативность восстанавливающего и контролирующего функционирования. Характеристики населения связанного с обеспечением восстанавливающего и контролирующего типов функционирования	38
6.3. Функционирование группировок и пространственно-этологическая структура: отсутствие прямой связи. Функциональные субъединицы	40
6.4. Функциональная организация и функциональная структура популяции. Изменение функциональной структуры популяции – неспецифическая популяционная адаптация	50

6.5. Виды различных функциональных групп в среде с различной динамикой	53
Глава 7. Экосистема. Принципы функционирования	56
7.1. Понятия «экосистема» и «биоценоз». Биоценология	56
7.2. Функциональная организация экосистемы	57
7.3. Трофическая структура биоценоза. Трофические взаимодействия видов в биоценозе	61
7.4. Сложные взаимодействия видов	63
7.5. Гомеостаз на уровне экосистемы. Сукцессии	66
Глава 8. Воздействия человека на экосистемы	67
Глава 9. Общая экология. Резюме	72
Часть 2. Возможные способы экологически обоснованного управления популяциями проблемных видов мелких млекопитающих	
Глава 10. Основные положения	77
10.1. Экология и медицина. Точки соприкосновения	77
10.2. Управление популяциями. Общие положения	82
Глава 11. Снижение численности популяции за счет повышения уровня смертности. Сопротивление на индивидуальном уровне	84
11.1. Резистентность	85
11.2. Аверсия	87
11.3. Неофобия	89
11.4. Реакции особей на использование патогенных микроорганизмов как средство контроля	93
11.5. Образование остаточных популяций	95
Глава 12. Снижение численности популяции за счет повышения уровня смертности. Сопротивление на популяционном уровне	98
12.1. Восстановление численности за счет размножения остаточных популяций	98
12.2. Реакции видов с различными типами функционирования популяций на освобождение локальных участков в ходе дератизации	100
12.3. Необходимые объемы и периодичность воздействия. Сплошная систематическая дератизация.	108
Глава 13. Биоценологические и эпизоотологические последствия снижения численности популяции за счет повышения уровня смертности. Оправдано ли воздействие на популяцию с целью повышения смертности с медицинской точки зрения?	111
13.1. Прямые и опосредованные последствия использования токсических препаратов для санитарно-гигиенического качества среды	112
13.2. Биоценологические последствия снижения численности мелких млекопитающих	114
13.3. Возможные эпизоотические последствия воздействий на популяции мелких млекопитающих	116
13.4. Оправдано ли прямое подавление численности с медицинской точки зрения?	124
Глава 14. Воздействие на численность за счет уменьшения темпов прироста	125
14.1. Прямые воздействия с целью подавления размножения	126
14.2. Воздействие на поведение. Направленное изменение социальных отношений	135
Глава 15. Управление популяциями мелких млекопитающих за счет воздействий на	141

экосистемы	
15.1. Изменение емкости среды как общий принцип	143
15.2. Технические характеристики сооружений	145
15.3. Свойства биотопов	146
15.4. Последствия нецелевых биоценологических нарушений	155
15.5. Резюме	158
Заключение	159
Список цитированной литературы	162

Предисловие

Еще совсем недавно в любой научной, популярной или методической литературе, посвященной уничтожению грызунов, считалось необходимым приветствовать грандиозные масштабы обработанных территорий; рекомендовать расширение ассортимента применяемых ядов; проводить сплошную и систематическую дератизацию в населенных пунктах вне зависимости от численности мышей и крыс. В середине 60-х годов в России территории, обработанные ядохимикатами для уничтожения малого суслика в природных очагах чумы, достигали 80-ти миллионов га. В США для уничтожения луговых собачек широко применялись опаснейшие родентициды - фторацетаты, цианид, стрихнин (Barnes 1982). В Европе для борьбы с лесными мышевидными грызунами проводилась сплошная обработка растительности эндрином и другими опасными ядами (Schindler, 1970).

К счастью, в последней половине 20-го века на всех континентах Земли стал пробуждаться огромный интерес к сохранению окружающей нас природы, который охватил людей самых разнообразных профессий, возрастов и национальностей. Мы стали жить в эпоху, когда забота о среде своего существования, нравственных и духовных ценностях начинает занимать определенное место среди бесчисленных утилитарных проблем.

Естественно, что эта общая тенденция не могла не затронуть проблему борьбы с вредителями, в том числе и с грызунами. Помимо работ, демонстрирующих высокий эффект дератизационных мероприятий, стали появляться данные о побочных вредных последствиях химических обработок. Описаны факты массовой гибели зерноядных птиц при поедании отравленного зерна: стрепетов, журавлей, гусей и других редких и охраняемых видов. Многие публикации демонстрируют угрожающие масштабы гибели хищных птиц, которые питаются трупами отравленных грызунов.

Еще более ярким примером общей тенденции охраны природы могут служить современные представления о необходимости сохранения некоторых видов животных, которые ранее подвергались массовому уничтожению. С 1980 года при МСОП в комиссии по Сохранению Видов работает группа по грызунам (Lidiker, 1989). В Европе к числу грызунов, которым грозит опасность исчезновения, отнесены северные изолированные популяции полевков-экономок и черных крыс, а так же обыкновенные хомяки и мыши-малютки (Pucek, 1992). Приведенная концепция может показаться необычной или вызвать сомнения, но с ней приходится считаться. Отрадно отметить, что в последнее время термины, применяемые в отношении грызунов-вредителей: «борьба», «ликвидация» и т.д., стали заменяться на менее категоричные: «контроль», «регуляция» и др.

Несомненно, что возросший интерес к охране окружающей среды и общие тенденции пересмотра представлений о роли отдельных видов в биоценозах планеты вызвали необходимость объективно оценить достоинства и недостатки существующей системы борьбы с животными - вредителями. Помимо массовых и достаточно убедительных данных об успехе дератизационных работ, гигантских количествах уничтоженных крыс, мышей или сусликов стали появляться сведения о том, что эффект, полученный в результате химических обработок, очень недолговечен, численность животных на освобожденных территориях быстро восстанавливается и, подчас, даже превышает дообработочную. Наиболее определенно создавшуюся ситуацию описал К. Уатт (1977). «К каким же выводам о стратегии борьбы мы приходим? Ее можно представить как игру, в которой мы пытаемся хитростью погубить вредителя, нарушив способность популяции к гомеостазу, а вредитель обманывает нас, заставляя думать, будто мы действительно успели в этом, хотя на деле все обстоит наоборот».

Стало очевидным, что без серьезного научного анализа факторов, определяющих жизнь и развитие популяций грызунов, подвергающихся уничтожению, применение любых, даже самых эффективных средств борьбы будет бесперспективным или даже опасным.

К сожалению, хорошо известно, что в современных условиях, несмотря на важнейшие задачи охраны окружающей среды, контроль численности грызунов-вредителей все равно продолжает оставаться актуальным. По-прежнему во многих регионах мира активизируются природные очаги инфекций, в которых грызуны имеют решающее значение как хранители возбудителя. В населенных пунктах уничтожение синантропных грызунов обеспечивает санитарное благополучие населения и т.д.

Все сказанное выше определяет новый подход к проблеме снижения численности грызунов-вредителей: необходим научный анализ причин низкой эффективности способов борьбы с грызунами и развитие перспективных направлений дератизации, при которых будут сохранены основные компоненты естественных экосистем, обеспечивающие их устойчивость.

Автор книги - доктор биологических наук Н.А.Щипанов более двадцати лет работает именно в этом трудном, но интересном направлении. Многочисленные оригинальные материалы, собранные им при работе в самых разнообразных ландшафтах (Чукотка, Калмыкия, Вьетнам, Боливия, Средняя Россия и т.д.) позволили ответить на многие важные вопросы этой сложной проблемы. Я не сомневаюсь, что книга Н.А.Щипанова поможет читателю по новому увидеть успехи, недостатки и перспективы сложной и противоречивой проблемы сосуществования человека с вредными организмами.

Доктор биологических наук С.А.Шилова

Институт проблем экологии и эволюции РАН

Введение

Мы не все знаем о животных.
Ч.Кребс (из доклада)

Мелкие млекопитающие досаждали человеку с древнейших времен. Свидетельства об этом появляются уже в первых письменных источниках. И. Пракаш (Prakash, 1988) приводит цитату из Вед (3000 лет до н.э.), в которой люди просят избавить их от «роющих грызунов», которые портят их пищу, загрязняют ее нечистотами. Так, уже на заре человечества появляются «вредители». Позднее появляются и «носители». Уже в средние века люди определенно связывают эпидемии с высокой численностью грызунов. По мере накопления специальных знаний медицинское значение многих видов мелких млекопитающих становилось все более очевидно. Во второй половине 20-го века в СССР с грызунами и зайцеобразными, так или иначе, связывается «носительство» 34 инфекций, в распространении которых участвует 101 вид (Шеханов, 1979).

Итак, все основания объявлять войну «грызунам» были налицо. Их истребляли вручную, изобретали механические орудия лова, травили ядами. Возможности перехода к «тотальной войне» человечество получило в конце 19 века. Бурное развитие химии дало возможность получать токсичные препараты в достаточно большом количестве, по приемлемой цене и с начала 20-го века идет непрерывная «химическая война» с «вредителями» и «носителями». Как и на всякой войне, кажется, что еще немного усилий и успех будет достигнут. Однако желаемый результат остается лишь далекой целью.

Казалось, что нужно повысить токсичность препаратов, не помогло. Отсутствие желаемых результатов объяснили недостаточным контактом особей с токсичными препаратами: плохим поеданием или отказом от поедания отравленной приманки при распознавании ее зверьками. И вот с 70-х годов наибольшие усилия обращаются на разработку изоциренных ядов, не распознаваемых в приманке; препаративных форм, наиболее привлекательных для зверьков; наиболее эффективных способов и тактики их применения. Своеобразным итогом этого этапа и явилась публикация сборника «Управление численностью вредных грызунов» (Rodent pest management) под редакцией И.Пракаша (Prakash, 1988). Казалось бы, человек, наконец, занял принадлежащий ему трон и может по своему желанию избавиться от докучающих ему «роющих грызунов».

Однако мы применяем эти изоциренные препараты и приманки, совершенствуем тактики, а грызуны продолжают рыть, загрязнять и распространять. На последней в 20-м веке конференции, посвященной проблемам контроля численности грызунов, было констатировано, что истекшие 20 лет не привели к существенному прогрессу в контролировании численности вредных видов (Singelton et al., 1999). Отсутствие прогресса не в последней степени связано с тем, что до сих пор мы пытаемся контролировать численность так, как это удобно чиновнику, утверждающему инструкцию. Если бы звери умели читать, они бы знали как вести себя в соответствии с инструкциями. В настоящее время мы пытаемся научить их читать. Может быть, легче самим прочесть законы природы?

Какие же законы природы помогут нам научиться управлять численностью проблемных видов? Есть ли область знаний, которая изучает эти законы? Есть, как отмечают ведущие мировые ученые, научной базой для практического управления численностью является экология (Stenseth, 1981; Krebs, 1999; Singelton et al., 1999). Такое сочетание понятий кажется противоестественным, однако лишь в пределах современной России. Дело в том, что к сожалению, в настоящее время этот термин в России (и только в России!) используется журналистами и чиновниками в самых различных смыслах. В основном им обозначается все, что имеет хоть какое-нибудь отношение к загрязнению среды обитания: от производства фильтров до химических свойств линолеума. Эта позиция неконструктивна, так как в одну кучу сваливаются проблемы, решение которых под силу различным специалистам, зачастую представляющим такие различные области знания, как: физика, химия, гигиена и др., и, конечно, собственно экология. Экология является самостоятельной наукой, разделом биологии, имеет свой предмет и специфические методы исследований. С конца прошлого века экологией называется отрасль биологии, изучающая взаимоотношения, которые в конечном итоге определяют численность биологических видов. Именно соотношение численности разнообразных видов животных и растений и создало ту среду, в которой человек сформировался как биологический вид. Именно соотношение этих видов в определенной численности позволяет поддерживать

определенное качество среды нашего обитания. И именно поэтому во всем мире экология рассматривается как наука, которая имеет ведущее значение в понимании природных процессов, определяющих качество среды обитания человека. К сожалению, экологические знания, которые должны были бы составлять часть школьной программы, у большинства наших слушателей отсутствуют.

Поэтому мы вынуждены посвятить целый раздел для освещения общих положений экологии, основных экологических процессов, значимых для создания и поддержания благоприятной для человека среды обитания, основных факторов, влияющие на численность видов, и основных реакций вида на эти факторы.

Во второй части мы рассмотрим место экологии в общей системе знаний по профилактике заболеваемости человека и возможность конкретного приложения экологических знаний к решению задач по профилактическому снижению численности видов, имеющих медицинское значение.

Часть I. Общая экология

Глава 1. Экология как наука

Миллионы лет у цветов растут шипы. И миллионы лет барашки все-таки едят цветы. Так неужели же это не серьезное дело понять, почему они изо всех сил стараются отрастить шипы, если от этого никакого толку?
Антуан де Сент-Экзюпери. Маленький принц

1.1. Определение экологии

По мнению известных экологов начала 20-го столетия (Moore, 1920; Elton, 1927) экология нова по названию, но не по сути. В очерке истории экологии Г.А.Новиков (1980) довольно полно освещает первоначальный период накопления данных. Автор считает, что экологический подход можно обнаружить уже в трудах Аристотеля. Однако в современном виде экология сформировалась после выхода в свет известного труда Ч. Дарвина (Darwin, 1859) "Происхождение видов". Представление об отборе как о движущей силе эволюции в значительной степени повлияло на мышление естествоиспытателей. Основное внимание исследователей сосредоточилось на изучении различных аспектов биологии видов, с точки зрения их адаптивного значения, как в отношении неорганической среды их обитания, так и в отношении взаимодействия с другими видами. Одним из выдающихся исследователей, работавших в этом направлении, был Э. Геккель (Haeckel), автор термина "экология". Приводя определение термина, данное Э.Геккелем, в отечественной литературе (Новиков, 1980, Гиляров, 1990, Шилов, 1997) ссылаются на его книгу "Всеобщая морфология организмов" (1866). В зарубежной - чаще на статью 1869 года. Я привожу здесь цитату из последней, так как, на мой взгляд, она наиболее полно отражает взгляды Геккеля. Экология определяется как:

«... область знаний, касающаяся экономики природы - исследование всех взаимоотношений животных, как с органической, так и неорганической средой; включая их дружественные и враждебные взаимоотношения, как с растениями, так и с животными, за счет которых осуществляются прямые или косвенные контакты, - словом, экология - это изучение всех тех сложных взаимодействий, которые Дарвин определяет, как условия борьбы за существование.» (цит. по Smith, 1990).

В основе термина лежит греческое слово "экос", обозначающее дом или место жительства. Термин, предложенный Геккелем, довольно четко очертил направление исследований, однако само определение выглядит громоздким. В дальнейшем учеными предпринимались неоднократные попытки улучшить формулировку. Вот некоторые примеры определения экологии:

«изучение структуры и функции природы» (Odum, 1971),

«изучение взаимоотношений между организмами и всеми физическими и биологическими факторами, действующими на них и зависимыми от них» (Pianka, 1978),

«изучение адаптаций организмов к окружающей среде» (Emlen, 1973).

Однако, на наш взгляд, наиболее удачным современным определением экологии является определение Ч. Кребса:

«Экология - научное понимание взаимодействий, определяющих распространение и численность живых организмов» (Krebs, 1972).

Центральное место в этом определении занимает понятие «численность». Достигнутая численность является результатом всего многообразия взаимодействий: взаимодействие особей с неживой средой, с особями своего и других видов животных, растений микроорганизмов и пр.

1.2. Уровни организации живой материи. Предмет экологии

Взаимодействия, определяющие особенности существования живого вещества на нашей планете, могут рассматриваться на различных уровнях. В экологии их принято рассматривать на трех

основных уровнях: организменном, популяционном и биоценотическом, или экосистемном. На каждом из этих уровней проявляются свои закономерности, изучение которых требует специфических подходов.

Организм является самостоятельной, но не независимой, биологической системой, способной поддерживать свое существование и реагировать на изменения окружающей среды, благодаря обмену веществ с окружающей его средой. При этом организм стремится поддержать физико-химические параметры внутренней среды, отличные от характеристик среды окружающей. При изменении качества окружающей среды в допустимых пределах организм способен сохранять относительное постоянство своих физико-химических параметров за счет различных физиологических реакций, направленных на поддержание основных физико-химических характеристик, специфичных для внутренней среды данного вида, т.е. гомеостаза внутренней среды организма.

Организмы одного вида объединяются в популяции. Популяции рассматриваются как системы надорганизменного уровня, связанные общностью реакций. И.А. Шилов (1977, 1997) считает, что ключевой характеристикой популяции является ее численность, и вводит понятие «популяционный гомеостаз», указывая на то, что поддержание определенного уровня численности так же важно для популяции, как поддержание определенной внутренней среды для организма (Шилов, 1967). Поддержание определенного уровня популяционной численности регулируется сложными взаимоотношениями между особями. По мнению ряда экологов (Беклемишев, 1960; Шварц, 1964, 1980; Шилов, 1985) популяцию целесообразно рассматривать как единицу вида, осуществляющую его взаимоотношения со средой.

Популяции различных видов, взаимодействуя между собой, образуют сообщества живых организмов, обеспечивающие круговорот веществ и энергии в конкретных географических условиях. Эти сообщества обеспечивают вовлечение в круговороты необходимых минеральных и органических веществ, выведение из системы и захоронение токсичных и инертных для системы веществ, поддерживая определенный химизм экосистемы, а также снижают амплитуду колебания физических факторов. С этой точки зрения они могут сравниваться с организмами. Так же, как и организмы экосистемы создают и поддерживают определенную «внутреннюю» среду. Функционирование экосистем обеспечивается за счет взаимодействий трех функциональных групп биологических видов: продуцентов, консументов и редуцентов. Численность видов, входящих в эти группы, должна быть сбалансирована. Виды, входящие в систему, специализированы и могут выполнять лишь определенные функции. Поэтому и варьирование разнообразия видов, и колебание численности отдельных видов, входящих в определенную экосистему, ограничено. Как избыточная, так и недостаточная численность вида может привести к разрушению экосистемы.

Сверх этих трех уровней существует еще один – биосферный. Лишь в последнее время, когда воздействие человека на природу стало глобальным, проявились взаимосвязи между экосистемами, расположенными на разных материках и в разных полушариях. Итак, взаимодействующие локальные экосистемы составляют биосферу. Биосфера, по В.И.Вернадскому (1967), является целостной системой, регулирующей потоки веществ и энергии и современное геохимическое состояние на поверхности Земли. Локальные экосистемы в современном виде могли сформироваться лишь при современном состоянии биосферы. В свою очередь, каждая из локальных экосистем влияет на современную биосферу.

Итак, на всех уровнях организации, живая материя поддерживает определенную внутреннюю по отношению к рассматриваемой системе среду. Успешное поддержание внутренней среды осуществляется благодаря адекватным реакциям соответствующим уровню интеграции системы и осуществляемым на основе обратной связи.

Глава 2. Адаптации на организменном уровне. Понятия «экологическая валентность» и «экологическая ниша»

И.А.Шилов (1977) отмечает, что «при любой сложности биологической системы ее адаптация к конкретному состоянию протекает двумя ... принципиальными путями: путем лабильных функциональных адаптаций в пределах установившегося состояния системы и путем изменения общего уровня ее стабилизации» (с. 61). Адаптации особей видов к конкретному интервалу условий,

возникшие в ходе эволюции, определяют «уровень стабилизации». Эти адаптации могут определять толерантность особей к колебаниям как физико-химических, так и биологических характеристик среды. Индивидуальные адаптации могут сделать доступными для существования вида самые разные условия. Ниже мы рассматриваем некоторые примеры таких адаптаций у мелких млекопитающих.

2.1. Адаптации к физико-химическим факторам среды. Примеры

Особи могут обитать в среде с определенными физико-химическими параметрами. При этом благоприятной для них оказывается именно та среда, к которой они адаптированы. Приспособленность к условиям среды достигается за счет особенностей строения тела (морфологии), физиологии и поведения зверьков.

Адаптации к существованию в определенном градиенте температур как пример адаптации к физическим условиям среды. Приспособление к существованию при различной температуре среды может достигаться как за счет особенностей морфологии и так и за счет обменных процессов. Классическим примером морфологической адаптации млекопитающих к температурному режиму является изменение размеров конечностей, ушей и хвоста. Чем больше их относительный размер, тем больше теплоотдача организма. Соответственно, животные, населяющие более холодные участки суши, как правило, имеют меньшую длину стопы и хвоста и высоту ушной раковины. Это правило было сформулировано Дж. Алленом и является одним из наиболее известных зоогеографических правил. К морфологическим адаптациям может быть отнесено также специфическое строение мехового покрова. Оно может обеспечивать большую теплоизоляцию (за счет развития подшерстка) или большую теплоотдачу (за счет склеивания шерстинок в «иголки»). Последнее распространено у тропических видов грызунов.

Хорошо известно, что маленькие размеры тела создают целый ряд специфических физиологических требований, так как поверхность тела, по отношению к его массе, у мелких видов относительно больше по сравнению с более крупными видами. Соответственно, с уменьшением размеров многократно увеличиваются энергетические затраты, необходимые для поддержания оптимальной температуры организма (Шмидт-Нельсон, 1987; Millar, Hicking, 1991). Землеройки-бурозубки - одни из самых мелких млекопитающих (вес взрослых особей некоторых видов - 2 - 5 г), например, потребляют в сутки количество пищи, в 1,5 раза превышающее их вес. Эти зверьки не способны голодать более 1,5 - 3 часов подряд (Тупикова, 1949). Поддержание температуры тела при понижении температуры окружающей среды достигается за счет интенсификации обмена и использования депонированных запасов. Переживание экстремально низких температур у мелких млекопитающих сопровождается быстрым расходом депонированных запасов, и, как следствие, значительной потерей веса (Башенина, 1977). Так, у золотистого хомячка, содержащегося при пониженных температурах, потеря веса достигает 10% (Garcin, Auter, 1967).

Переживание длительного или короткого периода неблагоприятных (или неприемлемых) для жизни индивида условий может осуществляться за счет отказа от поддержания постоянной температуры тела. Это позволяет снижать уровень обмена до минимума, то есть происходит своеобразная «консервация» организма.

Такое кратковременное снижение температуры тела - торпор, известно для целого ряда видов мелких млекопитающих. В частности, явление торпора обнаружено у мелких сумчатых, которые впадают в оцепенение при недостатке кормов и пониженных температурах (Geisler, 1986; Geisler, Bandinette, 1988). Кратковременное понижение общего уровня обмена и, как следствие, температуры тела известно для землероек-белозубок, некоторых тушканчиков, хомячков и др. При этом у обыкновенной белозубки температура тела падает с 37 градусов в норме до 17 градусов в состоянии торпора; потребление кислорода - вдвое, а частота сердечных сокращений - втрое: с 443 до 147 сокращений в минуту (Nagel, 1985).

Иногда период неблагоприятных условий может быть очень длительным. Существуют виды, которые проводят в неактивном состоянии большую часть года, впадая в спячку. Длительная спячка животных связана с комплексом специфических физиологических изменений в организме животного, приводящих к значительному снижению уровня обмена (Калабухов, 1936, 1969).

Если адаптации к низким температурам в основном связаны с химической терморегуляцией, то переживание периодов с экстремально высокими ее значениями - с особенностями поведения. Как

отмечает Н.В. Башенина (1977) верхний предел температуры сходен для различных видов мелких млекопитающих и составляет около 38°C. Даже специализированные пустынные виды погибают при температурах 39-40°C (Robinson, 1959; Смирнов, Щеглова, 1963; Каипбеков, 1973). У видов, живущих в условиях высокой инсоляции, как правило, развита роющая деятельность. Использование глубоких нор позволяет особям избежать воздействия чрезмерно высоких температур. В течение суток эти виды активны преимущественно в утренние и вечерние часы.

Особенности суточного ритма активности во многом определяются спецификой обмена. Так, если у малых белозубок, обитающих в полупустыне Калмыкии, отмечен длительный перерыв в дневной активности, животные находятся в неактивном состоянии в течение более 12 часов (Щипанов и др., 1987), то у бурозубок того же размера, обитающих в средней полосе, перерывы в активности не превышают нескольких часов (Щипанов и др., 2000). Такое различие в активности обусловлено различным уровнем обмена у этих двух подсемейств (Vogel, 1976).

Адаптации к химическим характеристикам среды. Говоря об адаптациях организма к химизму среды, чаще всего рассматривают особенности водно-солевого обмена. Виды, обитающие в аридных областях, способны неопределенно долго довольствоваться влагой, содержащейся в сухом корме при очень низкой влажности воздуха (до 10%). Таковы, в частности, кенгуровые крысы и песчанки (Shmidt-Nielson K., Shmidt-Nielson B., 1950; Gosh et al., 1964, Purohit, 1967). Однако наиболее впечатляющий пример **специфической адаптации к химическому качеству среды** приводит С.А.Шилова (1993). Оказывается, что естественная резистентность может вырабатываться к соединениям, которые считаются высокотоксичными - фторацетатам. Она наблюдается у животных, населяющих районы, где произрастают растения, синтезирующие эти соединения (Oliver et al., 1979; King et al., 1978). Животные в этих районах оказались нечувствительными к фторацетамиду - высокотоксичному ратициду острого действия.

Таким образом, индивидуальные адаптации позволяют особям выживать в условиях со специфическим и далеко не благоприятным, с точки зрения человека, физико-химическим качеством среды. Смягчение условий существования (повышение влажности, температуры и т.д.) может оказаться губительным для вида, приспособленного к другим условиям существования.

Приведенные примеры далеко не исчерпывают возможных адаптаций к физико-химическим условиям среды обитания. Здесь мы хотели лишь показать, что приспособленность животных к физико-химическим факторам связана с видоспецифическими особенностями их строения, физиологии и поведения.

2.2. Адаптации к биотическим факторам среды. Примеры

Для того чтобы выжить, особь должна быть приспособлена не только к физическим и химическим условиям среды. Она должна обеспечить свои энергетические потребности. При этом расход энергии на поддержание гомеостаза внутренней среды (кормодобывание, усвоение пищи, размножение, бегство от хищников, иммунная защита организма и др.) не может превышать поступление энергии с пищей. Как и в предыдущем случае, это достигается за счет комплекса адаптаций, которые затрагивают особенности морфологии, физиологии и поведения зверьков.

Возможность использования определенного пищевого ресурса определяется особенностями морфологии. Так, например, всеядность крыс обеспечена таким строением жевательной мускулатуры, которое позволяет челюстям двигаться в трех направлениях (Niemea, Ardan, 1968). Жевательная мускулатура серых полевок приспособлена к растиранию грубой пищи. Их челюсти способны двигаться больше в горизонтальном направлении (Repenning, 1968). Последнее имеет чрезвычайно большое значение для зеленоядных видов, позволяя им использовать широко распространенные пищевые ресурсы. На примере серых полевок можно показать, насколько широкий круг особенностей организма может затронуть адаптация к одному лишь фактору.

Зеленая часть растений является очень низкокалорийной и грубой пищей. Ее переваривание значительно повышается, если зеленая масса хорошо измельчена. Измельчение пищи первоначально происходит при растирании ее в ротовой полости. Измельчение зеленой массы наиболее эффективно тогда, когда жевательная поверхность зубов плоская. Именно такой она становится у зеленоядных видов. Однако и после перетирания усвоение зеленой массы, основу которой составляет почти неперевариваемая клетчатка, возможно лишь после сбраживания ее симбионтными

микроорганизмами. Это происходит в желудке и кишечнике особей. В результате в пищеварительном тракте появляются специальные отделы, где происходит брожение. Поскольку калорийность зеленой массы достаточно низка, для поддержания жизнедеятельности требуются большие, по сравнению с зерноядными видами, объемы желудка и кишечника. Это сказывается на пропорциях тела, которое у полевок становится вальковатым. Животное, обладающее такими пропорциями, не может быстро убежать и становится легкой добычей хищников. Такие зверьки могут существовать, лишь если они имеют убежища, в которые могут быстро спрятаться. Таким образом, возникает необходимость роющей деятельности, которая, в свою очередь, требует целого ряда других адаптаций и т.д. Таким образом, адаптация к биотическому окружению затрагивает различные черты биологии вида и во многом определяет его специализацию в экосистеме.

Одной из специфических адаптаций мелких млекопитающих является устойчивость к возбудителям инфекций. Р.Л.Лохмиллер и М.П.Мошкин (1999) отмечают, что у видов, длительно обитающих на территориях природных очагов и имеющих биоценологические связи с возбудителем, отсутствуют патогенные проявления. Врожденная устойчивость к патогенам, циркулирующим в конкретных биоценозах, связана, в основном, с конституциональным иммунитетом и формируется в результате селекционных процессов, протекающих в популяциях под давлением конкретных возбудителей (Румянцев, 1983). А.И.Дятлов (1993) отмечает, что для популяций горных сусликов и общественных полевок, длительное время существующих на энзоотичных по чуме территориях, доля невосприимчивых к чуме особей составляет 93 и 98% соответственно. Известна различная чувствительность к заражению чумой у полуденных песчанок, обитающих на правом и левом берегах Волги. Левобережные особи на порядок более устойчивы к заражению (Леви и др., 1963). Ведущей причиной гибели зараженных животных при чуме является кислородная недостаточность. Изменения ряда белков, участвующих в транспорте кислорода, и активности ферментов аэробного и анаэробного метаболизма являются основными адаптациями, способствующими повышению устойчивости особей из левобережной популяции (Аванян и др., 1981). Примером устойчивой взаимосвязи патогена с видами – резервуарами инфекции является циркуляция вируса клещевого энцефалита, который не патогенен для полевок рода *Clethrionomys*, но вызывает гибель лабораторных животных: мышей, крыс, морских свинок (Окулова, 1986).

Таким образом, животные адаптируются не только к физико-химическим, но и к биологическим условиям конкретной среды. При этом приспособление затрагивает различные стороны жизнедеятельности. Как и в отношении адаптированности к физико-химическим условиям среды, здесь могут наблюдаться межпопуляционные различия. Адаптированность особей к биотическим условиям среды позволяет видам успешно существовать в конкретном сообществе видов - биоценозе. Как и в предыдущем случае, высокая адаптированность особи возможна лишь к конкретным условиям. *Отклонение структуры биоценоза от привычного состояния снижает благоприятность условий существования для индивидов.*

2.3. Комплексность адаптации. Примеры

Великий русский эволюционист И.И. Шмальгаузен подчеркивал целостность организма (1982). Изменения в одной из частей организма неизбежно затрагивают все стороны жизнедеятельности. *Невозможно представить себе адаптацию к какому-либо отдельному фактору, которая не затрагивала бы других жизненно важных аспектов.* Чем более приспособлен вид к конкретным условиям среды, тем большее количество изменений в разных системах организма можно наблюдать, и тем более глубоки эти изменения.

Выше мы уже говорили о комплексности адаптации на примере серых полевок. Другим примером такого вида является крот. Этот вид высоко специализирован для роющей деятельности. «Рыть, чтобы жить» - так характеризуют биологию кротов М.Л.Горман и Р.Д.Стоун (Gorman, Stone, 1990). Вся жизнь этих животных определяется их приспособленностью к рытью, что, прежде всего, выражается в глубоких изменениях опорно-двигательного аппарата. Будучи насекомоядными животными кроты имеют довольно простое устройство челюстного аппарата. Они способны схватить и грубо измельчить добычу. Корни растений или их зеленые части кротам недоступны. Обеспечить себе достаточное питание высококалорийными беспозвоночными животными (в основном дождевыми червями), обитающими в верхних слоях почвы, кроты могут лишь прокладывая длинные тоннели. Постоянно рыть тоннели крот не может, так как расход энергии на рытье не будет покрываться ее поступлением с пищей. Поэтому кроты охотятся патрулируя уже проложенную

систему ходов. Наличие в этой системе других особей того же вида может понизить обеспеченность особи кормом до непреемлемо низкого уровня. Для того, чтобы этого избежать крот вынужден охранять свою территорию, т.е вести одиночный образ жизни. Обитая под землей, кроты находятся практически в абсолютной темноте и ориентируются с помощью обоняния и осязания, которые у них хорошо развиты. Зверьки постоянно находятся в среде с относительно низкими температурами. В этих условиях теплоотдача должна быть минимальна. У кротов это достигается за счет плотного волосяного покрова. Для их шкурки характерна крайне низкая теплопроводность. Теплоизолирующие свойства меха еще более усиливаются благодаря его несмачиваемости (теплопроводность сухого меха значительно ниже, чем мокрого). Все это позволяет животным существовать, не выходя на поверхность (за исключением периодов расселения молодняка или дальних перемещений взрослых кротов). Существование под землей спасает кротов от нежелательного контакта с хищниками и обеспечивает богатой кормовой базой, которая почти недоступна другим видам. Однако подземный образ жизни требует специфических адаптаций. Содержание кислорода в норах снижено, а концентрация углекислого газа существенно выше, чем в атмосферном воздухе. Обитание в этих условиях требует приспособленности всей дыхательной системы. Одной из таких адаптаций является повышение числа эритроцитов и увеличение общего количества крови. У кротов количество крови и красных кровяных телец в два раза больше, чем у наземных млекопитающих того же размера (Jelkman et al., 1981). Специфика дыхательных процессов позволяет кротам активно передвигаться при падении парциального давления кислорода до 6%, притом что в ходах оно обычно составляет 16%, а на поверхности - 21% (Schaefer, Sadlier, 1979).

Итак, рассмотрев адаптации на уровне организмов, мы приходим к выводу, что они затрагивают различные стороны жизнедеятельности, то есть являются комплексными. *Невозможно представить себе адаптацию, к каким-либо определенным физическим условиям среды без связанных с этим адаптаций к биологическому окружению из других видов животных и растений, также приспособленных к этим условиям.* Поскольку формирование видов происходило в различных географических регионах на основе разного "исходного материала", при различных уровнях изоляции в разные геологические эпохи, виды адаптированы к конкретным биогеографическим условиям.

2.4. Экологическая валентность. Экологическая ниша

Виды могут быть приспособлены к более широкому или более узкому диапазону физических условий среды. Более широкая или более узкая приспособленность вида может наблюдаться по отношению к одному или многим факторам. *Степень приспособленности видов к определенному диапазону условий среды, в которых вид сохраняет свою нормальную жизнедеятельность, называют его экологической валентностью.* Виды, способные переносить значительные колебания фактора, обычно характеризуются по названию фактора с приставкой «эври». Например, животные, способные существовать в широком диапазоне температур, будут называться эвритермными. Эта же приставка будет характеризовать и виды с большей экологической валентностью в отношении комплекса факторов. В этом случае принято говорить о стенобионтных (узко приспособленных) и эврибионтах (широко приспособленных) видах (Биологический энциклопедический словарь, 1986).

Как мы уже говорили выше, понятие среды для вида не исчерпывается физико-химическими характеристиками. Огромное значение для выживания особей имеет их приспособленность к биотическому окружению, то есть речь идет о совокупной приспособленности особи к среде. Это позволяет видам занимать определенное место в экосистемах. Для того, чтобы охарактеризовать это пространство, используется понятие «**экологическая ниша**».

Понятие экологическая ниша впервые появилось в 1914 году (Grinnell, 1914). Однако оно оставалось достаточно расплывчатым до выхода в свет работы Дж. Хатчинсона (Hutchinson, 1957), где впервые было сформулировано представление о ней, как о сумме связей организмов данного вида с абиотическими (физико-химическими) и биотическими (другими видами живых организмов) условиями среды. В современном виде мы говорим об экологической нише как о многомерном пространстве в экосистеме, которое может занимать вид. Характеризуя всю область, доступную для обеспечения жизнедеятельности вида, Хатчинсон использует понятие «**фундаментальная экологическая ниша**», в отличие от «**реализованной экологической ниши**», которая определяет положение вида в конкретной экосистеме. Реализованная экологическая ниша всегда меньше

фундаментальной, так как часть доступного виду пространства оказывается занятой (или суженной) за счет деятельности других видов.

Современными исследователями экологическая ниша понимается как многомерное пространство. Толерантность вида по отношению к какому-либо фактору может быть отложено на шкале, это будет характеризовать его экологическую валентность в отношении фактора. Два вида, сходные по этому фактору, могут занимать различные экологические ниши, различаясь по толерантности к другому фактору. Виды, сходные по отношению к двум факторам, могут занимать различные ниши, если принять во внимание третий фактор, и т.д. Таких факторов может быть неопределенно много.

Жизнь особи невозможна, если условия среды выходят за пределы фундаментальной экологической ниши вида. Поскольку в природе мы имеем не стационарные, а динамичные условия, может возникать ситуация, когда выживание населения на локальных участках невозможно. Кроме того, гибель отдельных особей может наступать вследствие случайных событий. Очевидно, что процессы, значимые для выживания населения, не могут быть изучены и описаны только на основании анализа приспособленности отдельных особей. Изучением закономерностей, определяющих успешное выживание совокупности взаимодействующих особей занимается «популяционная экология».

Глава 3. Популяционная экология. Общие понятия.

3.1. Популяция. Содержание понятия. Определение

Представление о том, что со средой реально взаимодействуют не только отдельные особи, но и население в целом (**population**), появилось задолго до выделения популяционной экологии в самостоятельную область исследований. Первой работой, в которой выводы сделаны на основе популяционного анализа, можно считать книгу Т.Мальтуса (Maltus, 1798) "An essay on principles of population". Одно из основных уравнений популяционной экологии - уравнение, описывающее неограниченный рост популяции в отсутствии лимитирующих условий, появилось в 1838 году (Verhulst, 1838). В 1920 году Р. Пирл и Л.Дж.Рид (Pearl, Reed, 1920) используют для описания роста численности популяции при наличии авторегуляторных процессов логистическое уравнение. В 1925 году выходит в свет работа А.Лотки (Lotka, 1925), а в 1926 - работы В.Вольтерра (Volterra, 1926 a, b), которые математически описывают взаимодействия популяции хищника с популяцией жертвы.

Эти уравнения до сих пор составляют основу построений в популяционной экологии и рассматриваются практически во всех современных учебниках (Пианка, 1981, Бигон и др., 1989; Гиляров, 1990, Шилов, 1997).

Говоря о становлении популяционного подхода в экологии нельзя не упомянуть пионерную работу Ч.Элтона (Elton, 1924), в которой рассматриваются причины и значение периодических колебаний численности животных. Примерно в это же время исследователи обратили внимание на то, что важную роль в распределении особей по территории играют социальные взаимоотношения (Allee, 1927, 1931). Таким образом, основные направления исследований в популяционной экологии обозначились еще в начале 20-го столетия. По мнению многих исследователей, популяционная экология, как научное направление, в привычном нам виде появляется в монографии Ч. Элтона (Elton, 1927)¹. Представление о популяции, как о совокупности особей, населяющих определенную территорию, сформулировано в работе Олли с соавторами (Alle et al., 1949).

Важной особенностью отечественной школы, и, на наш взгляд, одним из наиболее существенных достижений явилось представление о популяции, как о реальной единице вида, обеспечивающей его взаимоотношения со средой (Шварц, 1960, 1967). Рассмотрение популяции как целостной единицы оказалось конструктивным при решении прикладных задач, по контролю численности видов. В работе В.Н.Беклемишева (1960) сформулировано важнейшее, для понимания сущности популяционного подхода положение о том, что популяция является не только территориально, но и функционально целостной единицей вида. Он подчеркивает, что численность

¹ В генетике термин популяция был введен В.Иогансенем (Johansen) значительно раньше, в 1903 году. Популяция рассматривалась как совокупность генетически неоднородных гетерозиготных особей, в отличие от чистой линии, содержащей генетически эквивалентных особей.

во внутривидовых единицах определяется в основном соотношением иммиграции - эмиграции, в то время как в популяции в целом - соотношением рождаемости и смертности. Н.П.Наумов (1963) также обращал внимание на то, что популяция является сложноструктурированной системой, взаимодействия внутри которой способствуют поддержанию ее численности. При этом синхронность реакции на популяционном пространстве определяется наличием "внутрипопуляционных мигрантов", обеспечивающих взаимосвязь между населением отдельных участков.

До сих пор среди исследователей не существует общепризнанного определения популяции. Одним из наиболее удачных является определение И.А.Шилова (1985, 1997): *«Популяция - это группировка особей одного вида, населяющих определенную территорию и характеризующихся общностью морфобиологического типа, специфичностью генофонда и системой устойчивых функциональных связей».*

Вместе с тем, такое определение, на наш взгляд, с одной стороны, чрезмерно громоздко, а с другой, недостаточно подчеркивает сущность популяции как отдельной, целостно реагирующей единицы вида. С.С.Шварц (1960), рассматривая популяционную структуру вида, говорил о популяции как об элементарной единице и подчеркивал, что популяция является группой особей, обеспечивающих единство жизнедеятельности. Группа соседних популяций не составляет такого функционального единства. Они вполне могут характеризоваться «общностью морфобиологического типа», быть генетически взаимосвязаны, в них могут протекать сходные микроэволюционные процессы и, однако, каждая из них будет функционировать самостоятельно, независимо от соседней популяции. В них возможно несинхронное протекание процессов, обеспечивающих устойчивость, а соответственно прогноз, сделанный для одной из таких популяций, может не подойти для других популяций, расположенных по соседству. Более того, согласно представлениям В.Н.Беклемишева (1960), гибель одной из них не будет прямо влиять на состояние соседних популяций.

С точки зрения анализа явлений, значимых для управления численностью, для нас наиболее важным является представление о популяции, как о конкретной отдельной и целостной единице вида, ответственной за поддержание численности. Такая единица связана единством функционирования и единством территории. Поэтому мы даем свое определение:

«Популяция - группа особей одного вида, обитающая на конкретной территории, связанная единством функционирования и способная обеспечить поддержание потока поколений независимо от других таких же групп».

Такое определение популяции подразумевает, что мы имеем дело с системой, способной обеспечивать реакции по принципу обратной связи за счет явлений, которые не наблюдаются в системах более низкого или более высокого порядка.

3.2. Разнокачественность как фундаментальное свойство популяции

Популяции состоят из разнокачественных особей. Эта разнокачественность проявляется во всех сторонах их биологии. Индивидуумы, входящие в популяцию, различаются по генетике, морфологии, физиологии, иммунным реакциям и т.д. Именно разнокачественность входящих в популяцию особей определяет возможность ее реагирования как целостной системы, отличной от организма (Шилов, 1967, 1977, 1997). Рассмотрим некоторые примеры.

Агрегация особей в пространстве возможна за счет формирования социальных взаимоотношений в группировках. В группе животные занимают различное положение, которое определяется особенностями их центральной нервной системы. При изучении домашних мышей исследователи установили, что доминирующее положение всегда занимали особи с наиболее сильными типами ЦНС. Однако попытки образования групп из двух «сильных» особей не приводили к успеху. Схватки между противниками продолжались до тех пор, пока один из зверьков не погибал. В свою очередь, различный тип ЦНС был связан с различиями физиологического качества зверьков, различной стрессреактивностью и динамикой развития стресса (Шилов и др., 1974).

С точки зрения медицинского значения мелких млекопитающих наиболее интересна разнокачественность особей по иммунореактивности. Выявлены значительные различия по силе и характеру иммунного ответа. По-видимому, в зависимости от экологических особенностей видов направленность этих различий может быть разной. Так, агрессивные самцы красной полевки

демонстрируют более низкий, по сравнению с миролюбивыми самцами, гуморальный ответ. У полевой мыши агрессивные самцы по этому показателю не отличаются или даже превосходят неагрессивных особей. У домовых мышей соотношение между иммунным статусом и иерархическим положением особей, изменялось в зависимости от особенностей эксперимента (Лохмиллер, Мошкин, 1999).

Разнокачественность особей может одновременно проявляться в различных аспектах. Так, у водяной полевки полиморфизм по окраске оказался сопряженным со многими адаптивно-значимыми свойствами организма: стрессреактивностью, упитанностью, плодовитостью и т.д. (Евсиков и др., 1995). Было показано, что изменчивость особей по стрессреактивности имеет генетическую природу (Мошкин, Герлинская, 1987). В популяции существуют условия для поддержания такой разнокачественности: на разных фазах популяционного цикла преимущество имеют особи с различными характеристиками (Евсиков и др., 1995).

Разнокачественность популяции позволяет ей реагировать на флуктуации условий среды за счет смещения пропорции особей в сторону наиболее устойчивых фенотипов. В разные периоды существования популяции преимущество могут иметь особи с различными физиологическими и морфологическими характеристиками.

3.3. Ресурсная база популяции. Необходимость ограничения численности «сверху».

Обитая на конечной территории и используя некоторое конечное количество поступающей энергии, популяция может пользоваться также и ограниченными ресурсами. Речь идет о возобновимых ресурсах, так как они восстанавливаются в ходе биологических круговоротов или при обороте поколений видов, входящих в экосистему. Как мы уже говорили выше, особи, составляющие популяцию, могут существовать до тех пор, пока их энергетические расходы на обеспечение своей жизнедеятельности не превышают количество поступающей в организм с пищей (речь идет о животных) энергии. В тех случаях, когда скорость возобновления ресурса значительно ниже скорости оборота поколений в популяции, ресурсная база может оказаться подорванной, и это приведет к гибели самой популяции. Наиболее полно взаимоотношения популяции со своим ресурсом рассмотрены в работах В.С.Винне-Эдвардса (Wynne-Edwards, 1962, 1986). В них показано, что речь идет не о полном истреблении ресурса, а снижении его количества и качества до такого уровня, когда он уже не может обеспечить энергетический баланс вида.

Даже для, казалось бы, наиболее обеспеченных видов - зеленоядных животных можно говорить об ограниченности ресурсов. Экспериментально показано, что отчуждение более 75% фитомассы в условиях полупустынь приводило к деградации растительности (Гаевская, Краснополин, 1957). Казалось бы, при переэксплуатации фитомассы можно было бы ожидать снижения численности потребителя до того, как будет подорван основной ресурс. Однако в действительности этого не происходит. Сказывается эффект запаздывания. Был проведен эксперимент, когда серые полевки были помещены в выгородку, препятствующую выселению зверьков. Размножившиеся зверьки достигли ненормально высокой численности до того, как на них сказались нехватка пищи. Это привело к подрыву их кормовой базы (Woonstra, Krebs, 1977). Кроме того, помимо прямого снижения ресурса, переэксплуатация способна привести к снижению его качества, сделав непригодным для использования. Так, растительные сообщества, возникающие на территориях поврежденных перевыпасом, имеют такие механические и химические свойства фитомассы, которые не способны обеспечить энергетических потребностей вида (Абатуров, 1984). В настоящее время хорошо известно, что переэксплуатация (избыточное отчуждение) зеленой массы приводит к появлению в листе метаболитов прямо токсичны для животных, или тормозящих их размножение (Богачева, 1990).

Не следует забывать и про другие ресурсы, такие как, например, наличие мест, пригодных для устройства убежищ. В любом случае, емкость местообитаний не безгранична, хотя бы потому, что площадь местообитания не безгранична. Итак, если рост плотности ничем не ограничен, это может привести к катастрофическому снижению качества местообитания и гибели популяции. Таким образом, при отсутствии факторов, ограничивающих численность, возникает необходимость ограничения темпов прироста популяции: ограничения численности сверху.

3.4. Случайные процессы. Необходимость ограничения численности снизу

Лишь достаточно разнокачественная по фенотипам популяция может успешно существовать во флуктуирующей среде. Большинство биологических характеристик, определяющих различное качество особей, наследуются. Соответственно, популяция должна поддерживать и достаточно высокий уровень генетического разнообразия. Очевидно, что чем больше особей имеют возможность обмениваться генетическим материалом, тем больше вероятность того, что в популяции будут сохраняться различные гены. Если размеры группы взаимодействующих особей окажутся достаточно малы, возникнет возможность «генетического дрейфа» - вымывания части аллелей, определяющих различное качество составляющих популяцию особей. При очень значительном снижении численности возможно повышение инбредности популяции. В обоих случаях будет происходить снижение гетерозиготности популяции, то есть генетическая основа поддержания разнокачественности существенно уменьшится. В условиях флуктуирующей среды такая однородная популяция может оказаться неустойчивой и погибнуть. Чем выше генетическая гетерогенность популяции, тем больше у нее шансов выжить (Шварц, 1972, Жизнеспособность ..., 1989).

Для нормального протекания генетических процессов, обеспечивающих фенотипическую разнокачественность, необходима достаточно большая численность входящих в популяцию особей и достаточно высокая вероятность их свободного скрещивания (панмиксии). Чем больше численность панмиктической популяции, тем меньше вероятность возникновения дрейфа генов и повышения инбредности. Поэтому можно говорить о некотором пороге численности, ниже которого популяция становится неустойчивой. Заметим, однако, что количественно этот порог может сильно отличаться у разных видов.

Другим фактором, который, по мнению исследователей, может вызвать гибель популяции при низкой общей численности, является случайное колебание демографической структуры. Старшие возрастные группы, как правило, имеют больший опыт и занимают места с более благоприятными условиями обитания. Это дает им большие шансы уцелеть при неблагоприятных воздействиях. Однако выжившая группировка может иметь пониженный потенциал размножения или оказаться вовсе неспособной к размножению. Вероятность того, что после негативного воздействия в популяции уцелеют лишь особи из возрастных групп с пониженным потенциалом размножения, снижается при увеличении количества особей, взаимодействующих между собой и составляющих популяцию.

Итак, для поддержания своей жизнеспособности популяция должна иметь численность не ниже некоторого минимального уровня. При более низкой численности она может погибнуть вследствие случайных колебаний генетической или демографической структуры (Шаффер, 1989).

Глава 4. Популяционный гомеостаз. Механизмы поддержания видоспецифического уровня плотности

И.А.Шилов (1967, 1977, 1985, 1997) считает, что поддержание динамического равновесия со средой - гомеостаз популяции - один из важнейших принципов характеризующих ее существование как самостоятельной и целостной биологической системы. Популяция способна сохранять жизнеспособность при сохранении определенного уровня разнокачественности составляющих ее особей. Поддержание ранокачественности осуществляется тем легче, чем больше ее численность. Однако популяция занимает некоторую конечную площадь. Численность на этой площади не может быть неопределенно высока, так как при ее превышении население окажется в неприемлемых условиях существования. Таким образом, *для обеспечения жизнестойкости популяции чрезвычайно важно поддерживать численность в пределах некоторого интервала.* Это может достигаться за счет различных механизмов. Важно подчеркнуть, что гомеостатические реакции осуществляются по кибернетическому принципу - на основе обратной связи. Это значит, что в популяции должны существовать процессы, обеспечивающие восприятие плотности, и процессы, обеспечивающие адекватную реакцию.

4.1. Физиологические основы обратной связи с численностью у мелких млекопитающих. Стресс

Ключевое место в понимании особенностей популяционных реакций, связанных с поддержанием гомеостаза, занимает явление стресса. «Открытие механизмов стресса - одно из важнейших событий в экологии, позволивших создать концепцию авторегуляции, базирующуюся на серьезной физиологической основе» - писал И.А.Шилов (1984). Явление стресса было открыто Г.Селье (Selye, 1936). Стресс выражается в том, что любой раздражитель превысивший свое пороговое значение вызывает сложный гормональный ответ организма. В начале этой реакции раздражение гипофиза вызывает резкое увеличение синтеза адреналина и норадреналина в коре надпочечников, поэтому такую реакцию называют также гипофизо-адреналовой (Шилов, 1977). Гормоны, выделяемые надпочечниками, обладают широким спектром действия на обмен веществ и на первом этапе развития стресса повышают сопротивляемость организма. В результате организм адаптируется к воздействию различных экстремальных факторов. Факторы, запускающие такую реакцию, Г.Селье назвал стрессорами. В качестве стрессоров могут выступать воздействия различной природы: физические воздействия, экстремальные температуры, инфекции, воздействия на психику. Совокупность изменений, происходящих в организме в ответ на воздействие стрессора, было названо им «адаптационный синдром». Глубина развития стресса может быть различной. Это зависит от силы стрессора и от индивидуальных особенностей организма. Особи могут различаться как по глубине развития стресса, так и по динамике его развития.

В ряде случаев стресс может вызывать стойкое снижение физиологического качества организмов. Из фазы сопротивления организм переходит к фазе истощения и в тяжелых случаях может погибнуть. В числе прочего у животных, подвергшихся воздействию стрессоров, может снижаться плодовитость или совсем блокируется размножение. Развитие стресса у млекопитающих связано с усилением деятельности надпочечников и, как следствие, с увеличением их относительного веса - индекса. Это позволило довольно легко, хотя и грубо, охарактеризовать состояние популяции. Изучая состояние популяции домашних мышей, Дж. Кристиан (Christian, 1950; 1955) обнаружил, что увеличение надпочечников у домашних мышей наблюдается при повышении плотности и находится в обратной корреляции с плодовитостью. Увеличение надпочечников в переуплотненной популяции связано и с повышением агрессивности² (Christian, Davis, 1964, 1966) и свойственно различным видам млекопитающих (Мандей, 1964; Ткачев, 1976; Чернявский, Ткачев, 1982; Myers, 1967). Повышение агрессивности – важный аспект действия стресса на популяционном уровне. С. Весси (Vessey, 1967) на лабораторной популяции домашних мышей, где плотность достигала максимума и размножение прекратилось, понизил агрессивность хлорпромазином, что привело к возобновлению размножения и дальнейшему росту численности.

Все это позволило Ч.Кребсу (Krebs, 1970), рассматривая изменения численности во флуктуирующих популяциях, предложить концептуальную схему авторегуляции плотности популяции, за счет обратной связи опосредованной агрессивными контактами (рис. 1).



Рис. 1. Схема авторегуляции численности по Ч.Кребсу (Krebs, 1970).

Однако в 1967 году И.А.Шиловым была сформулирована гораздо более глубокая и полная концепция популяционного гомеостаза. Важное место в этой концепции занимает представление о

² При развитии адаптационного синдрома увеличивается также синтез тестостерона, ответственного за агрессивное поведение.

пространственно-этологической структуре популяции, как о структуре, обеспечивающей информационные процессы при обратной связи. В общем виде концепция популяционного гомеостаза может быть сведена к следующим тезисам:

- Плотность является итоговой характеристикой популяции, суммарным отражением всех популяционных процессов. Ее динамическое равновесие - гомеостаз так же важно для популяции, как гомеостаз внутренней среды для организма;
- Популяция стремится к поддержанию оптимального уровня плотности при ее отклонениях от этого уровня;
- Поддержание популяционного гомеостаза осуществляется на базе эколого-физиологических механизмов, в основе которых лежит адаптационный синдром (стресс по Селье);
- Восприятие плотности осуществляется на основе видоспецифической пространственно-этологической структуры, которая является основным механизмом обеспечения обратной связи.

4.2. Информация о плотности населения. Пространственно-этологическая структура. Социальная организация

Оценка численности популяции представляет значительную проблему даже для исследователя, вооруженного современным математическим аппаратом. Каким же образом получают представление о численности животные? Уже в первых работах, посвященных механизмам поддержания популяционного гомеостаза, И.А. Шилов (1967) указывает на значение пространственного распределения особей, определяемого видоспецифичным поведением, - пространственно-этологической структуры вида - для восприятия собственной плотности. Так же как особенности морфологии определяют основные черты жизнедеятельности организма, особенности поведения и использования пространства определяют основные черты функционирования популяции. Животное не может сосчитать соседей, но оно может определить насыщенность группировки. По аналогии с морфологической структурой организма, пространственно-этологическую структуру можно назвать «морфологической основой популяции» (Шилов, 1977).

В основе формирования пространственно-этологической структуры группировки лежит освоение территории и оседлое обитание особей на участках. Обитание зверька на знакомой территории дает ему некоторые преимущества. Он хорошо ориентируется в расположении убежищ и способен избежать нападения хищника с большей вероятностью, чем зверек, незнакомый с территорией. Было показано, в частности, что совы выбирают из группировки незнакомых с территорией особей (Смирин, 1975). Оседлое обитание выгодно и в отношении обеспечения особи кормами. При длительном обитании на некотором участке у особи складывается определенная система маршрутов, что позволяет снизить потери времени на добычу корма. Однако индивидуализация территории требует энергетических затрат, прежде всего на маркировку и охрану своего участка, т.е. реализуется через поведенческие взаимодействия. Значение поведенческих взаимодействий в жизни животных хорошо выразил Е.Н.Панов (1983): «Негенетические информационные процессы в популяции реализуются в форме поведенческих взаимодействий между особями и между группировками. Взаимодействия осуществляются средствами социального поведения».

Во второй половине 20-го века У.Д.Гамильтоном (Hamilton, 1964) и Е.О. Вильсоном (Wilson, 1975) была сформулирована концепция биосоциальности. На основе модельных построений в терминах платы - выгоды авторы приходят к выводу о том, что в "насыщенной" среде, формируется альтруистическое поведение, которое заставляет часть особей жертвовать собой (в том числе и исключаясь из размножения) для процветания популяции в целом. Однако, рассмотрение социальных систем у разных видов в различных экологических условиях показало отсутствие прямой зависимости типа социальной организации и качества (насыщенности) среды (Rubenstein, Wrangham, 1986). Как считают М.Е.Гольцман с соавторами (1994), социальный облик вида в наибольшей степени определяется не экологией вида, а действием самой социальной среды, в которой вид формируется. Для управления численностью принципиально важно то, что *животные формируют*

группировки с различными по сложности социальными взаимоотношениями, которые определяют возможность достижения того или иного уровня численности.

Животных, имеющих изолированные участки и строго охраняющих свою территорию, называют территориальными. У территориальных животных информация о достижении критического уровня плотности может быть получена при увеличении давления соседей на границы участка. При этом области перекрывания участков (области контактов) увеличиваются, а само количество агрессивных контактов возрастает. Такое явление известно у землероек-бурозубок (Моралева, 1992; Демидова, 2000).

У ряда видов животных, в частности у домовых мышей, формируется территориально-иерархическая структура (Кроуक्रофт, 1970). На освоенной территории самцы любого ранга получают преимущество в схватках. Однако размеры и качество освоенной территории зависят от иерархического статуса. Зверьки хорошо знают соседей и поддерживают взаимоотношения за счет социальных контактов, в числе которых агрессивные взаимодействия занимают существенное место. В насыщенной группировке размножение самок блокируется полностью (Crowcroft, Row, 1957).

Ряд видов способен образовывать группировки, в которых складываются отношения, прямо не связанные с владением территорией. Такие отношения основаны на сложных социальных контактах. В этом случае размеры и качество используемой территории, доступ к корму и самкам, участие в размножении определяются иерархическим статусом особи. В зависимости от сложности социальной организации большее или меньшее число низкоранговых самок исключается из размножения. Взаимодействия со взрослыми самками могут приводить к замедлению полового созревания молодых самок. Подавление размножения низкоранговых особей в группах у этих видов связано с большим количеством направленных на них агрессивных контактов других членов группы. При увеличении численности группировки растет и число самок, исключаемых из размножения.

Для многих видов, имеющих более или менее сложную социальную организацию, известна лабильность пространственно-этологической структуры. У этих видов могут быть обнаружены различные варианты существования, от сложноорганизованных и иерархически структурированных групп до дисперсно распределенных особей, ведущих одиночный образ жизни³. Такие варианты социальной организации групп описаны, в частности, для серой крысы (Macdonald et al., 1999).

Чем сложнее организована группа, тем строже распределение ролей и тем больше особей исключается из репродукции. В предельном случае в группе размножается только одна самка, а остальные особи заняты ее обслуживанием. При этом особи могут существенно различаться по морфологии. Такой уровень социальности называется эусоциальностью или настоящей социальностью. Настоящая социальность наиболее известна у насекомых: пчелы, термиты, муравьи и др. У млекопитающих настоящая социальность известна лишь у капских землекопов (Jarvis et al., 1994).

Глава 5. Популяционные стратегии в динамичной и стабильной среде

5.1. Факторы, влияющие на численность

Поддержание популяционного гомеостаза за счет обратной связи между плотностью и темпами размножения является наиболее совершенной формой авторегуляции. Реакция особей по гипофизо-адреналовому механизму позволяет оперативно и адекватно менять темпы размножения в ответ на воздействия, приводящие к гибели особей. Однако в реальной среде на животных действует множество факторов, способных ограничивать рост их численности. Любые отклонения среды за рамки адаптивных возможностей особи вызывают ее гибель. Таким образом, *внешние (по отношению к популяции) воздействия, приводя к гибели части особей, могут являться факторами, ограничивающими численность.*

Уже на начальном этапе исследований было предложено разделять воздействия, приводящие к снижению численности популяции, на две группы факторов: зависимые и независимые от плотности (Nicolson, 1933; Smith, 1935). Рассматривая воздействие этих факторов на численность, Г.А.Викторов (1965, 1967) приходит к выводу о том, что *абиотические факторы (климатические и погодные колебания, природные катастрофы и др.) могут оказывать лишь модифицирующее влияние на численность, в то время как факторы биологической природы (хищники, паразиты, инфекции и др.) могут выступать в качестве регуляторов.* В первом случае происходит случайное

³ Изменения в пространственно-этологической структуре у этих видов могут быть вызваны разными причинами и иметь различные последствия для функционирования популяции. Ниже мы будем рассматривать это явление подробнее.

(незакономерное) снижение численности, которая затем возвращается на уровень, определяемый емкостью местообитаний. Во втором - численность контролируется по принципу обратной связи.

Чем более приспособленность особи к местным условиям, в том числе и к регулярной динамике среды, тем меньше популяция подвержена действию внешних факторов. Так, спячка сурков в условиях резко континентального климата Центральной Азии позволяет им избегать зимней бескормицы и экстремального воздействия низких температур, сезонные миграции водяных полевок - затопления в весеннее половодье и т.п. Для этих видов среда их обитания будет более стабильной, чем для видов, сохраняющих зимнюю активность или не совершающих сезонных миграций. Таким образом, динамичность среды оказывается различной для разных видов.

5.2. r-K - стратегии

Существуют два принципиально различных варианта роста численности популяции: неограниченный и ограниченный рост численности.

Неограниченный рост численности описывается уравнением (1)

$$dN/dt = rN \quad (1)$$

При неограниченном росте численность в последующий момент времени ($t+1$) определяется лишь численностью популяции, достигнутой к настоящему моменту (N) и коэффициентом размножения (r), который остается постоянным, независимо от достигнутого уровня численности. Ее состояние в каждый последующий момент может быть рассчитано по уравнению (2)

$$N_{t+1} = rN_t \quad (2)$$

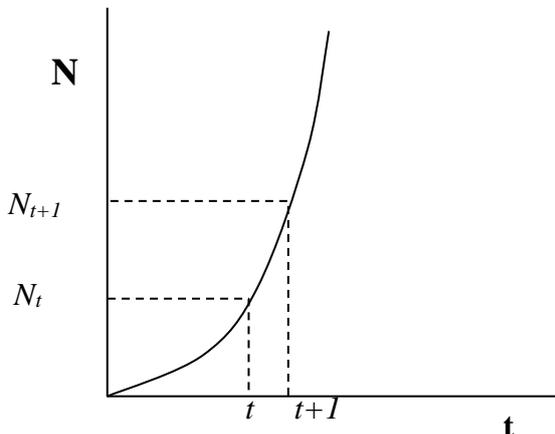


Рис. 2. Неограниченный рост численности

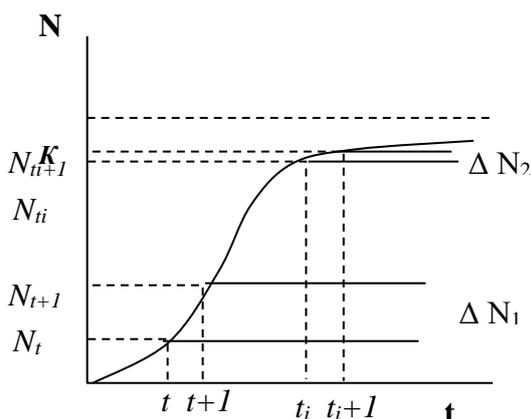


Рис. 3. Рост численности популяции с автрегулирующей плотностью. При приближении численности популяции (N) к порогу K прирост (ΔN) уменьшается. Для прироста при низкой численности (ΔN_1) коэффициент K значения не имеет, а при приближении к порогу приобретает ведущее значение, существенно сокращая прирост (ΔN_2).

Рост численности при этом становится экспоненциальным (рис. 2.). Однако если допустить, что коэффициент размножения будет уменьшаться при приближении популяции к некоторому критическому значению численности (K), то кривая становится S образной (рис. 6.3.). Уравнение, описывающее рост численности, ограниченный некоторым уровнем "K", получило название «логистическое уравнение». Оно было независимо предложено П. Ферхюльстом (Verhulst, 1838), Р. Пирлом и Л. Ридом (Pearl, Reed, 1920). В общем виде оно может быть записано формулой (3)

$$dN/dT = r_{max} N((K-N)/K) \quad (3)$$

Численность в каждый последующий момент времени N_{t+1} может быть вычислена по формуле (4) где N - численность в настоящее время, а K - ее уровень, при котором размножение прекращается

$$N_{t+1} = r_{max} N((K-N)/K) \quad (4)$$

В зависимости от того, какой из коэффициентов логистического уравнения (r или K) будет иметь большее значение, можно ожидать и различной динамики роста численности. При ведущем значении коэффициента r рост численности описывается экспоненциальным уравнением. При ведущем значении K наблюдается заметное снижение темпов прироста. Очевидно, что если порог K очень высок относительно численности, которую реально поддерживает популяция, ее рост будет фактически описываться экспоненциальным уравнением.

Константы r и K из логистического уравнения дали название двум типам

эволюционных стратегий популяции. Выделение этих стратегий было предложено Р.Макартуром и Э.Вильсоном (MacArthur, Wilson, 1967). Авторы концепции оценивали качество среды по отношению к порогу численности - К. В тех случаях, когда реальная численность популяции значительно ниже порогового значения К, среда рассматривалась авторами как «ненасыщенная». В тех случаях, когда она находится близко к пределу насыщения - К, - как «насыщенная».

Ненасыщенность среды может являться результатом действия различных факторов, вызывающих гибель особей. Выше мы говорили о том, что действие этих факторов является следствием низкой адаптированности особей к конкретной среде. В результате жизнестойкость популяции больше зависит от темпов размножения, чем от индивидуальной приспособленности. Соответственно, эволюционной стратегией г-вида является максимизация темпов размножения, при этом судьба отдельной особи не имеет существенного значения для жизнестойкости популяции. Стратегией К-вида, напротив, является повышение индивидуальной приспособленности особей: выгоднее производить меньшее количество более приспособленных детенышей. Судьба индивида у К-стратегов важна для благополучия популяции в целом.

Таким образом, оказывается, что эволюционная стратегия вида затрагивает различные стороны его биологии. Рассматривая основные популяционные характеристики г-К - стратегов для мелких млекопитающих, Т.Флемминг (Flemming, 1979) приходит к выводу, что наиболее значимыми факторами, определяющими эволюцию репродуктивных стратегий являются:

- Стабильность и предсказуемость условий среды.
- Трофическая стратегия вида и его роль в сукцессионном ряду.
- Запросы по отношению к лимитирующему ресурсу.
- Предсказуемость смерти у молодых и зрелых особей (табл. 1.).

Выводы Т.Флемминга позволяют перейти от менее определенной характеристики - насыщенность среды к более определенной - ее динамичности. Это было сделано С.Стиарнсом (Stearns, 1976). Среда характеризуется им как "стабильная" и "изменчивая" (табл. 2.). Напомним, что динамичность одной и той же среды может быть различна для видов с разным уровнем приспособленности особей.

Таблица 1. Популяционные характеристики видов г-К - стратегов (по Flemming, 1979 с сокращениями).

г-виды	К-виды
Маленький интервал между генерациями	Большой интервал между генерациями
Мелкие размеры особей	Крупные размеры особей
Высокий уровень дисперсии	Низкий уровень дисперсии
Высокий уровень независимой от плотности смертности	Низкий уровень независимой от плотности смертности
Высокая плодовитость и низкая родительская забота	Низкая плодовитость и высокая родительская забота
Внутривидовая конкуренция через эксплуатацию	Внутривидовая конкуренция через взаимодействия
Низкий вклад в «оборону» и др. механизмы межвидовой конкуренции	Высокий вклад в «оборону» и др. механизмы межвидовой конкуренции
Популяция приспособлена «во времени»	Популяция приспособлена в использовании пространства и добычании пищи
Плотность резко варьирует – часто «взрыв-провал»	Популяционная плотность постоянна и приближается к К из поколения в поколение
Отношение периода, когда местообитания благоприятны к интервалу между выводками, мало	Отношение времени, когда местообитания благоприятны к интервалу между выводками, велико

Таблица 2. Ожидаемые демографические характеристики популяции в «стабильной» и «изменчивой» среде (по Stearns, 1977) с сокращениями.

Стабильная среда	Динамичная среда
Позднее созревание и медленное развитие	Раннее созревание и быстрое развитие
Низкое репродуктивное усилие	Высокое репродуктивное усилие
Меньшая доля молодежи	Большая доля молодежи
Меньшая доля неоседлых особей	Большая доля неоседлых особей
Долгая жизнь особи	Короткая жизнь особи

Все авторы, рассматривающие г-К - стратегии, указывают на то, что это построение хорошо лишь как общая схема и не учитывает всех реальных особенностей видов, которые могут существенно влиять на конкретные демографические характеристики (Stearns, 1977; Bell, 1976).

Э.Пианка (1981) подчеркивает, что r-K стратегии могут быть обнаружены лишь у пары видов при их сопоставлении. *Виды не могут быть абсолютными r или K стратегами. Однако при сравнении пары видов можно говорить об их относительно большей склонности к r- или K - стратегии.*

5.3. Популяция в пространстве. Биологическое сигнальное поле

Н.П.Наумова

Уже на первых этапах изучения популяции было очевидно, что она состоит из взаимодействующих группировок различного ранга. Взаимодействуя между собой, эти группировки обеспечивают целостную реакцию популяции. Существуют различные взгляды на выделение этих группировок. Они могут рассматриваться с точки зрения географического (Наумов, 1963, Флинт, 1977) или функционального (Беклемишев, 1960, Щипанов, 2000) подхода. Различные исследователи называют внутривидовые группировки по-разному. В отечественной литературе – «субпопуляциями» (Шварц, 1967), "гемипопуляциями" (Белемишев, 1960), «элементарными популяциями» (Наумов, 1963), "парцелярными группировками" (Наумов, 1967, 1971), "мерусами" (Флинт, 1977), «внутривидовыми группировками» (Шилов, 1977). В современной зарубежной литературе используют термин "локальные популяции" (Hanski, 1986; Verboom et al., 1991). Общим для всех исследователей является представление о том, что взаимодействие этих группировок значительно повышает жизнестойкость популяции.

Взаимодействие отдельных группировок осуществляется за счет перемещения части особей по внутривидовому пространству. Такое перемещение может быть структурировано «биологическим сигнальным полем». Понятие «биологическое сигнальное поле» было введено Н.П.Наумовым (1973, 1977). «Сигнальное поле» образуется за счет жизнедеятельности популяции и включает долгосрочное преобразование среды, временную маркировку и оперативные дистанционные сигналы о состоянии популяции. Долгосрочное преобразование среды может происходить за счет устройства нор, прогрызания ходов и пр. При длительном обитании мелких млекопитающих на некоторой территории может формироваться сеть ходов и тропинок, соединяющих отдельные внутривидовые группировки. В процессе развития экосистемы на разных этапах сукцессии создается норовая сеть, которая соединяет нижний ярус в единое пространство, доступное для всех видов мелких млекопитающих (Быков, 2005). Сигналы о месте перемещения особи не обязательно долгосрочны. Так, например, тропинки, которыми пользуются грызуны, могут образовываться за счет маркировки субстрата подошвенными железами. Занятые оседлыми зверьками территории имеют запаховые метки, которые предупреждают потенциального вселенца о занятости территории и позволяют избегать прямого контакта. Обитающие на определенном участке зверьки, как правило, совершают периодические выходы за его пределы. Концентрация меток оседлых зверьков возрастает по направлению к месту, где обитает оседлая группировка (особь). И, наконец, оперативная информация о состоянии группировки может распространяться с помощью акустических сигналов. Таким образом, группировка может дистанционно сигнализировать о своем функциональном состоянии (Никольский, 1991, 1992). Для ряда видов мелких млекопитающих показано, что значительная часть перемещений происходит не хаотически, а по четко выраженным «руслам». Это, в частности, выявлено для рыжих полевок и лесных мышей (Крылов, 1992). В итоге пространство популяции оказывается структурированным. Биологическое сигнальное поле, с одной стороны, обеспечивает протекание информационных процессов, а с другой - целостную реакцию популяции по принципу обратной связи.

Биологическое сигнальное поле выполняет еще одну важную функцию. Оно обеспечивает передачу информации потомкам. Норы некоторых видов грызунов могут сохраняться в течение тысячелетий. Тропинки полевок в тундре хорошо видны в течение многих лет, даже если численность зверьков низка и тропинки не обновляются. Также длительно сохраняются ходы зверьков в лесу. В итоге оказывается, что чем дольше популяция обитает на некоторой территории, тем более структурировано ее информационное пространство.

5.4. Стохастичность динамики среды в пространстве и пути ее преодоления

Еще Д.Лэк (Lack, 1954) обращал внимание на то, что периодически обширные участки могут оказаться лишенными населения. Восстановление численности на этих площадях будет происходить за счет иммиграции особей из мест, где население сохранилось. Рассматривая численность на пространстве, занятом популяциями мелких млекопитающих, Н.П.Наумов (1945, 1948) отмечает, что существуют зоны, где гибель особей не покрывается их размножением. Пульсация пространства, заселенного видом у мелких млекопитающих, подробно рассматривается в специальной публикации В.Е.Флинта (1977), который выделяет несколько типов динамики «пространственной структуры популяций».

Обитая в динамичной среде, популяция может сохранить жизнеспособность, если она адекватно реагирует на колебания условий. Существуют модельные построения, которые показывают, что популяция, разделенная на взаимодействующие субъединицы, более устойчива к случайным воздействиям, снижающим ее численность (Свирижев, Логофет, 1978; Базыкин и др., 1980; Malchow, Feistel, 1982; Eisenberg et al., 1983). В частности, популяция одинакового объема, разделенная на две части – «ящики», связанные процессами перемещения, более устойчива к воздействию «хищника». «Хищник» может понизить численность в каждом из «ящиков» до критического уровня. В тот момент, когда он переключается на эксплуатацию другого, более выгодного «ящика», численность восстанавливается. Если популяция не разделена – «хищник» эксплуатирует ее в целом и способен понизить численность всей популяции до уровня, при котором восстановление будет невозможно (Васильченко и др., 1986).

Таким образом, для понимания устойчивости популяции важен не только анализ ее демографических возможностей, но и анализ возможных взаимодействий между внутривидовыми группировками (Shaffer, 1985). Локальные популяции могут обитать в разных биотопах (участках со сходными, однотипными, условиями среды). Динамика условий в разных биотопах при одинаковых изменениях некоторых факторов может оказаться разнонаправленной. Так, особи видов, требовательные к определенному уровню влажности, в засуху находят благоприятные условия в депрессиях рельефа, а при избыточном количестве осадков - на повышениях. Может оказаться, что отклонение условий в ходе случайных погодных колебаний приведет к гибели отдельных группировок. Исследуя это явление, ученые приходят к выводу о том, что гибель внутривидовых единиц может возникать в различных местообитаниях и является случайной (непредсказуемой) для особей. Если такие локальные группировки не связаны миграцией, популяция будет элиминирована через небольшой период времени (Shaffer, 1981, Гилпин, 1989, Сулей, 1989).

М.Шаффер (1989) считает, что для того, чтобы сохранить жизнестойкость в реальной (гетерогенной) среде, популяции необходимо преодолеть неопределенные (случайные, непредсказуемые) влияния четырех групп факторов:

1. Неопределенность демографическая, которая порождается случайными событиями, связанными с выживанием и воспроизводством особей.
2. Неопределенность средовая возникает в результате случайных (непредсказуемых для особей) перемен погоды, обилия пищи и воздействий со стороны популяций конкурентов, хищников, паразитов и т.д.
3. Неопределенность катастрофическая, в том числе связанная с наводнениями, пожарами, засухами и прочее; такие катастрофы могут разражаться через промежутки времени неопределенной продолжительности.
4. Неопределенность генетическая порождается случайными нецеленаправленными изменениями генетического состава популяций, связанными с «эффектом основателя», дрейфом генов или близкородственным скрещиванием (с. 96).

Все эти виды неопределенных воздействий могут быть преодолены, если взаимодействие внутривидовых группировок обеспечено на достаточно большой площади. Известно, в частности, что население мелких млекопитающих на прибрежных островах устойчиво поддерживается за счет периодического вселения особей (Crowell, 1973; Hanski, 1986; 1989; Peltonen,

Hanski, 1991). Именно повторное заселение депопулированных участков является наиболее сложной проблемой, возникающей при ограничении численности, поэтому, для того, чтобы добиться успеха в управлении численностью мелких млекопитающих, нам необходимо хорошо понимать закономерности пространственной динамики популяций (Krebs, 1999). Мы специально занимались этим вопросом и в следующей главе излагаем свою точку зрения.

Глава 6. Функциональная организация популяции. Классификация видов с разной функциональной организацией: выделение групп и подгрупп

6.1. Скорость восстановления численности на депопулированных участках

Рассматривая способность видов к восстановлению плотности на локальных участках, лишенных населения, отмечают, что восстановление исходной численности может проходить в очень сжатые сроки. Во всяком случае, быстрее, чем популяция могла бы реагировать за счет изменения темпов размножения (Анджеевский, Вроцлавек, 1962; Большаков и др., 1973). Вместе с тем, имеются виды, которые восстанавливают свою численность крайне медленно, даже при депопулировании небольших участков территории. Таковы например, полуденная песчанка и общественная полевка (Шилова, 1993; Щипанов, Касаткин, 1996; Шилова, Касаткин, 2000). Очевидно, что скорость восстановления численности у разных видов различается в деталях, однако можно указать и на принципиальное различие. Если время, потребовавшееся на восстановление локальной плотности, было меньше, чем минимальное время, проходящее от образования зиготы до созревания молодняка - минимальный репродуктивный интервал, очевидно, что восстановление численности произошло за счет иммиграции. Мы назвали такое восстановление «быстрым». Если это отношение было обратным, мы назвали такое восстановление «медленным» (Щипанов, 2000).

Очевидно, что быстрое восстановление возможно только тогда, когда в популяции имеется достаточно большой «запас» особей, которые не связаны с определенным пространством и широко перемещаются по популяционному пространству. При медленном восстановлении очевидно, что таких особей в популяции меньше, чем это необходимо для повторного заселения депопулированного участка.

6.2. Скорость восстановления и типы функционирования группировок. Альтернативность восстанавливающего и контролирующего функционирования. Характеристики населения, связанного с обеспечением восстанавливающего и контролирующего типов функционирования

Скорость восстановления локальной плотности зависит от темпов вселения на опустевшую территорию. Поскольку «быстрое» восстановление начинается сразу вслед за гибелью населения, можно заключить, что в это время в популяции уже имеется достаточный запас особей не связанных с постоянным участком. Если количество таких зверьков в популяции недостаточно, восстановление будет «медленным». Как создается запас нерезидентных особей? Выше мы рассматривали основные принципы авторегуляции плотности населения. При насыщении локальной группы размножение должно было бы прекратиться⁴. Этого можно избежать, если состав группы не постоянен, а плотность поддерживается за счет баланса вселения-выселения. Соответственно, в тех случаях, когда функционирование группировок приводит к образованию популяционного «запаса» неоседлых особей, животные не имеют жесткой связи с территорией. В тех случаях, когда мы наблюдаем «медленное» восстановление, связь особей с территорией, напротив, должна быть жесткой: характеризоваться высокой степенью привязанности к освоенной территории. В этом случае торможение темпов прироста при достижении критических значений плотности является непременным условием существования, так как при избыточной плотности произойдет переэксплуатация ресурса. Таким образом, функционирование популяции, обеспечивающее быстрое или медленное восстановление противоположно по сути (альтернативно) и не может осуществляться

⁴ Речь идет именно об авторегуляции в локальных группах. Проявление авторегуляторных механизмов для популяции в целом не препятствует созданию такого «запаса».

в одном и том же месте одновременно. В общем виде основные характеристики населения, связанного с выполнением одной из функций, представлены в таблице 3.

Таблица 3. Некоторые характеристики населения и тип функционирования группировок при реализации «быстрого» и «медленного» восстановления.

Наблюдаемый эффект	Иммиграция	Характеристики населения	Тип функционирования
Восстановление на локальных участках протекает в соответствии с темпами размножения <i>Медленное восстановление</i>	Ограничена	Персональный состав групп стабилен. Размножение в локальных группах зависит от плотности. Доля неоседлых особей в популяции мала	Контролирующий: Функционирование группировок приводит к контролю плотности отдельных групп и численности в целом
Восстановление на локальных участках протекает быстрее, чем это может быть обеспечено за счет размножения <i>Быстрое восстановление</i>	Не ограничена	Персональный состав групп изменчив. Размножение в локальных группах независимо от плотности сохраняется на высоком уровне. Доля неоседлых особей в популяции велика	Восстанавливающий: Функционирование группировок приводит к созданию «запаса» особей, который обеспечивает восстановление численности на депопулированных участках

6.3. Функционирование группировок и пространственно-этологическая структура: отсутствие прямой связи. Функциональные субъективности

Как было показано выше (табл. 3.), выполнение восстанавливающей или контролирующей функции связано с такими характеристиками населения, как доля нерезидентных особей, демографический состав нерезидентного населения, и изменчивость персонального состава оседлых группировок. Это количественные характеристики. Их сходное значение может быть достигнуто за счет различного характера использования пространства оседлыми особями. Таким образом мы рассматриваем не типы пространственно-этологической структуры, а *типы функционирования населения*. Разные виды могут оказаться способны реализовать лишь один из альтернативных типов: контролирующий или восстанавливающий, или изменять тип функционирования в пространстве или во времени. Здесь мы рассматриваем лишь примеры изменения типов функционирования.

Изменение типа функционирования в пространстве связано с изменением значимых характеристик населения в ответ на воздействие, приводящее к снижению численности в конкретном месте. Как и в предыдущих случаях, это может быть связано с различным характером использования пространства и поведением зверьков.

Так, у домовых мышей ключевым фактором, определяющим функционирование группировок по контролируемому типу, является освоение самцами пространства. В результате образуются группировки с определенной пространственной структурой, которая поддерживается за счет охраны своей территории самцами. В насыщенной группе, образованной по такому принципу, размножение самок блокируется (Кроуक्रофт, 1970, Crowcroft, Rowe, 1957). Однако, если нарушить взаимосвязь особей с территорией, агрессивность зверьков падает (выше мы уже отмечали, что именно агрессивные контакты значимы для блокировки размножения) и можно ожидать восстановления размножения независимо от уровня плотности. Это явление было экспериментально показано К.Петрусевичем (Petrusewicz, 1960). Группировка мышей с заблокированным размножением была перемещена в новую вольеру такой же площади и, несмотря на то, что плотность осталась прежней, восстановился нормальный эстральный цикл самок. Такой же эффект наблюдается и в том случае, когда группировка восстанавливается за счет повторного вселения. На освоение территории у зверьков уходит около недели. До тех пор, пока зверьки не освоили участки, они их не охраняют и в этот период на участок возможно вселение любого количества зверьков. Зверьки, не успевшие освоить участки, вытесняются, и состав группы становится нестабильным. Агрессивные контакты в такой группировке практически отсутствуют и несмотря на значительную плотность, размножение сохраняется на высоком уровне (Щипанов, Шутова, 1989). Таким образом, на месте группировок с контролирующим типом функционирования возникает группировка с восстанавливающим типом. Общая схема изменения типа функционирования локальных группировок домовой мыши показана на рисунке 4.

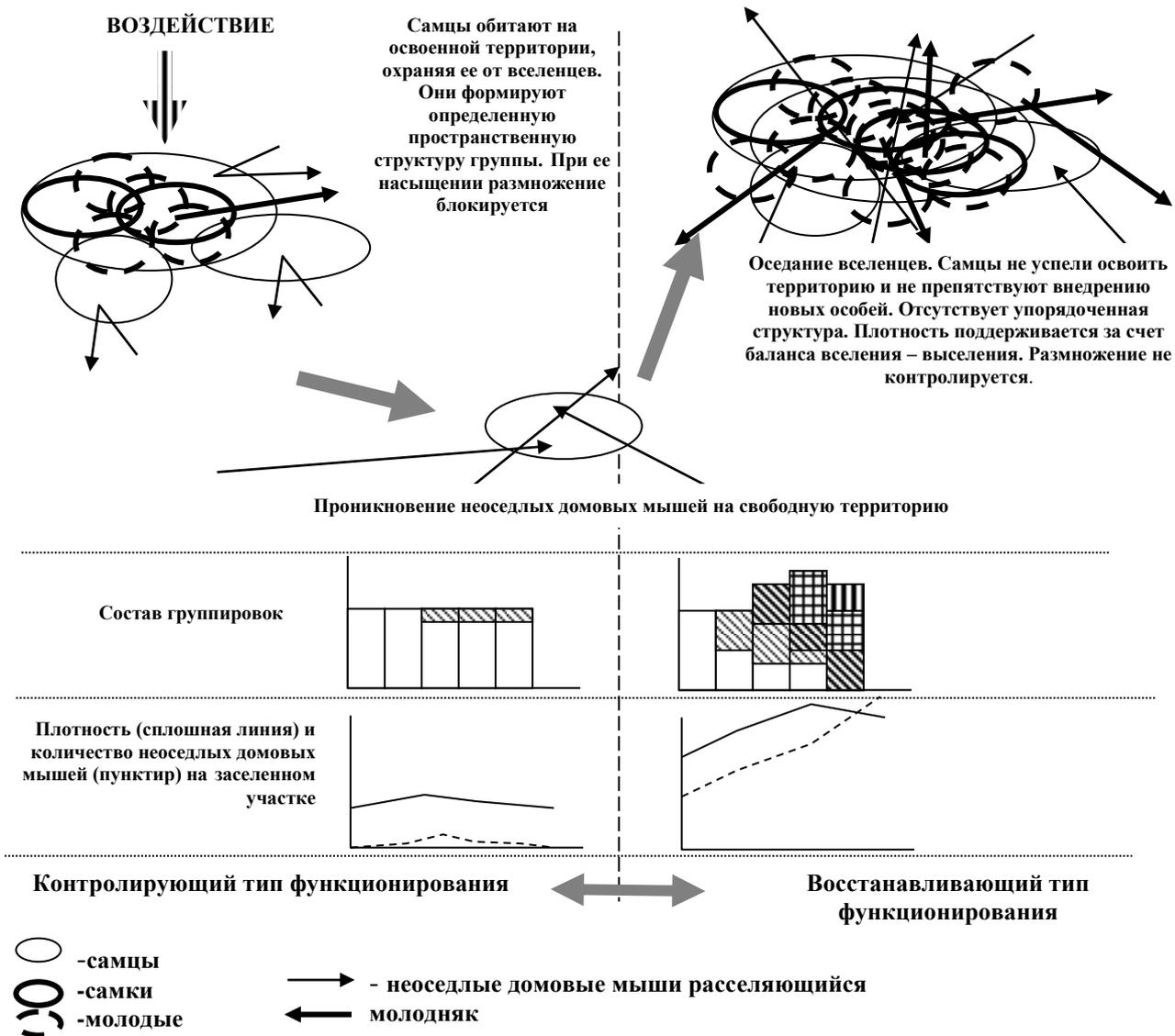


Рис. 4. Схема изменения типа функционирования группировок домовой мыши в ответ на повреждающее воздействие.

Изменение типа функционирования может быть основано и на других поведенческих механизмах. У лесных мышей для реализации контролирующего типа функционирования значимым является распознавание членов своей группы. Территория используется группой совместно. Чужаки изгоняются с занятой группировкой территории. При этом характерна высокая толерантность к членам своей группы и крайне высокая агрессивность к чужакам (Смирин, 1977, 1979). Для того, чтобы группировка лесных мышей сформировалась, необходим длительный период, когда отсутствует приток новых особей. Если происходит разрушение сформировавшейся группировки лесных мышей, на ее месте возникает новая, где устойчивые связи между членами группы отсутствуют. Это приводит к дестабилизации персонального состава, снятию блока размножения при высокой плотности. Отсутствие охраны территории в таких группировках способствует повышению доли неоседлых особей (Щипанов и др., 1997). В итоге группировка, возникшая на месте, где произошло воздействие, изменяет тип функционирования и начинает осуществлять восстанавливающую функцию. Обратим внимание на то, что изменение функции в последнем случае не влечет видимых изменений пространственной структуры.

Изменение типа функционирования во времени может быть связано с различным направлением отбора по признаку стресс-реактивности на разных фазах популяционного цикла. Изменение стрессреактивности особей в ходе популяционного цикла подробно рассмотрено для водяной полевки (Евсиков и др., 1995). Изменение характеристик населения, которые могут

обеспечить различные типы функционирования, рассмотрены нами на примере популяции полевки-экономки на Чукотке (Щипанов, Касаткин, 1992).

При наблюдениях за зверьками в вольерах было выяснено, что группировка, образованная из неродственных особей, неустойчива⁵. Через несколько недель выживает лишь пара. После размножения уцелевшей пары численность в группировке повышалась и в течение трех поколений устойчиво поддерживалась на уровне порядка 10 особей. То есть группировка, образовавшаяся в ходе размножения выжившей пары особей, поддерживала плотность, в 5 раз превышавшую максимально допустимую в неродственной группе. При наблюдении за популяцией полевки-экономки в природе было выяснено, что после депрессии зверьки широко перемещаются и образуют группировки, состоящие из случайного набора особей. Такие группировки характеризуются непостоянством состава, а популяция в целом - высокой долей неоседлых особей. После перезимовывания на месте этих групп остаются пары. Численность в группировках нарастает за счет оседания потомков этих зверьков. В этот период стабильность состава группировок повышается, а доля неоседлых особей падает до минимума.

На тех фазах цикла, когда популяция наращивает общую численность, она представлена группировками, функционирующими по восстанавливающему типу. Это позволяет зверькам максимально занять пригодную для жизни территорию. На этих фазах она устойчива к локальным воздействиям. На тех фазах цикла, когда наращивается плотность, группировки функционируют по контролирующему типу. Плотность и общее количество зверьков существенно возрастают, однако устойчивость локальных группировок падает. По-видимому, скорость изменений типа функционирования во времени зависит от размера взаимодействующей популяции и может оказаться различной для разных регионов.

Суммируя сказанное, мы можем заключить, что тип функционирования, как и динамика изменения функции, могут быть определены на основе анализа общих характеристик населения. Ключевым для определения типа функционирования группировки является доля мигрантов в составе населения локальных участков. Группировки, выполняющие восстанавливающую функцию, характеризуется не только высокой долей нерезидентов, но и присутствием среди них беременных самок. Состав населения в таких группировках изменчив. Доля нерезидентов в общей структуре населения при восстанавливающем функционировании не ниже 30%, и в течение месяца обновляется не менее 20% персонального состава группы. В группировках, выполняющих контролируемую функцию, эти показатели составляют единицы процентов. Нерезидентное население представлено, в основном взрослыми самцами. Внутрипопуляционные группировки, выполняющие восстанавливающую функцию, были названы нами «восстанавливающие субъективности», а группировки, выполняющие контролируемую, - «контролирующие субъективности».

6.4. Функциональная организация и функциональная структура популяции. Изменение функциональной структуры популяции - неспецифическая популяционная адаптация

Есть виды, группировки которых всегда функционируют по контролирующему типу и не способны изменить тип функционирования даже при катастрофическом снижении численности. Популяции этих видов всегда представлены только контролирующими субъективностями.

Есть виды, всегда функционирующие по восстанавливающему типу. Эти виды не изменяют тип функционирования даже в ограниченном пространстве. Популяции этих видов всегда представлены только восстанавливающими субъективностями.

Некоторые виды способны изменять тип функционирования группировок в ответ на воздействие в конкретном месте. В популяциях таких видов одновременно могут быть обнаружены различные функциональные субъективности.

⁵ При этом драк между особями почти не происходит, и члены группы погибают не в результате повреждений. Можно с большой вероятностью предполагать, что зверьки погибали от стресса. Таким образом, оставшиеся полевки должны были обладать большей устойчивостью к стрессу.

И, наконец, есть виды, в популяциях которых различные функциональные субъединицы могут быть обнаружены в разное время.

Представленность в популяциях вида различных функциональных субъединиц может быть рассмотрена как «**функциональная организация популяции**» (Щипанов, 1995, 2000). По принципу сходства функциональной организации популяции виды могут быть объединены в 3 группы и 2 подгруппы (табл. 4.).

Таблица 4. Группы видов с различной функциональной организацией популяции.

Группы видов с различной функциональной организацией		Тип функционирования группировок	
		Контролирующий	Восстанавливающий
1	a	+	+
	b	±	±
2		-	+
3		+	-

Обозначения: + - группировки с таким типом функционирования всегда могут быть обнаружены в популяции; не могут быть обнаружены ни при каких условиях; ± - возникают в отдельные годы.

Для видов, входящих в каждую из групп, можно ожидать определенной устойчивости и определенной динамики общих характеристик населения.

Для видов **1a** группы возможно изменение долевого соотношения контролирующих и восстанавливающих субъединиц - изменение функциональной структуры популяции как ответ на воздействие. Увеличение доли восстанавливающих субъединиц у **1a** видов связано с увеличением пространства, подвергающегося воздействию, вызывающим гибель населения, - **повреждающим воздействиям**. Повреждающие воздействия могут являться следствием различных событий, в результате которых уровень индивидуальной адаптированности особей окажется недостаточным для обеспечения их жизнестойкости: погодных аномалий, инфекции, бескормицы, вызванной деятельностью конкурентов, прессом хищников, других отклонений экосистем от «нормы», или прямых воздействий на численность, или сочетания факторов. Независимо от специфики явлений, вызывающих гибель особей, доля восстанавливающих субъединиц в популяциях видов, входящих в подгруппу "a" 1-й группы, будет увеличиваться пропорционально территории, охваченной негативными воздействиями (рис. 5). Это является адаптивным ответом популяции на любое негативное воздействие и рассматривается нами как *неспецифическая популяционная адаптация*. Замещение контролирующих субъединиц на восстанавливающие всегда сопровождается нарастанием доли неоседлого населения (рис. 6.).

Для видов, входящих в другие группы, *неспецифическая популяционная адаптация за счет изменения функциональной структуры невозможна*.

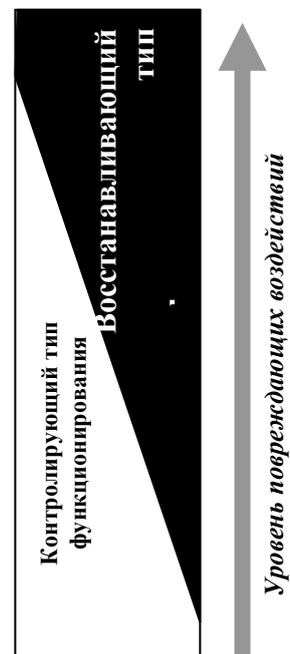


Рис. 5. Схема изменения функциональной структуры популяции у видов 1^a группы.

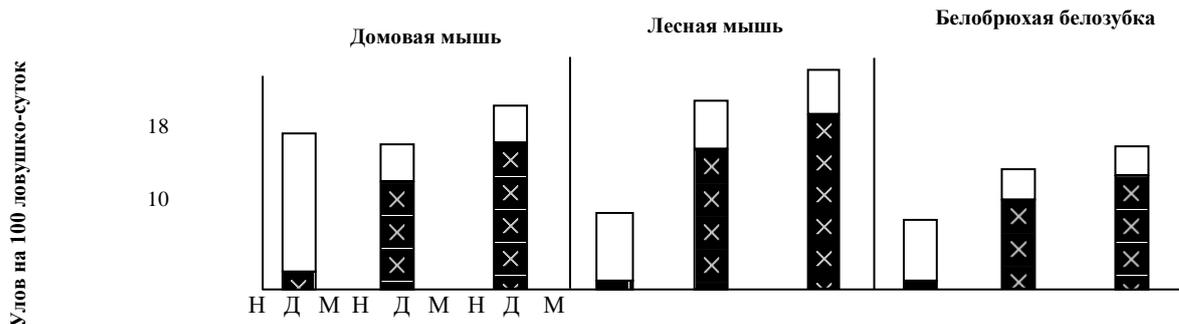


Рис. 6. Численность (белый столбик) и доля неоседлых зверьков (залитая часть столбика) в популяциях видов 1^a группы до воздействия (Н), через две недели (Д) и через месяц (М) после депопуляции территории.

Виды, относящиеся к 1^b группе, способны изменять функциональную организацию популяции во времени. На разных фазах популяционного цикла они демонстрируют различную способность к восстановлению локальной плотности. В те годы, когда популяция представлена восстанавливающимися субъективными единицами, эта способность высока, в те годы, когда популяция представлена контролирующими субъективными единицами - крайне низка. При этом доля неоседлых особей в первом случае высока, а во втором - низка (рис. 7.). Особенностью 1^b видов является то, что на границах популяций видов этой группы может наблюдаться несинхронность популяционной динамики (Щипанов, Касаткин, 1992). Таким образом, данные, полученные для одного места, нельзя экстраполировать на регион в целом.

Виды 2 группы всегда демонстрируют «быстрое» восстановление, в популяции этих видов всегда высока доля неоседлых особей (рис. 6. 8.). Они нечувствительны к локальным негативным воздействиям. Виды этой группы в норме, как правило, не достигают высокой численности, однако в нарушенных местообитаниях могут возникать концентрации зверьков со значительной плотностью.

Виды 3 группы всегда демонстрируют «медленное» восстановление, а доля неоседлых особей в популяциях этих видов всегда низка (рис. 9.). В норме они, как правило, многочисленны, однако неустойчивы при локальных воздействиях. Освобожденная от видов 3 группы территория может долгое время оставаться незаселенной. Особенностью этой группы является то, что даже при низкой численности популяции плотность в уцелевших группах остается стабильно высокой.

6.5. Виды различных функциональных групп в среде с различной динамикой

Все факторы, действующие на популяцию, могут быть рассмотрены с точки зрения силы их воздействия на локальных участках. Универсальная оценка силы их воздействия может быть произведена по уровню гибели особей на конкретных локальных участках. Принципиально различным для популяции будет действие факторов, понижающих численность до уровня, когда восстановление еще возможно за счет размножения уцелевших особей - подпороговые воздействия, и до уровня, когда восстановление возможно лишь за счет повторного заселения участка - пороговые воздействия.

В тех случаях, когда популяция подвержена лишь подпороговым воздействиям, для обеспечения ее жизнестойкости достаточно авторегуляторных реакций, по принципу популяционного гомеостаза в контролируемых субъективных единицах. Уровень повреждающих воздействий в природе будет тем ниже, чем

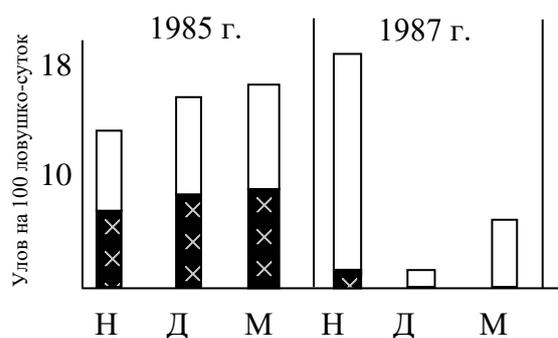


Рис. 7. Численность (белый столбик) и доля неоседлых зверьков (залитая часть столбика) в популяциях полевки-экономки – вида 1^b группы в разные годы до воздействия (Н), через две недели (Д) и через месяц (М) после депопуляции территории.

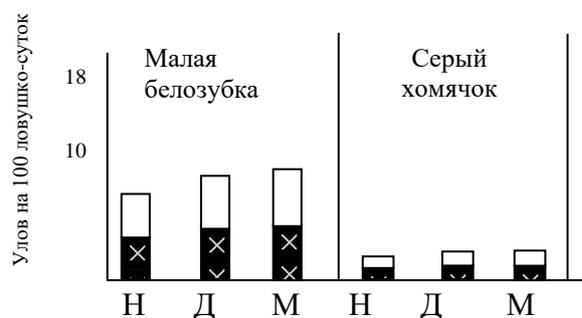


Рис. 8. Численность (белый столбик) и доля неоседлых зверьков (залитая часть столбика) в популяциях некоторых видов 2 группы до воздействия (Н), через две недели (Д) и через месяц (М) после депопуляции территории.

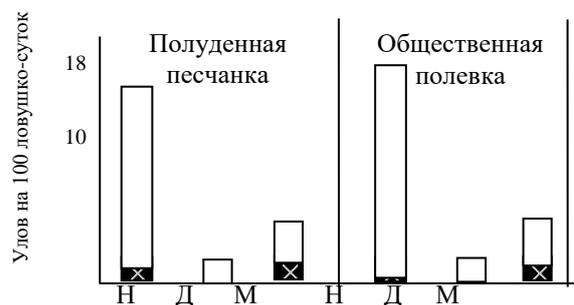


Рис. 9. Численность (белый столбик) и доля неоседлых зверьков (залитая часть столбика) в популяциях некоторых видов 3 группы до воздействия (Н), через две недели (Д) и через месяц (М) после депопуляции территории.

больше особи адаптированы к конкретной среде обитания. Однако такой уровень адаптированности индивидов одновременно приводит к тому, что их численность перестает регулироваться внешними факторами. Поэтому большое значение приобретает периодичность проявления подпороговых воздействий. В тех случаях, когда интервал между воздействиями превышает отрезок времени, за который популяция достигает критической плотности, авторегуляторные реакции во внутривидовых группировках являются необходимыми. Реализация авторегуляторных механизмов происходит в контролируемых субъединицах и, следовательно, при этих условиях все население должно быть представлено только контролируемыми субъединицами. В тех случаях, когда интервал между проявлениями подпороговых воздействий меньше времени, за который популяция достигает критической плотности, плотность ограничивается без участия авторегуляторных механизмов. В условиях формирования контролируемых субъединиц не является необходимым: для обеспечения жизнестойкости достаточен любой тип функционирования.

Пороговые воздействия имеет смысл рассматривать лишь тогда, когда вероятность их проявления существует в пределах всего популяционного пространства⁶, т.е. когда такие воздействия проявляются стохастически на всем популяционном пространстве. В этой ситуации необходимо наличие восстанавливающих субъединиц. Однако изменение интервала между проявлением пороговых воздействий определяет различную необходимость формирования контролируемых субъединиц.

В тех случаях, когда интервал между воздействиями больше времени достижения критического уровня плотности обеспечение жизнестойкости в благополучный период может обеспечиваться лишь контролируемыми субъединицами (на тех же основаниях, что рассмотрено выше для подпороговых воздействий). Однако после воздействия жизнестойкость популяции может быть обеспечена лишь за счет восстанавливающих субъединиц. Таким образом, возникает необходимость изменения типа функционирования в различные периоды. В тех случаях, когда интервал между воздействиями меньше времени достижения критического уровня, для обеспечения жизнестойкости популяции необходимо формирование восстанавливающих субъединиц (табл. 5.).

Таблица 5. Необходимость и достаточность формирования контролируемых (К) и восстанавливающих (В) субъединиц для обеспечения жизнестойкости популяции в зависимости от уровня воздействий и интервала между ними (пояснения в тексте).

Уровни повреждающих воздействий	Интервал между воздействиями по отношению ко времени достижения критического уровня плотности	Формирование контролируемых (К) и восстанавливающих (В) субъединиц для обеспечения жизнестойкости популяции	
		Необходимо	Достаточно
Подпороговые	>	К	К
	<	Нет необходимости формирования субъединиц определенного типа	К или В
Пороговые	>	В переходящие в К и наоборот	В переходящие в К и наоборот
	<	В	В

Это позволяет рассмотреть возможность существования видов, входящих в разные по функциональной организации группы в среде с различной динамикой. Виды обеих подгрупп 1 группы оказываются устойчивыми в наиболее широком диапазоне условий. Однако виды **1a** при учащении воздействий увеличивают долю восстанавливающих субъединиц и, соответственно, долю неоседлых особей в популяции; у видов **1b** увеличение подвижности происходит лишь в определенные годы. При этом внешние воздействия на разных фазах цикла оказывают на виды **1b** различное модифицирующее численность действие (табл. 6.). Виды 2-ой группы продолжают сохраняться до тех пор, пока воздействия, независимо от их величины, оказывают регулирующее действие. Виды 3-й группы сохраняют жизнестойкость лишь до тех пор, пока воздействия не достигают пороговой величины.

Таким образом, для видов, входящих в определенные группы, можно ожидать и определенной устойчивости при изменении условий их существования.

⁶ В противном случае ситуация не будет отличаться от рассмотренной выше, только в популяционное пространство войдут лишь те участки, где воздействия не достигают пороговой величины.

Таблица 6. Допустимые области существования видов, входящих в различные по функциональной организации группы (пояснения в тексте)

Уровни повреждающего воздействия	Интервал между воздействиями по отношению ко времени достижения критического уровня плотности	Группы видов с различной функциональной организацией популяции			
		1		2	3
		a	b		
Подпороговые	>	+	+		+
	<	+	+	+	+
Пороговые	>	+	+		
	<	+	+	+	

Глава 7. Экосистема. Принципы функционирования

7.1. Понятия «экосистема» и «биоценоз». Биоценология

Представления о взаимосвязи организмов и окружающей среды появились задолго до оформления экологии в самостоятельную науку. Вместе с тем изучение конкретных видов во всей полноте их взаимодействия со средой привело исследователей к пониманию того, что существуют сообщества взаимосвязанных видов, которые определяют собственные условия существования (в результате взаимодействий между органической (живой) и неорганической составляющими). Для обозначения такой системы взаимодействующих со средой видов обычно используют термин «экосистема», введенный А.Тэнсли (Tansley) в 1935 г.

Экосистема по Тэнсли это:

«... полная система, включающая не только комплекс организмов, но и комплекс физических факторов, формирующая то, что мы называем окружающей средой. ... Невозможно отделить организмы от их специфической окружающей среды, вместе с которой они формируют единую систему. ... Подобные системы могут рассматриваться как природные единицы. ... Эти экосистемы, как мы называем их, могут быть различных типов и размеров».

В отечественной литературе также широко используется термин В.Н.Сукачева "биогеоценоз" в редакции 1964 г.:

«Биогеоценоз - совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая свою особую специфику взаимодействия слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией между собой и другими явлениями природы и представляющая собой внутреннее противоречивое единство, находящееся в постоянном движении и развитии».

В отличие от экосистемы биогеоценоз связан с определенным участком земной поверхности. Экосистема менее определена и это понятие может прикладываться к системам различного масштаба. Оно более удобно для использования и менее громоздко. Поэтому многие исследователи в настоящее время предпочитают термин введенный Тэнсли. Вместе с тем понятия "экосистема" и "биогеоценоз" не имеют принципиальных отличий и могут употребляться как синонимы (Кривошукский, Покаржевский, 1990; Шилов, 1995). Общим для этих понятий является представление о взаимодействии сообщества живых организмов (биоты, биоценоза) со своей средой. Биоценоз является не случайным набором видов, а сложившимся в ходе совместной эволюции сообществом видов, населяющих общее пространство (Наумов, 1963).

Область экологии, изучающую взаимодействия в системах на надвидовом уровне организации, в отечественной литературе называют биогеоценологией (напр., Дылис, 1978) или биоценологией (напр., Шилов, 1995). Сущность этих исследований составляет изучение взаимосвязей, определяющих целостность и особенности существования экосистем.

7.2. Функциональная организация экосистем.

В наиболее грубом виде можно выделить сообщества растений (фитоценозы), животных (зооценозы), микроорганизмов (микробоценозы), которые в целом составляют биоценоз, и совокупность физико-химических свойств среды (экоотоп). Взаимодействия между этими элементами рассматриваются В.Н.Сукачевым как функциональная структура биогеоценоза (рис. 10.).

Разумеется, поддержание гомеостаза экосистемы возможно лишь на некотором отрезке времени (в ходе эволюции возникают новые виды, которые занимают новые экологические ниши, изменяя жизненное пространство уже существующих видов), когда колебание условий происходит вокруг определенных средних значений.

Экосистемы способны оказывать существенное влияние на локальный климат. Хорошо известно, что амплитуда колебаний температуры и влажности в лесу меньше, чем на открытом месте. Это в значительной степени определяется автономностью леса от воздушных потоков атмосферы (Fons, 1940). В целом, в экосистеме складывается свой локальный климат, существенно отличающийся от климата на безжизненном пространстве. Характеризуя климатообразующую деятельность экосистемы в целом можно говорить, что она направлена на снижение амплитуды колебаний климатических факторов. Экосистемы могут существенно изменять физико-химические параметры своей среды.

Деятельность экосистем Земли приводит к значительному изменению процентного содержания элементов (рис. 11.). К элементам, значимым для существования живого вещества, находящимся в нем в значительном количестве, относят: углерод, водород, кислород, азот, серу, калий, кальций, натрий, магний и хлор. Первые три элемента входят в состав практически всех органических соединений из которых построены живые организмы. Азот и сера являются важнейшими составляющими белков. Ионы хлора наряду с ионами натрия являются основными элементами крови животных. Без калия невозможно возникновение нервного импульса, кальций является основным элементом скелета, участвует в проведении нервного импульса и, наряду с магнием отвечает за сокращение мышечных волокон.

Особая роль принадлежит фосфору. Энергия, необходимая для жизнедеятельности организмов, передается при помощи соединений фосфора, главным образом аденозинтрифосфата (АТФ). Кроме того, фосфор входит в состав ДНК и РНК - веществ, определяющих передачу наследственной информации. По мнению А.Д.Покаржевского (1985), количество фосфора прямо связано со сложностью информационных процессов в экосистеме.

Помимо этих элементов для существования живых организмов имеют значение микроэлементы, которые входят в состав ферментов и фактически обеспечивают возможность функционирования организма. Так, например, ион двухвалентного железа входит в состав молекулы гемоглобина. Благодаря этому осуществляется прочная связь гемоглобина с кислородом, позволяющая транспортировать его с кровью.

Кроме кислорода, ни один из основных элементов, составляющих организм, не усваивается в своем элементарном виде. Фиксация такого важного для жизни элемента как азот производится бактериями. Растениями азот усваивается уже в минеральном виде. По-видимому, бактерии обеспечивают (или обеспечили в ходе развития биосферы) первичное включение в состав живого вещества большинства значимых для жизни элементов. В настоящее время большинство соединений передается в экосистеме в виде органических молекул.

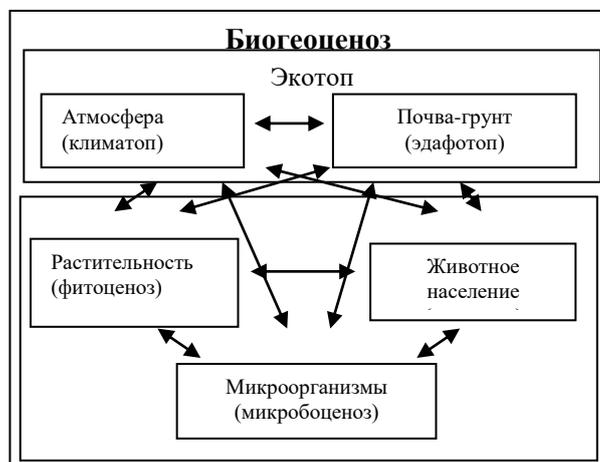


Рис. 10. Функциональная структура биогеоценоза по В.Н.Сукачеву.

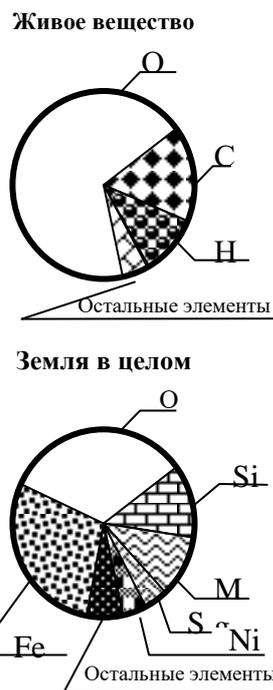


Рис. 11. Соотношение химических элементов в живом веществе и в массе Земли в целом (по Криволицкий, Покаржевский, 1990).

По особенностям миграции в биогеоценозах элементы могут быть классифицированы по их эколого-геохимическим функциям:

- Экогены - азот и фосфор, элементы определяющие наращивание биомассы и, соответственно, круговорот других элементов в экосистеме; роль живого вещества в миграции этих элементов подавляющая.
- Биогены (органогены) - калий, кальций, магний, натрий, хлор, сера, углерод, водород, кислород - жизненно необходимые элементы, круговорот которых определяется круговоротом азота и фосфора и значение живого вещества в их круговороте велико, превышая значение всех остальных видов миграции.
- Микроэлементы - среди них жизненно необходимые элементы для всех организмов и для отдельных групп организмов - это железо, марганец, кремний (до некоторой степени), кобальт, молибден, никель, бор, медь, галлий, олово, рубидий, йод, бром, фтор, селен; роль живого вещества в круговороте этих элементов проявляется в течение геологического времени.
- Экологические примеси - элементы, которые не несут определенной биологической роли и увлекаются в круговорот вместе с элементами-носителями - это стронций, цезий, барий, алюминий.
- Абиогены - это элементы, не вовлекаемые в круговорот, как, например, инертные газы или токсичные в очень низких концентрациях - ртуть, кадмий, бериллий.
- Техногены - элементы, синтезированные в результате человеческой деятельности - технеций, трансурановые элементы - и в результате человеческой деятельности попавшие в среду (цит. по Криволицкий, Покаржевский, 1990).

Итак, среда нашего обитания появилась и поддерживается благодаря деятельности природных экосистем. Так, например, атмосфера Земли в своем нынешнем состоянии разительно отличается от атмосферы, существовавшей на нашей планете до возникновения жизни (табл. 7.). Изменение газового состава атмосферы связано с деятельностью зеленых растений. Никакие другие процессы на Земле, кроме фотосинтеза, не могут обеспечить такого высокого содержания свободного кислорода.

Таблица 7. Газовый состав атмосферы Земли в настоящее время и до возникновения жизни (по Войткевич, 1983 с сокращениями)

Газы	% в атмосфере	
	В настоящее время	До возникновения жизни
N ₂	78	1,5
O ₂	21	следы
CO ₂	0,03	98

*Концентрация, передача и выведение элементов из системы осуществляются за счет взаимодействия видов. Содержание различных элементов в различных организмах разное. Поэтому поддержание количественного баланса элементов в экосистеме обеспечивается за счет активности всех видов, входящих в биогеоценоз **в определенном количестве**. Процессы, обеспечивающие функционирование экосистемы, осуществляются благодаря взаимодействию популяций видов, составляющих конкретную систему.*

7.3. Трофическая структура биоценоза. Трофические взаимодействия видов в биоценозе.

При всем многообразии видов, входящих в различные сообщества, каждый биоценоз включает три принципиально различные группы организмов: продуцентов, консументов, редуцентов.

Продуцентами называют автотрофные организмы, способные производить первичную продукцию органического вещества. В этот уровень входят зеленые растения, которые производят первичную продукцию с помощью фотосинтеза, фотосинтезирующие и хемосинтезирующие бактерии. Зеленые растения при фотосинтезе поглощают солнечную энергию и синтезируют из воды и углекислого газа углеводы, выделяя кислород. Таким образом, помимо первичной продукции органического вещества, зеленые растения ответственны за поддержание газового состава атмосферы.

Группа видов-продуцентов образует базовый уровень - уровень первичной продукции. Накопленная в виде биомассы организмов-автотрофов первичная продукция служит источником питания для организмов других уровней.

Консументами называют организмы, использующие продукцию, накопленную на более низком трофическом уровне. Выделяют консументов I, II и III порядков. Консументами первого порядка являются зеленоядные виды - фитофаги, консументами второго порядка - хищники. Выделение консументов третьего порядка в значительной степени условно. Сюда обычно относят паразитов.

Взаимодействие животных разных трофических уровней рассматривается как трофические цепи или, в более общем виде, трофические сети питания типа: растения - фитофаги - хищники - паразиты. При переходе на более высокий трофический уровень накопленная энергия и биомасса расходуются. Поэтому биомасса более высокого трофического уровня всегда ниже. В результате образуются «экологические пирамиды» (рис. 12).

Процессы, связанные с синтезом и трансформацией органического вещества, образуют так называемые «пастбищные цепи». Процессы минерализации и деструкции органического вещества рассматриваются в «цепях разложения» или «детритных цепях». Детритные цепи начинаются с разложения мертвой органики, которое осуществляется особой группой консументов - сапротитами. Животных, участвующих в разложении мертвых остатков объединяют в группу редуцентов или деструкторов.

Продвижение органического вещества по пищевым сетям и соотношение биомассы на разных трофических уровнях определяется различными взаимодействиями между популяциями видов, составляющих сообщество. В результате таких взаимоотношений виды, входящие в сообщество, способны поддерживать колебания численности вокруг некоторого среднего значения.

Взаимоотношения типа **хищник - жертва** описывают широкий круг прямых взаимосвязей потребителя и ресурса. В наиболее широком понимании в них включают истинных хищников, хищников с пастбищным типом питания, паразитоидов и паразитов (Thompson, 1982)⁷.

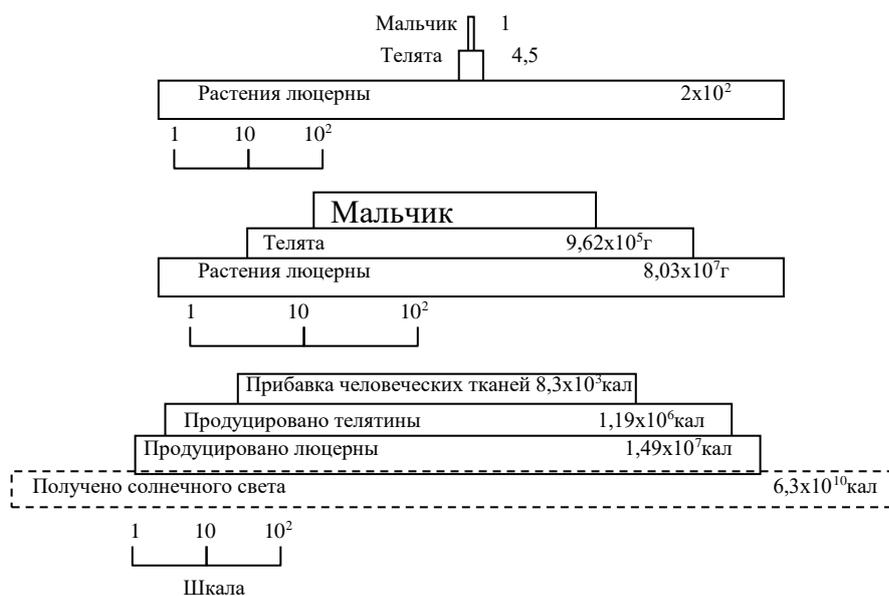


Рис. 12. Примеры трех типов экологических пирамид для простой цепи «люцерна – теленок – мальчик» (по Одум, 1975). Вверху – соотношение чисел, в середине – биомассы, внизу – энергии.

⁷ Выделение различных категорий хищников в этом случае определяется не типом питания (хищниками в собственном смысле слова называют плотоядных животных), а характером воздействия на ресурс (жертву). Хищники с пастбищным типом питания съедают лишь часть своей «жертвы». До определенного уровня такое потребление не наносит «жертве» вреда, однако, после превышения некоторого порога, может ухудшать качество «жертвы» и даже вызвать ее гибель. В течение своей жизни один хищник с пастбищным типом воздействует на много жертв. К хищникам с пастбищным типом питания могут быть отнесены травоядные животные. К ним же иногда относят кровососущих насекомых.

Истинные хищники убивают свои жертвы и воздействуют на популяцию жертвы, прямо снижая ее численность. Один хищник в течение своей жизни убивает много жертв. Это большинство наиболее известных хищных организмов: волки, тигры, ласки и т.д.

Паразиты поедают лишь часть своей жертвы (хозяина), однако, в отличие от пастбищных хищников, воздействуют на одну жертву. Гибель хозяина-жертвы равнозначна гибели паразита, потому среди паразитов находят наиболее яркие примеры авторегуляции плотности (Wynne-Edwards, 1986). Лишь в редких случаях заражение популяции хозяина паразитами может вызвать существенное снижение ее численности. Обычно это бывает при заражении неспецифическими (неадаптированными к хозяину паразитами).

В группу **паразитоидов** включают насекомых, личинки которых, развиваясь, убивают своего хозяина - обычно представителя другого вида насекомых.

В общем виде взаимоотношения потребителя с ресурсом регулируются взаимодействием их популяций, каждая из которых имеет определенную скорость роста и тип динамики. Отчуждение потребителем части ресурса проявляется как снижение качества ресурса. Если скорости роста и динамика популяций «хищника» и «жертвы» сбалансированы, популяция потребителя начинает снижать свою численность до того, как подорвана восстановительная способность ресурса. В результате взаимодействия этого типа часто проявляются как колебательные процессы.

Сбалансированность трофических взаимодействий в сообществе является результатом длительной коэволюции. Именно поэтому *изменение структуры сообщества за счет выпадения из него отдельных видов или, наоборот, интродукции новых видов может запустить процесс, который в итоге приведет к коренным преобразованиям (или гибели) экосистемы.*

7.4. Сложные взаимодействия видов.

Взаимодействие видов может проявляться и более сложным образом. Это, прежде всего, конкурентные отношения.

Конкурентные отношения могут возникать во всех случаях, когда экологические ниши видов перекрываются хотя бы частично, тогда, когда доля ресурса, доступная виду, становится меньше, чем это было бы при отсутствии конкурентов. Реальное жизненное пространство вида в биоценозе может быть значительно меньше, чем его экологическая ниша. Конкурентные отношения между видами наступают тогда, когда используемый двумя или более видами ресурс ограничен. Конкуренция может проявляться в виде прямых негативных отношений между видами - **интерференционная конкуренция** и за счет эксплуатации общего лимитирующего ресурса - **эксплуатационная конкуренция**. Прямая конкуренция может выражаться в разных формах прямых антагонистических отношений - драках, охране территории и предотвращении доступа к ресурсу и т.д. Ресурсом при этом могут являться удобные места для устройства убежищ, охоты и пр. Эксплуатационная конкуренция встречается в тех случаях, когда виды используют один и тот же ресурс. Независимо от формы конкуренции она проявляется как вытеснение одного вида другим. *В тех случаях, когда экологические ниши видов полностью совпадают, происходит вытеснение одного из конкурирующих видов.* Это явление получило название правила конкурентного исключения Гаузе (1934).

Прямая конкуренция встречается относительно редко. Чаще говорят об эксплуатационной конкуренции, однако ее изучение достаточно сложно и доказательства существования конкурентных отношений между видами, чаще всего, недостаточно убедительны (Бигон и др., 1989). Тем не менее, на наш взгляд, конкурентные отношения являются одним из важнейших факторов существования биоценоза. Экологические ниши подавляющего большинства видов в сообществе перекрываются хотя бы частично. Острота конкурентных отношений видов может значительно снижаться в гетерогенной флуктуирующей среде. Гетерогенность среды в экосистеме и ее сезонные и многолетние флуктуации позволяют различным видам получать преимущество в разных местообитаниях или в разное время. С точки зрения воздействия на численность мы хотели бы обратить внимание на то, что исчезновение из сообщества одного из конкурирующих видов может освободить жизненное пространство для конкурента. В том случае, если экологическая ниша конкурента достаточно широка, его численность может существенно повыситься.

Взаимосвязь видов в сообществе может также проявляться в образовании сложных сетей (цепочек) взаимодействующих видов. Потеря одного из звеньев такой цепочки (сети) сказывается на

всем сообществе. Г.Пранс (Prance, 1991) приводит следующий пример. Возобновление бразильского ореха (*Bertholletia excelsa*) - дерева, имеющего высокую коммерческую ценность, возможно только в сообществе Амазонского тропического леса. Цветки дерева могут опыляться лишь несколькими видами пчел рода *Eulamea*. Только они достаточно сильны, чтобы добраться до нектарников, приподняв тычинки. Самцы этих пчел зависят от эпифитных орхидей (заметим, что существование таких орхидей требует самостоятельной цепочки видов). Плод ореха заключен в деревянистую оболочку, внутри которой как дольки в апельсине расположены орешки. Созревшие плоды падают на землю. Среди грызунов только агути (*Dasyprocta*) имеют достаточно сильные зубы для того, чтобы вскрыть оболочку. Затем они утаскивают и прячут орешки, закапывая их в укромных местах. Далеко не все запасы используются потом зверьками. Таким образом, для возобновления одного из видов деревьев (заметим, что это дерево дает наиболее дорогую древесину) требуется наличие определенных видов пчел, эпифитных орхидей и грызунов. Причем существование каждого из видов связано с множеством других растений и животных Амазонского леса.

Изменения численности видов, значимые для состояния биоценоза в целом, могут быть вызваны изменением поведенческих реакций одного из видов. Так, в частности, показано, что поведенческая реакция волков на колебания климата может иметь последствия для экосистемы в целом. Климат Северной Америки, в числе прочего, характеризуется колебанием глубины снежного покрова, которое наблюдается примерно с десятилетней периодичностью (атлантические колебания). В годы, когда снежный покров глубок, волки объединяются в более плотные стаи. Изменяются взаимоотношения зверей и способ охоты. Охота в более плотной стае приводит к тому, что из популяции лося в большей степени изымаются взрослые животные, в частности беременные самки. Это приводит к заметному снижению плотности популяции лося в последующие годы. В свою очередь, популяция лося влияет на прирост бальзамической пихты. Ощипывание этого дерева лосями может существенно влиять на осветление нижнего яруса и процессы, происходящие под пологом леса. В итоге, изменение поведенческой реакции хищника, находящегося на вершине пищевой пирамиды, оказывается существенным звеном в цепи событий, происходящих вслед за колебанием климата (Post et al., 1999).

Исследование взаимосвязей различных видов представляет значительные сложности, и таких исследований пока еще немного. Тем не менее, *появляющиеся в последнее время работы позволяют предполагать, что внутренние связи видов в экосистеме гораздо теснее, чем нам это представлялось ранее.* Одним из примеров таких исследований является работа канадских исследователей Дж. Н. Клирономаса и М.М.Харт, опубликованная в престижном журнале *Нэйчер* (Kironomos, Hart, 2001). Авторы получили данные, которые могут в значительной степени изменить наши представления о круговороте азота.

Азот является одним из элементов, абсолютно необходимых для роста растений. Известно, что в различных группах растений, живущих в условиях нехватки доступного азота в почве, развивается хищничество. Оказывается, что в симбиозе с микоризообразующими грибами *Laccaria bicolor* сосны *Pinus strobus* способны использовать азот, убивая и переваривая почвенных членистоногих - колембол. В эксперименте было показано, что в тканях саженцев сосны образовавших микоризу с *L.bicolor*, содержалось до 25% животного азота (колемболы были мечены изотопом ¹⁵N), в то время как в растениях образовавших микоризу с грибами других видов - не более 5%. Использование животного азота растениями стало возможно благодаря «хищничеству» гриба *L.bicolor*. Эти грибы выделяют вещество, обездвигивающее колембол, и, прорастая в них, разлагают животных, делая животный азот доступным для растений. Саженцы, образовавшие микоризу с *L.bicolor*, росли достоверно быстрее контрольных. В свою очередь, грибы для роста используют углеводороды, синтезируемые растениями.

В заключение необходимо заметить, что *с одной стороны, взаимодействия между видами во всех случаях реализуются через изменение численности входящих в сообщество видов; с другой стороны, сама структура сообщества оказывает влияние на численность входящих в него видов.*

7.5. Гомеостаз на уровне экосистемы. Сукцессии

Являясь самостоятельной биологической системой, экосистема характеризуется стремлением к поддержанию динамического равновесия параметров своей среды - гомеостазу. Обосновывая использование понятия «гомеостаз» в отношении экосистемы, Ю. Одум (1975) подчеркивает, что

ключевым является наличие обратной связи: отклонение системы от некоторого равновесного состояния запускает реакции, возвращающие систему к исходному состоянию. *Гомеостатические реакции экосистемы позволяют поддерживать ее биогеохимический состав и обеспечивать круговороты веществ и энергии. Это опосредовано поддержанием необходимой численности популяций видов, находящихся на разных уровнях трофической пирамиды. При этом взаимодействуют различные компоненты экосистемы, связанные между собой обратными связями.*

В процессе функционирования экосистем происходят смены отдельных видов и сообществ. Такие смены называют сукцессиями. Сукцессии могут быть первичными и вторичными.

Первичные сукцессии начинаются на субстрате, относительно мало измененном деятельностью живых организмов, и продолжаются до тех пор, пока экосистема не приближается к устойчивому сообществу характерному для региона на данном этапе эволюции - климаксу. Сукцессии, протекающие в ходе формирования экосистем на местах, ранее не заселенных живыми организмами, называют экогенетическими. Примерами таких сукцессий может служить зарастание скал, остывших лавовых потоков, песков и др. В ходе первичных сукцессий может происходить и коренное преобразование сообщества. Так, на месте мелких озер в ходе их зарастания формируется лесная экосистема.

Некоторые природные катастрофы (ураганы, наводнения, пожары и т.п.) могут разрушать экосистемы и вызывать **вторичные сукцессии**, которые носят восстановительный, **демутационный** характер. В ходе демутационной сукцессии сообщество стремится вернуться к климаксовому состоянию. Демутационные сукцессии могут возникать и вследствие воздействия человека. Примером демутационной сукцессии может служить естественное возобновление леса на вырубках. На первой стадии зарастания развиваются травянистые растения: вейник, иван-чай и пр. Позднее здесь начинают расти светолюбивые породы (береза, осина, ольха и пр.), формируются заросли светолюбивых кустарников. Постепенно деревья вырастают и образуется светлый лиственный лес. Под пологом леса в условиях затенения создаются условия для прорастания семян ели. Постепенно хвойный молодняк затеняет нижний ярус. Из-под полога уходят травы, замещаясь мхами. Изменения растительности влекут за собой и изменения в животном населении, в том числе и в сообществе мелких млекопитающих. Если на первых стадиях высокой численности достигают зеленоядные и семяядные виды - серые полевки и лесные мыши, то впоследствии численность зеленоядных грызунов резко падает. Из семяядных грызунов остаются виды, способные питаться семенами ели - лесные полевки.

Продолжительность таких сукцессий может охватывать различные периоды. Для леса средней полосы России этот период оценивается в 90 -120 лет (Новиков, 1979). Для тропических лесов Амазонии - около 600 лет (Terborgh, Petren, 1991).

На наш взгляд, рассматривая экосистему как единицу живого вещества, способную к поддержанию гомеостаза, необходимо включать в нее все сукцессионные стадии, способствующие восстановлению климаксового сообщества. Дело в том, что на разных сукцессионных стадиях могут присутствовать разные группы видов. У ряда видов жизненные циклы могут быть связаны с разными сукцессионными стадиями. Таким образом, ни одна отдельно взятая стадия демутационной сукцессии не может рассматриваться как система, способная к поддержанию гомеостаза.

Глава 8. Воздействия человека на экосистемы.

В ходе исторического развития человек всегда влиял на природу, однако до второй половины 19 века это не приводило к глобальному преобразованию экосистем. Преобразование экосистем человеком приняло катастрофический характер во второй половине 20-го века (Дорст, 1968; Одум, 1975; Mannion, 1991). Уже к 90-м годам преобразованные ландшафты занимали более 20% территории суши и их доля стремительно увеличивалась, при этом в некоторых регионах практически не осталось природных экосистем.

Разрушение природных экосистем приводит к отклонению качества среды от того состояния, которое исторически сложилось в данной местности (Mooney, Chapin III, 1994). Полная деградация биоценозов, как правило, влечет за собой аридизацию территорий и развитие почвенной эрозии, приводя к опустыниванию. Значение экосистем как ведущих факторов, создающих саму возможность существования человека, было понятно уже к 60 годам. Это привело к формированию понятия

«средовая война» (environmental warfare) (Michaelis, 1991). Суть этого понятия состоит в том, что с использованием сравнительно небольшого количества энергии можно запустить такие природные изменения, которые сделают территорию непригодной для жизни человека на длительный период. При этом для возврата системы к исходному состоянию потребуются значительно большие энергетические затраты. Эти затраты могут оказаться настолько велики, что возврат качества среды к исходному состоянию будет невозможен в течение жизни текущего и следующих поколений. Наиболее важной составляющей такой войны является разрушение природных экосистем.

По-видимому, первым примером использования стратегии разрушения экосистем на территории противника с тем, чтобы подорвать основу его существования, являются действия римлян во время Пунических войн. В 146 г. до нашей эры по решению Римского сената с полей Карфагена снимали почву, а землю посыпали солью. Таким образом, земледелие - основа благополучия Карфагена - было подорвано. В конце 60-х начале 70-х гг. 20-го века воздействие на противника через разрушение экосистем на его территории в современном варианте впервые было применено на практике во время войны во Вьетнаме (к счастью, этот «эксперимент» до сих пор остается уникальным). Целенаправленное воздействие на территорию с целью разрушения экосистем получило название «экоцид» (Вейсберг, 1972).

Экоцид включал различные варианты обработки территории: распыление дефолиантов (такие же дефолианты используются в сельском хозяйстве), сжигание высушенных массивов леса напалмом, раскорчевка и сжигание лесов на раскорчеванных участках (эта тактика получила название «римский плуг» по аналогии с действием римлян во время войны с Карфагеном) и искусственное вызывание осадков для смывания зольного остатка (Westing, 1976). В качестве химических агентов были использованы высокотоксичные препараты, содержащие феноксibuтил и диоксины. Всего за время экоцида было обработано 2,5 млн. га земель, из которых 2,2 составляли тропические леса. В результате обработок произошло выщелачивание почвы и превращение рыхлого верхнего слоя почвы в твердую корку, препятствующую прорастанию лесной растительности (Westing, 1976, Lang, 1974). В условиях высокой инсоляции в тропиках лес является основной водосберегающей и водораспределяющей экосистемой. На местах, где он был уничтожен, образовались пустоши, которые половину года (во влажный сезон) оказываются залиты водой, а в другую половину года полностью высыхают. Фактически территория была возвращена к состоянию, когда восстановление жизни на ней начиналось с первичной сукцессии. В настоящее время на участках подвергшихся экоциду, сформировались злаковые сообщества, сильно отличающиеся по фауне и микроклиматическим характеристикам от сообществ тропического леса. При этом токсиканты, как фактор изменения экосистем, действовали лишь в короткий период после войны. Дальнейшее отклонение от исходного состояния определяется возникновением качественно новых экосистем (Покаржевский, Есенин, 1996). Нарушения, в ходе экологической войны, привели к почти полному прекращению сельскохозяйственной деятельности на местах экоцида (Соколов, Шилова, 1996).

Мы начали рассмотрение воздействий человека именно с этого примера, так как он наиболее ясно показывает, какие последствия может иметь полное разрушение экосистем. К сожалению, и обычная хозяйственная деятельность человека часто приводит к такому же эффекту.

Наиболее мощным воздействиям со стороны человека подвергаются сельскохозяйственные земли. Здесь возникают искусственные экосистемы. Эти экосистемы неустойчивы и для своего существования требуют внесения дополнительных веществ и энергии. В сельскохозяйственных экосистемах не обеспечивается естественный процесс возобновления плодородия почв. Это требует внесения удобрений. При недостаточном обеспечении необходимых поступлений почва в этих экосистемах истощается. В ряде случаев нарушение почвенного покрова может привести к развитию эрозионных процессов и т.д. Помимо этого, сельскохозяйственные земли отчуждают часть территории, ранее занимаемой природными сообществами. Это приводит к преобразованию ландшафта, и при достаточно больших площадях к изменению климата местности в целом (Mannion, 1991). Выше мы говорили о том, что природные экосистемы уменьшают амплитуду колебания факторов среды. Отклонение природных экосистем от исходного состояния увеличивает амплитуду этих колебаний. Таким образом, *при достаточно большой доле измененных площадей количество экстремальных климатических проявлений на территории будет неизбежно возрастать.*

Воздействия человека могут выражаться в эксплуатации экосистемы в целом или популяций нескольких (одного из) видов. При эксплуатации популяций видов, входящих в экосистему, стратегически важно избежать «переэксплуатации», в результате которой виды надолго перестают

существовать как ресурс или вообще исчезают с территории. Кроме того, эксплуатируя какой-либо ресурс, человек выступает как конкурент других видов, поэтому чаще всего он вынужден контролировать состояние не только самого ресурса, но и связанных с ним видов. Не менее существенными могут оказаться воздействия, не связанные прямо с эксплуатацией экосистемы. Во второй половине 20-го века существенное влияние на биосферу стало оказывать техногенное загрязнение среды. В процессе производства образуются вещества, токсичные для живых организмов. Это может приводить к разрушению природных сообществ. В частности, окислы серы, выбрасываемые при сжигании углеводородного топлива, могут образовывать кислоту и выпадать в виде кислотных дождей. В числе прочего такие осадки вызывают деградацию хвойных лесов (Mannion, 1991). К разрушению природных экосистем могут приводить и другие вещества и элементы, выбрасываемые промышленностью: радионуклиды, тяжелые металлы и пр. Необходимо обратить внимание и на то, что работающее предприятие воздействует на природные экосистемы уже потому, что, занимая некоторую территорию, отчуждает ее от экосистемы. Кроме того, оно потребляет воду и энергию. Поэтому выражение *«экологически чистое производство» полностью лишено смысла*. В результате техногенных воздействий экосистема может постоянно отбрасываться на более ранние стадии сукцессии или быть полностью уничтожена. В последнем случае образуются техногенные пустоши.

Нарушения в экосистемах могут вызываться самыми разными причинами: интродукцией новых видов, избыточной численностью охотничьих и избыточной плотностью охраняемых видов, присутствием человека, являющегося беспокоящим фактором, изменениями в структуре почвы, вследствие посещения природных комплексов человеком (рекреации), и т.п. Усиление воздействия человека приводит к сокращению биологического разнообразия на биоценотическом, видовом и популяционном уровнях. Такое упрощение природных сообществ может иметь серьезные последствия. Рассмотрим в качестве примера некоторые недавние публикации.

Американские ученые показали, что уменьшение разнообразия луговой растительности существенно снижает поглощение углекислого газа. В эксперименте количество усвоенного углекислого газа в 16 видовом сообществе (рассчитанное по приросту биомассы) почти в 6 раз превышало таковое в одновидовом сообществе (Reich et al., 2001). Углекислый газ, в свою очередь, является одним из наиболее значимых составляющих в газовой смеси, обеспечивающей «парниковый эффект». Поглощение углекислого газа зелеными растениями в процессе фотосинтеза - один из основных способов снижения его концентрации в атмосфере. Снижение поглощающей способности растительных сообществ (мы сейчас живем в мире, где зависим от «управляемых экосистем с пониженным разнообразием», Vitousek, 1994) приводит к значительному увеличению концентрации углекислого газа в приземных слоях атмосферы. Некоторые исследователи связывают с этим усиление нагрева поверхности океана, что выражается в учащении событий, подобных урагану Эль Ниньо (Graham, 1995; Guilderson, Schrag, 1998). Помимо прямых негативных последствий для человека, такие явления могут опосредованно повлиять на численность ряда видов. В частности показано, что они могут привести к резкому снижению численности амфибий. Это связано с тем, что изменение циркуляции воздушных масс приводит к снижению числа осадков в ряде областей региона. При этом, личинки американской жабы (*Bufo boreas*), обитая в более мелких водоемах, подвергаются более мощному воздействию ультрафиолета. Это приводит к снижению их сопротивляемости и резкому увеличению гибели в результате заражения грибом *Saprolegnia ferax*. Аналогичная ситуация может наблюдаться и у других амфибий (Kiesecker et al., 2001). Как известно, амфибии являются одними из важных регуляторов численности беспозвоночных животных. Так что цепочка может быть продолжена.

Существенные изменения численности животных, а соответственно и экосистем в целом, могут быть вызваны незначительными, на наш взгляд, воздействиями. Так, например, усиление рекреационной нагрузки на юге Подмосковья привело к увеличению размаха колебаний численности лесных видов, в том числе и такого эпизоотически значимого вида, как рыжая полевка, а также внедрению в сообщество нехарактерных для него видов и, в частности, серой крысы (Жигарев, 1993).

Мы не можем (и не ставим задачи) рассмотреть здесь все варианты воздействия человека на среду своего обитания. Этому вопросу посвящена обширная литература. Для нас важны два аспекта.

Во-первых, любое существенное отклонение среды от исходного состояния требует действий человека по управлению измененным сообществом. Если такие действия не предпринимаются, результат становится равен последствиям экологической войны. В измененном

сообществе динамика определяется не только природными факторами, но и деятельностью человека (в наиболее измененных экосистемах: сельскохозяйственные угодья, городские территории, - практически целиком деятельностью человека). Перспективы развития человечества существуют лишь при условии такого управления природой, при котором сложные экосистемы сохраняют свою работоспособность (Jorgensen et al., 1992).

Во-вторых, поскольку *общим правилом изменения экосистем при воздействии человека является дестабилизация условий существования составляющих их видов*, на измененных участках получают преимущество мелкие млекопитающие, относящиеся к видам, входящим в первую и вторую группы по функциональной организации. Напомним, что эти виды способны к быстрому восстановлению численности за счет вторичного заселения измененных территорий. При этом виды **1a** будут смещать функциональную структуру в сторону увеличения доли восстанавливающих субъединиц и, следовательно, в сторону увеличения подвижности населения. Это явление описано, в частности, для рыжей полевки, подвижность которой возрастает на участках, подвергшихся техногенным воздействиям (Лукьянова, Лукьянов, 1998).

Таким образом, знание о том, в каком состоянии находятся экосистемы местности и как их динамика определяется деятельностью человека, является неременной основой для планирования мероприятий по профилактическому снижению численности проблемных видов.

Глава 9. Общая экология. Резюме

Итак, экология является самостоятельным разделом биологии, изучающим взаимодействия на численность и распространение животных. Понятие «численность» является для экологии центральным. Достижение определенного уровня численности возможно за счет взаимодействия особей с живой и неживой природой. И особенности взаимодействий, и численность, которую способны поддерживать виды, определяются процессами, протекающими на разных уровнях организации живой материи: организменном, популяционном и экосистемном.

На индивидуальном уровне организмы способны адаптироваться в пределах некоторого градиента среды (физико-химические условия и биотическое окружение). В ходе взаимодействий со своим абиотическим и биотическим окружением организм сохраняет свою обособленность и целостность, поддерживая динамическое равновесие своей внутренней среды - гомеостаз. В то же время для поддержания гомеостаза организм требует поступления необходимых количеств веществ и энергии, так как является открытой системой. *Особь может сохранять жизнеспособность до тех пор, пока баланс между поступлением веществ и энергии в организм и их расходом на поддержание гомеостаза внутренней среды положителен.* В ходе эволюции вид приспосабливается к существованию в определенном градиенте среды, и отклонение качества среды за рамки этого градиента приводит к гибели особей. *Индивидуальный уровень адаптации, достигнутый в ходе эволюции, определяет экологическую валентность вида и его место в биогеоценозе.*

Взаимодействия видов в биогеоценозе реализуется через взаимодействия популяций. *Популяция является той элементарной группировкой, которая способна обеспечить устойчивое взаимодействие вида со средой.* В ходе таких взаимодействий определенное количество особей одного вида может являться ресурсом для другого (других) вида (видов) или фактором, ограничивающим его (их) численность.

В тех случаях, когда виды взаимодействуют как ресурс-потребитель, ресурсная база может быть подорвана при избыточной численности вида-потребителя. При этом речь не идет о полном истреблении вида-ресурса. Достаточно, если его численность понизится до уровня, когда на поиск и добычу пищевого объекта будет затрачено больше энергии, чем получено в результате питания. Такой уровень численности вида - ресурса, при котором эксплуатация его видом-потребителем становится энергетически невыгодной, можно рассматривать как критический. Очевидно, что оценить баланс между расходом и поступлением веществ и энергии можно лишь с учетом взаимодействий видов на некотором определенном пространстве. Для потребителя значимо не наличие вида-ресурса вообще, а наличие его на том участке, где обитает потребитель. Таким образом, речь может идти не о численности вообще, а о численности на определенном пространстве. Население на этом пространстве устойчиво, если оно связано взаимодействиями, которые позволяют поддерживать определенную локальную плотность и перераспределение особей на заселенной территории. Популяция в определенном биоценозе может устойчиво существовать, если

ее численность не превысит критический уровень⁸ и не упадет ниже минимального порогового значения. Таким образом, существование популяции возможно лишь в том случае, если ее численность колеблется в некотором интервале. Поддержание численности популяции в определенном интервале условий является аналогом поддержания гомеостаза внутренней среды организмом. *Поддержание популяционной численности в определенном интервале обеспечивается рядом реакций, специфичных для популяционного уровня организации.*

Являясь более высокоорганизованной (по сравнению с организмом) открытой системой, популяция обладает механизмами, позволяющими возвращать численность к некоторому (оптимальному) уровню. При этом гомеостатические реакции могут осуществляться как в отношении поддержания локальной плотности во внутривидовых группировках, так и в отношении поддержания численности популяции в целом, за счет взаимодействия между отдельными внутривидовыми группировками.

Поддержание определенной локальной плотности обеспечивается за счет авторегуляторных реакций по принципу обратной связи между плотностью и темпами размножения. Восприятие плотности опосредовано пространственно-экологической структурой группировок, а регуляция рождаемости осуществляется по гипотезе адrenaльного механизма (стресс по Селье).

*В гетерогенной среде, когда возникает риск гибели внутривидовых субъединиц, восстановление локальной плотности осуществляется за счет повторного заселения. Группировки, контролируемые своей локальной плотностью, способны обеспечить устойчивое существование лишь на занимаемом ими пространстве - **контролирующий тип функционирования**. Восстановление локальных группировок при их гибели становится возможным лишь в том случае, если в соседних группировках осуществляется избыточное размножение, в результате которого возникает "запас" неоседлых особей - **восстанавливающий тип функционирования**. Существуют виды, имеющие внутривидовые группировки лишь одного типа. Если это группировки контролирующего типа, виды способны достигать в природной среде высокой и устойчивой численности, однако чувствительны к локальным воздействиям. Если это группировки восстанавливающего типа, виды не достигают стабильно высокой численности, но даже при очень низкой численности они нечувствительны к локальным воздействиям. Ряд видов способен изменять тип функционирования во времени (в ходе популяционного цикла). Изменение типа функционирования во времени приводит к общепопуляционным колебаниям численности и периодическому изменению доли неоседлых особей в населении. Некоторые виды способны изменять тип функционирования группировок в пространстве (в ответ на воздействия, приводящие к гибели населения). Такие виды изменяют функциональную структуру популяции (соотношение группировок с разным типом функционирования) пропорционально риску проявления воздействий, вызывающих гибель популяционных субъединиц.*

Взаимодействующие популяции разных видов образуют сообщество - биоценоз. Биоценоз взаимодействует с неживой природой, которая является для него субстратом. Как и другие биологические объекты, биоценоз характеризуется определенной «внутренней» средой, поддержание которой определяется его структурой и функционированием.

Основу живого вещества составляют углерод, азот, водород, кислород. Из них лишь кислород усваивается в своей элементарной форме. Большинство элементов, необходимых для существования организмов, циркулируют в биоценозах в составе сложных соединений. *Часть соединений, циркулирующих в биоценозе, синтезируется лишь определенными видами или группами видов. Циркуляция веществ осуществляется за счет пищевых взаимодействий видов, которые образуют пищевые цепи (сети).* В основе цепи находятся продуценты - растения и бактерии, синтезирующие основные органические соединения из неорганических - первичная аккумуляция органического вещества и энергии. При прохождении по пищевым цепям часть энергии теряется и виды, потребляющие ресурсы, консументы, имеют меньшую биомассу. В результате образуются пирамиды, основу которых составляют продуценты, а на вершине находятся консументы второго (и выше) порядка.

⁸ Следует обратить внимание на то, что допустимый уровень численности популяции ограничен не только ее прямой зависимостью от пищевого ресурса. Одни и те же виды могут являться ресурсами для популяций разных видов, входящих в сообщество. Таким образом, в реальной ситуации речь идет не об эксплуатации ресурса вообще, а об эксплуатации доступной доли ресурса.

*Поддержание структуры биоценоза возможно лишь при определенной численности и достаточном **разнообразии** входящих в него видов (**биологическом разнообразии**). При накоплении достаточного количества органического и неорганического вещества биоценоз способен поддерживать свою структуру и целостность длительное время - достигать климаксного состояния. Как и любая биологическая система, биоценоз способен возвращаться к "оптимальным" параметрам при отклонениях, вызванных внешними воздействиями - поддерживать гомеостаз "внутренней" среды. При отклонениях от климаксного состояния, начинается последовательная смена видового состава и количественных соотношений видов, которая в результате возвращает сообщество к исходному состоянию - демутационная (вторичная) сукцессия. На разных стадиях демутационных сукцессий сообщество состоит из разных видов, поэтому, рассматривая биоценоз как самостоятельную живую систему, способную к поддержанию своей целостности, необходимо рассматривать пространство, на котором он представлен всем набором видов, обеспечивающих его восстановление в ходе сукцессионного процесса. При этом возможно пороговое воздействие, приводящее к полному разрушению биоценоза. В этом случае восстановление начинается с первичной сукцессии и не приводит к восстановлению исходного сообщества.*

Биоценоз зависит от физико-химических свойств среды, и сам изменяет их. В результате возникает система, связанная определенными взаимодействиями, - экосистема. Активной частью экосистемы является живое вещество. Как и другие биологические системы, экосистема имеет внутреннюю среду, отличающуюся от окружающей среды. Это касается и локальных климатических характеристик и химического состава. Живое вещество экосистемы приводит к уменьшению амплитуды колебаний физико-химических параметров среды. Экосистемы, сложившиеся в определенной местности, формируют локальные климатические, химические, биологические и др. свойства среды. Общим свойством среды внутри экосистемы является значительно меньшее колебание физико-химических параметров по сравнению с безжизненным пространством.

Совокупность экосистем Земли образует биосферу. Современная биосфера является результатом длительной коэволюции живого вещества и неорганической составляющей среды обитания. В результате функционирования биосферы возникло то физико-химическое качество среды обитания, в которой сформировался Человек как биологический вид.

В настоящее время техническое развитие человечества достигло такого уровня, когда оно стало существенным фактором глобального воздействия на экосистемы. Воздействия человека отклоняют экосистемы от того состояния, при котором они были способны поддерживать среду его обитания. Происходит дестабилизация физико-химических и биологических параметров среды. Вместе с тем, достигнутые человечеством численность и уровень жизни поддерживаются существующими технологическими процессами. Поэтому, воздействие человека на экосистемы Земли неизбежно. Дальнейший прогресс человечества возможен лишь в том случае, если отклонение качества среды, вызванное деградацией природных экосистем, будет компенсировано.

Поддержание благоприятной для людей среды обитания возможно за счет различных технологических процессов и поддержания деятельности экосистем, находящихся в разной степени нарушенности или полностью искусственных. Чем меньшая часть поддерживается за счет функционирования экосистем, тем большая роль будет отводиться технологическим процессам. Обеспечивая поддержание определенного качества среды, экосистемы используют солнечную энергию. Для поддержания качества среды за счет технологий необходимо вложение такого же количества энергии. Современные технологии несопоставимо менее эффективны, чем природные процессы. Работа устройств по поддержанию качества среды требует выработки энергии, ее транспортировки, а также производства специфических веществ и приспособлений. Таким образом, само производство технических устройств, поддерживающих необходимое качество среды, вызывает ее ухудшение. Достаточно напомнить, что человечество до сих пор не имеет эффективных источников энергии, которые не оказывали бы негативного влияния на природную среду. Лишь часть нарушений может быть компенсирована за счет применения специфических технологий. Следует помнить, что *основные процессы, обеспечивающие саму возможность существования человека, происходят в экосистемах, и ни сейчас, ни в обозримом будущем не могут быть компенсированы техническими системами.*

При сильном отклонении экосистем от нормы (особенно искусственных экосистем) требуются усилия по управлению численностью составляющих их видов. В противном случае качество среды обитания человека будет ухудшаться, а сами системы окажутся нежизнеспособны.

Часть 2. Возможные способы экологически обоснованного управления популяциями проблемных видов мелких млекопитающих

Встал поутру, умылся, привел себя в порядок - и сразу же приведи в порядок свою планету.

*Антуан де Сент-Экзюпери.
Маленький принц.*

Глава 10. Основные положения

10.1. Экология и медицина. Точки соприкосновения

Развитие науки идет по пути специализации. Каждая отрасль знаний обладает собственной методологией и специальными методиками. Каждая отрасль знаний имеет свой предмет. Объемы знаний, накопленные в каждой из отраслей науки, велики. Для того, чтобы получить заключение, которое имело бы прогностическую ценность, требуется работа специалистов именно в той области, по которой предполагается получить это заключение. *Открытия, сделанные на стыке наук, сделаны специалистами, представляющими разные науки, а не дилетантами, которые занялись несвойственным им делом.* Плодотворное взаимодействие на стыке исследований, проводимых в различных областях, возможно тогда, когда каждая из сторон отчетливо представляет, какой круг вопросов она может решить сама и какие исследования должны быть проведены другими специалистами.

Медицина - область науки и практическая деятельность, направленные на сохранение здоровья людей, предупреждение и лечение болезней (СЭС, 1987). Основной задачей медицины является охрана здоровья каждого конкретного человека. Соответственно, предметом исследования медиков различных направлений является организм человека. Предметом исследования экологов являются взаимодействия, которые определяют численность и распространение биологических видов: эколог работает на надорганизменном уровне. Эти **различные по своей природе дисциплины** соприкасаются в той части, где речь заходит о здоровье человека. Являясь биологическим видом, человек зависит от качества среды обитания. Так же, как и для других видов, для него значимы физико-химические и биотические параметры среды. Выше мы уже говорили о том, что качество среды обитания во многом определяется функционированием природных экосистем. Однако экосистемы различаются в разных климатических поясах и разных географических точках. Какие из них благоприятны для человека?

Привычные. Человечество прошло длительный эволюционный путь. Отдельные популяции формировались в условиях среды, свойственной конкретным местностям. Лишь в 20-м столетии люди стали свободно перемещаться по планете. Так же, как и у других биологических видов, адаптации популяций человека к конкретным условиям затрагивают морфологию и физиологию. Эти адаптации имеют генетическую основу, и многие морфофизиологические характеристики индивида не могут быть изменены в течение его жизни. Общие направления адаптации в популяциях человека зависят не от расовой или этнической принадлежности, а лишь от общих характеристик среды. Это позволяет говорить об **адаптационном типе**, представляющем собой «... норму биологической реакции на комплекс условий окружающей среды и находящихся внешне выражение в морфофункциональных особенностях популяций» (Алексеева, 1986, с. 50). При перемещении человека в среду с иными характеристиками происходит его акклиматизация за счет индивидуальных физиологических реакций организма, однако возможности ее не безграничны. *Так же, как и для других биологических видов, благоприятной для человека является та среда, к которой адаптирована конкретная популяция.*

В первой части мы показали, что локальные условия среды создаются за счет деятельности экосистем, свойственных конкретной местности. Глобальное воздействие человека на экосистемы стало катастрофически нарастать лишь в 20-м столетии (Дорст, 1968, Mannion, 1991). Еще в первой половине прошлого века качество среды в регионах в основном определялось спецификой природных экосистем и поддерживалось за счет их функционирования. Бурное техническое развитие и рост численности человечества повлекли за собой резкое сокращение площадей, занимаемых

естественными сообществами. Соответственно сократилась и результативность их функционирования, что вызвало отклонения качества среды от привычного (благоприятного для локального населения) состояния. Поэтому для поддержания приемлемой среды обитания человек вынужден компенсировать эти отклонения.

В зависимости от эффективности средообразующей деятельности сохранившихся локальных экосистем такой компенсацией может быть создание искусственных экосистем и специальных технических систем. К таким техническим системам в настоящее время можно отнести различные варианты устройств, позволяющих сократить поступление в среду ксенобиотных веществ. Вместе с тем, технические системы далеко не всегда способны поддерживать необходимые условия среды. Прежде всего, сложные органические вещества, необходимые для нашего питания, не производятся техническими системами. Продукция кислорода и утилизация углекислого газа в тех масштабах, которые осуществляются биоценозами, за счет технических систем на сегодня невозможны. Кроме того, эффективность средообразующей деятельности природных сообществ несравнимо выше эффективности известных нам технических устройств. Поэтому роль биологических фильтров, источников сырья и продуктов питания выполняют искусственные и измененные природные экосистемы. Такие экосистемы способны поддерживать газовый состав атмосферы, осаждают пылевые частицы и, в той или иной мере, связывать и выводить из круговорота экотоксиканты. Напомним, что *те концентрации веществ, которые являются благоприятной средой для существования человека как биологического вида возникли в результате деятельности живых организмов, поставляющих в биосферу нужные и выводящих из нее ненужные вещества, концентрируя их в себе, а затем захоранивая как отложения*⁹ (Вернадский, 1965). Таким образом, для поддержания приемлемых условий существования человека, на современном уровне развития функционирование неизменных, измененных и искусственных экосистем является необходимым.

Природные экосистемы не требуют (и часто не переносят) вмешательства человека. Чем больше они отклоняются от исходного состояния, тем более вероятным становится нарушение естественных взаимосвязей, определяющих численность входящих в них видов, и тем более необходимым становится управление этими системами. В ряде случаев экосистемы, играющие роль регуляторов условий среды, могут создаваться искусственно. Такие сообщества, вообще, не могут существовать без управляющей деятельности человека. К средообразующим экосистемам, требующим управления в большем или меньшем объеме, можно отнести газоны, цветники или иные насаждения, городские сады и парки, лесопарки и пригородные леса. К сожалению, большинство таких экосистем появляется не в результате целенаправленного формирования, а вследствие стихийных процессов. Их функционирование не оценивается всесторонне. В результате, совершенно необходимые для обеспечения приемлемого качества среды участки при неправильном управлении могут представлять опасность с точки зрения заражения людей возбудителями инфекций, циркулирующих при участии различных животных. Таковы, например, лесопарковые массивы в городах с развитым производством. С одной стороны, они являются необходимым элементом поддержания приемлемого качества атмосферы города, а с другой - благоприятными местообитаниями рыжих полевок - основного источника заражения людей вирусом ГЛПС в Европейской части России.

Отдельного внимания заслуживают агроценозы - искусственные экосистемы, в которых производятся продукты питания. Многие токсичные вещества, мигрируя по пищевым цепям, могут накапливаться в продуктах питания, превышая допустимые концентрации. Часть этих веществ является побочными продуктами техногенной активности, циркулирующими в биосфере. Однако большая часть таких веществ появляется вследствие непродуманного управления агроценозами с целью повышения урожайности. Это удобрения и препараты для защиты урожая от вредителей. Если пестициды являются очевидными токсикантами, то удобрения заслуживают отдельного внимания. Плодородие почв в норме создается за счет деятельности почвенных экосистем. При их разрушении почвы не способны восстанавливать плодородие. Для повышения урожайности в них вносятся минеральные и органические вещества. Внесенные в избыточном количестве эти вещества попадают в продукты питания и могут вызывать различные патологии. Многие из них обладают кумулятивным эффектом. Их патологическое действие проявляется не сразу, а лишь при накоплении определенного количества вещества в организме. Помимо прямого вреда, внесение в среду избыточного количества удобрений может наносить здоровью человека вред, опосредованный разрушением экосистем.

⁹ Именно так, по мнению В.И.Вернадского, возникло большинство месторождений полезных ископаемых.

До настоящего времени интенсификация сельского хозяйства происходила за счет его химизации. Если еще недавно сельскохозяйственные земли занимали относительно небольшую площадь, а природные экосистемы были значительно менее нарушены и могли справляться с поступающими в среду чужеродными веществами, то сейчас проблема загрязнения продуктов питания становится все более значимой.

В экосистемах, отклоняющихся от природного состояния (искусственных и управляемых экосистемах), ряд видов может находить более благоприятные условия и достигать более высокой, чем в природе, численности. Кроме того, существование вида в условиях измененной среды может повлечь изменение его популяционных характеристик и, в частности, увеличения доли особей не связанных с определенной территорией - неоседлых особей. Такое изменение численности и структуры популяций носителей и переносчиков может приводить к активизации опасных заболеваний человека, распространяемых различными видами, и возникновению эпидемических проявлений. Соответственно, управление экосистемами должно проводиться таким образом, чтобы исключить это явление. Последнее может достигаться за счет управления популяциями видов, участвующих в распространении инфекций.

Суммируя сказанное, мы приходим к выводу, что экология теснейшим образом соприкасается с такими отраслями медицины, как гигиена и эпидемиология. При этом медицина способна определить, какие параметры среды (гигиена - абиотические, эпидемиология - биотические) являются приемлемыми для существования человека. Лишь часть задач, поставленных гигиенистами, может быть решена за счет технической деятельности. Большинство параметров среды обитания человека поддерживается за счет функционирования локальных экосистем и биосферы в целом. Развитие человечества неизбежно приводит к изменению части природных и появлению искусственных экосистем, которые требуют управления. Управление искусственными и измененными экосистемами должно производиться таким образом, чтобы, с одной стороны, обеспечивать поддержание их средообразующей деятельности, а с другой - не создавать осложнения эпизоотической ситуации. Такое управление экосистемами может быть разработано только специалистами-экологами. Сказанное можно отобразить на схеме (рис. 13.).

В настоящей публикации мы сосредоточиваем внимание на управлении популяциями эпизоотически значимых видов мелких млекопитающих. С учетом сказанного выше можно сформулировать основные требования, выполнение которых необходимо с точки зрения медицинского подхода к проблеме:

1) *Контроль проблемных видов не должен приводить к ухудшению гигиенических характеристик среды* (их ухудшение может происходить как вследствие прямого внесения токсикантов в среду, так и за счет нарушения функционирования экосистем в ходе контроля).

2) *В результате управления популяциями проблемных видов вероятность*

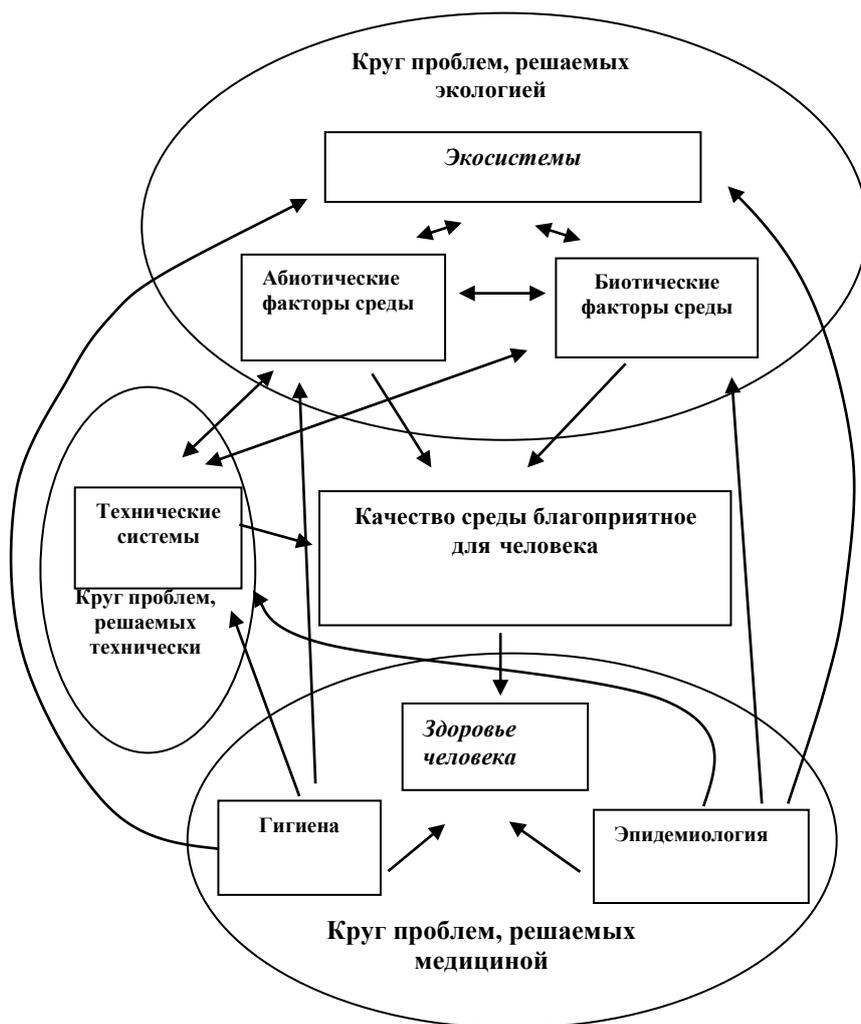


Рис. 13. Схема информационных взаимосвязей экологии и медицины

заражения людей заболеваниями, в распространении которых участвуют эти виды, должна снижаться (изменение подвижности и межвидовых контактов может привести к увеличению вероятности контакта человека с возбудителем даже при снижении общей численности).

Выполнение этих требований возможно лишь на основе хорошего знания особенностей функционирования конкретных экосистем и экологии проблемных видов.

10.2. Управление популяциями. Общие положения

Управление популяциями видов, распространяющих инфекции, с целью профилактики заболевания людей предполагает поддержание их в состоянии, которое препятствует развитию эпизоотии и контактам населения с возбудителем. Как известно, эпидемические проявления ряда инфекций обычно наблюдаются при повышении численности мелких млекопитающих - резервуаров многих опасных инфекций. Казалось очевидным, что понижение их численности всегда будет производить профилактический эффект. Прямое воздействие на численность проблемных видов (контроль численности) может рассматриваться как один из элементов управления природными системами.

Численность популяции животных, в общем виде, определяется соотношением рождаемости (r) и смертности (m) (формула 5):

$$\Delta N = r/m \quad (5)$$

Исходным при обосновании контроля численности является представление о том, что повышение уровня смертности будет вызывать устойчивое снижение численности. Такое повышение уровня смертности популяции может быть достигнуто за счет механического или химического воздействия на особей, составляющих популяцию. Эффективность воздействий обеспечена лишь в том случае, если сопротивляемость организмов преодолевается на индивидуальном уровне.

Первоначально казалось, что преодоления индивидуальной сопротивляемости будет достаточно для получения необходимого эффекта. Основное внимание было уделено подбору достаточно эффективных препаратов и способов подачи, обеспечивающих контакт особей с активно действующим веществом. Однако для снижения численности необходимо преодолеть еще и сопротивление на популяционном уровне.

Вместе с тем, особенности популяционных реакций таковы, что в ходе восстановления подвижность у ряда видов возрастает. Это может, в частности, повышать вероятность проникновения зараженных особей в места наиболее тесного контакта с человеком. Таким образом, *при планировании профилактических мероприятий необходимо обращать внимание не только на изменение численности, но и на изменения структуры популяции в результате воздействия, направленного на подавление численности.*

Изменение уровня смертности и уровня рождаемости можно отнести к прямому воздействию на численность популяции. Общим для прямых воздействий является необходимость преодолеть:

- индивидуальные защитные реакции особей,
- популяционные реакции, связанные с отбором более настороженных и более резистентных особей,
- популяционные реакции, связанные с повышением плодовитости в ответ на снижение численности,
- популяционные реакции, связанные с повторным заселением освобожденной территории.

Для обеспечения профилактического эффекта в эпизоотически опасных ситуациях при прямых воздействиях необходимо учесть:

- возможное усиление подвижности популяции вида, подвергшегося воздействию,
- возможное изменение межвидовых контактов на обработанных территориях,

- *возможность проникновения видов - носителей инфекций на освобожденную территорию.*

Вместе с тем, большинства перечисленных выше проблем можно было бы избежать при правильном формировании среды обитания там, где может осуществляться непосредственный контакт человека с носителями и переносчиками инфекций. Как было показано в первой части, численность вида, прежде всего, определяется объемом доступного ему жизненного пространства. Это пространство может быть большим или меньшим в зависимости от наличия и доступности ограничивающих распространение зверьков ресурсов, или, иначе говоря, от структуры экосистем. Большинство экосистем в ближайшем окружении человека, так или иначе, требуют управления. Многие экосистемы являются искусственными. Создавая их, человек может сделать условия более или менее благоприятными для мелких млекопитающих. Проанализировав различные аспекты популяционной устойчивости крыс, Д.Дэвис, один из наиболее авторитетных специалистов в области дератизации, пришел к выводу о том, что снижение их численности возможно лишь при изменении емкости среды их обитания (Davis, 1972). В.А.Лапшов и В.В.Кучерук (1994) в обзорной статье, посвященной синантропизму грызунов, отмечают: «Деятельность специальных санитарно-эпидемиологических служб, даже при их превосходной подготовке и полном обеспечении и оснащении, не может компенсировать отрицательные последствия слабо регулируемого, но постоянного и массового воздействия людей на искусственную среду населенных пунктов» (с. 10). Авторы видят выход в "функциональном объединении служб, ответственных за экологическое и эпидемиологические благополучие населенных пунктов". Это позволило бы влиять на средообразующую деятельность таким образом, чтобы искоренить местообитания, благоприятные для размножения грызунов.

До недавнего времени эти высказывания могли рассматриваться лишь как благие пожелания. Однако в 1998 г. на международной конференции по экологически обоснованному менеджменту грызунов был представлен доклад Б.А.Колвина и У.Б.Джексона (Colvin, Jackson, 1999) где на примере г. Бостона показана успешность именно такого подхода.

Таким образом, профилактика заболеваемости инфекциями, в распространении которых участвуют грызуны, может осуществляться как при прямом подавлении численности популяции, так и опосредованно, при формировании искусственных и управляемых экосистем. Ниже мы рассматриваем основные проблемы и последствия, возникающие при использовании этих подходов.

Глава 11. Снижение численности популяции за счет повышения уровня смертности. Сопротивление на индивидуальном уровне

Снижения численности популяции можно достигнуть при постоянной элиминации достаточно большого количества особей. Такая элиминация может быть достигнута в ходе физического (механического) истребления и в результате воздействия на популяцию токсическими препаратами. Кроме этого возможно еще использование бактериологических препаратов, которые способны вызывать развитие эпидемии и массовую гибель мелких млекопитающих¹⁰.

Являясь системой, способной к поддержанию своей жизнестойкости, популяция реагирует и на попытки понижения ее численности (механизмы, обеспечивающие такие реакции, подробно рассмотрены в первой части). Это могут быть реакции специфические в отношении применяемых методов и препаратов и неспецифические популяционные реакции. Специфическими реакциями являются реакции, повышающие индивидуальную сопротивляемость особей. Такими специфическими реакциями в случае применения механических средств борьбы могут являться повышенная настороженность особей к потенциально опасным предметам – «неофобия», при химических - понижение чувствительности к токсическим препаратам – «резистентность», отказ от поедания отравленной приманки – «аверсия» и избегание контакта со средствами отравления в результате неофобии; при бактериологических - выработка иммунитета к возбудителю.

Все эти реакции могут существенно понизить эффективность контроля численности за счет увеличения популяционной смертности.

¹⁰ Все три перечисленных метода, их достоинства и недостатки подробно рассмотрены в книге С.А.Шиловой (1983).

11.1. Резистентность

Токсичность среды, как и любой другой постоянно действующий фактор отбора, может привести к появлению видов, устойчивых к ядам. Это явление известно для видов, живущих на территориях, где произрастают ядовитые растения (Fowler, 1983). В этом случае виды (подвиды) приобретают устойчивость к специфическим токсическим веществам. С.А.Шилова (1993) подробно рассматривает ситуацию в Австралии. Ряд растений здесь вырабатывает фторацетаты. Животные, обитающие на этих территориях, оказываются устойчивыми и к острому яду - фторацетамиду. Это пример эволюционных изменений, в результате которых образуется стойкая специфическая, генетически закрепленная устойчивость животных к определенной группе токсикантов (Oliver et al., 1979).

В подавляющем большинстве случаев для воздействий на мелких млекопитающих используются препараты, чужеродные для среды их обитания. К таким препаратам отсутствует эволюционно закрепленная устойчивость. Эффективность действия препаратов в этом случае зависит от видоспецифических особенностей биохимии и уровня обмена. Дозировки различных препаратов, вызывающих гибель особей могут существенно различаться у разных видов (табл. 8.).

Таблица 8. Дозы препаратов (мг/кг), вызывавших гибель всех особей в выборке (по С.А. Шиловой, 1993)

Вид	Препарат				
	варфарин	дифенацин	бродифакум	глифтор	монофторин
Серая крыса	60.0	6.0	0.3	100.0	14.0
Черная крыса	88.0	2.0	0.6	-	5.0
Домовая мышь	400.0	180.0	0.4	30.0	15.0
Рыжая полевка	300.0	100.0	0.6	6.0	4.0
Полуденная песчанка	100.0	50.0	0.4	6.0	2.0
Монгольская песчанка	50.0	30.0	0.2	12.0	6.0
Большая песчанка	200.0	50.0	0.5	40.0	12.0
Малый суслик	100.0	20.0	0.8	3.0	3.0

Помимо межвидовых различий в чувствительности к препаратам, мелким млекопитающим свойственны значительные колебания индивидуальной резистентности. Так, при принудительном введении зоокумарина дозировки препарата для домашних мышей колебались от 10-15 до 3000 мг/кг (Болоховец, 1978).

Общей закономерностью при действии кумулятивных препаратов, в частности, антикоагулянтов, является уменьшение токсического эффекта при повышении уровня обмена, которое способствует быстрому выведению токсиканта из организма. Кроме того, уровень обмена веществ у зверьков, живущих в группах, как правило выше по сравнению с животными, содержащимися одиночно. Впервые эффект повышения устойчивости особей в группе (по сравнению с одиночно содержащимися) обнаружил М.Р.Чанс (Chance, 1946). В качестве токсичного препарата использовался фенамин, поэтому явление получило название «групповой эффект фенамина». Наиболее четко этот эффект проявляется у домашних мышей. Именно для этого вида по сравнению с другими мелкими млекопитающими (лесная мышь, рыжая полевка) было обнаружено повышение уровня стрессированности (и соответственно обмена) при групповом содержании зверьков (Ивашкина, 1967). Изучая изменения физиологии мелких млекопитающих, Д. Каменов (1980) установил, что уровень общего метаболизма у домашних мышей в группах достоверно выше, чем при содержании в изоляции. Соответственно, было показано, что выведение препарата в группах происходит быстрее (Каменов и др., 1980). Различия в чувствительности к препарату могут быть связаны и с социальным статусом зверька в группировке. Так, у «доминантов» домашних мышей уровень обмена существенно выше, чем у подчиненных особей. Препарат у них накапливается значительно слабее, чем у подчиненных (Klimstra, 1972; Каменов и др., 1980 а).

Разнокачественность популяции по уровню обмена является материалом для отбора более устойчивых особей при постоянном действии токсического фактора¹¹. В результате, при длительном использовании препаратов доля чувствительных к ним особей в популяции понижается.

¹¹ Некоторые авторы считают, что при получении зверьками сублетальных дозировок возможно формирование искусственной резистентности на основе генетически закрепленных иммунных реакций (Быковский и др., 1990).

В ряде случаев возникает специфическая устойчивость особей к применяемому токсиканту. Это может приводить к тому, что действие высоко токсичных (в том числе и для человека!) препаратов окажется неэффективным для видов, с которыми ведется борьба

Явление специфической резистентности к антикоагулянтам было, в частности, описано для популяций серых крыс, длительно находящихся под контролем с использованием отравленных антикоагулянтами приманок.

11.2. Аверсия

Повышение концентраций ядов в приманке также не является решением проблемы. Это может привести к отказу от поедания используемой и сходной с ней приманок. Такой отказ от пищи принято называть «аверсия».

Аверсия является отрицательным условным рефлексом на специфический вкус и запах приманки и вырабатывается у зверьков при поедании особями отравленной приманки с сублетальными дозировками препарата (малых количеств невкусной приманки). Вероятность выработки пищевого отвращения к приманке повышается благодаря тому, что животные начинают есть незнакомую пищу осторожно, пробуя на вкус небольшие ее количества (Rozin, Kalat, 1971; Kalat et al., 1973). Важную роль в пищевом предпочтении играет запах выбираемой пищи (Соколов и др., 1990, Brown, 1999). В докладе на симпозиуме по экологически обоснованному менеджменту грызунов было показано, что выбор приманки у крыс, как и отказ от поедания приманки, могут являться результатом социального взаимодействия особей из одной группы. В эксперименте двух молодых самцов серой крысы содержали совместно, а затем рассаживали в разные клетки так, чтобы каждый из них мог видеть и чувствовать запах партнера. Одному из зверьков - демонстратору, предлагали различные приманки на выбор. Оказалось, что второй самец выбирал те же корма, что и демонстратор и отказывался от тех же кормов, от которых отказывался и демонстратор. При этом отказ от поедания этих кормов сохранялся у него пожизненно. Таким образом аверсия может вырабатываться не только у особей, которые непосредственно пробовали приманку, но и у других особей данной группы.

Особь, составляющие популяцию, по разному относятся к приманкам. Различия в количестве съеденной незнакомой приманки могут быть индивидуальными, зависеть от пола и возраста, структуры групп и т.п. Кроме того, выработке аверсии в остаточной популяции способствует повышенная настороженность особей, вселяющихся на новые участки (рис. 14), и значительно более низкая поедаемость приманки неоседлыми особями (Шилова, 1993).

Вероятность распознавания токсических препаратов и выработки аверсии увеличивается, если препараты даются в повышенной концентрации. В этом случае они легче распознаются в приманке, а их токсическое действие проявляется при поедании меньших количеств пищи. Итак, концентрации отравляющих веществ в приманке ограничены не только токсикологическими требованиями, но и возможностью быстрого распознавания их зверьками.

В настоящее время широко применяются пахучие вещества, которые привлекают грызунов. К этому надо относиться с осторожностью, так как такие вещества могут являться не только аттрактантами, но и маркерами отравленных приманок. Зверьки, распознаввшие токсическое действие приманки с определенным запахом, могут в дальнейшем отказываться от ее поедания.

Нельзя не остановиться на положительном примере использования аверсии. У белоногих хомячков, поедающих большую часть семян секвойи, была искусственно выработана настороженность к фторсодержащим родентицидам. Для этого популяция на месте предполагаемых посадок обрабатывалась семенами, содержащими эти препараты. На обработанной территории сохранились только те хомячки, которые обладали повышенной настороженностью к семенам. После этого ущерб, наносимый посадкам, существенно снизился (Tevis, 1965).

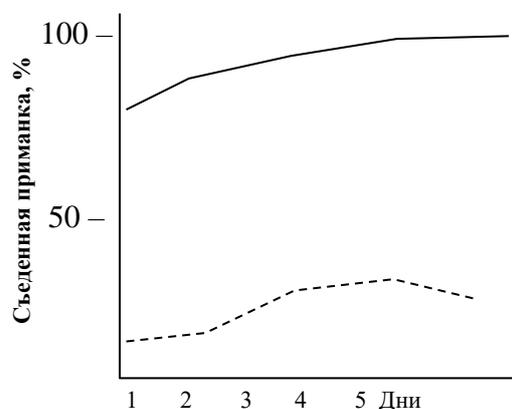


Рис. 14. Реакция на приманку у полуденных песчанок в стабильной группе (сплошная) и в той же группе, переселенной на незнакомую территорию (пунктир). По С.А.Шиловой, 1993.

11.3. Неофобия

Явление настороженности к новым предметам и новой пище широко известно для многих видов животных. Также хорошо известно, что если популяция находится под действием беспокоящего фактора, настороженность животных возрастает. Настороженность крыс к новым видам пищи и к дополнительному освещению, вызвавшая затруднения при наблюдении, описана еще в 40-х годах (Thompson, 1948). Многие авторы считают, что неофобия наиболее выражена у животных, обитающих по соседству с человеком и подвергающихся постоянным негативным воздействиям (Barnet, 1958, 1988, и др.). Действительно, при сравнении близкородственных видов показано, что комменсальные (синантропные) виды проявляют большую настороженность. Так, например, синантропные черные крысы (*Rattus rattus*) больше чем в два раза снижали количество поедаемой пищи, помещенной в новый контейнер, в то время как свободноживущие *R. villosimus* в тех же условиях не изменяли количества съеденной пищи (Cown, 1994). Сравнивая поведение свободноживущих курганчиковых мышей и синантропных домовых мышей, Н.Н.Мешкова с соавторами (Мешкова и др., 1985) показали, что неофобия у дикоживущего вида практически отсутствует. Уровни неофобии могут существенно различаться не только у разных видов, но и у различных популяций, находящихся в разных условиях (Macdonald et al., 1999). При этом необходимо отметить, что неофобия не связана прямо с освоением пространства. Показано, что синантропные виды проявляют более высокую исследовательскую активность по сравнению с дикоживущими. Более высокий уровень исследовательской активности также свойственен синантропным популяциям (по сравнению со свободно живущими) (табл. 9., 10.).

Таблица 9. Сравнение ориентировочно-исследовательской деятельности домашней (синантропной) и рюкюйской (свободно живущей) мышей. Освоение открытого поля. По Н.Н.Мешковой, Е.Ю.Федорович, 1995 (с сокращениями).

Показатель	Домовая мышь	Рюкюйская мышь
Пройденный путь (м)	177,1 ± 23,1	99,97 ± 31,87
Время активности (сек)	1470,1 ± 59,01	562,8 ± 130,88
Обнюхивание (раз)	190,5 ± 16,7	50 ± 19,2
Лазанье (раз)	37,8 ± 2,41	0,33 ± 0,3

Таблица 10. Сравнение синантропных и дикоживущих домовых мышей по показателям освоения «жилой комнаты». По Н.Н.Мешковой, Е.Ю.Федорович, 1995 (с сокращениями).

Показатель	Синантропные	Свободно живущие
Пройденный путь (м)	482,5 ± 44,8	243 ± 37,8
Время активности (сек)	126,0 ± 9,3	45,3 ± 6,4
Количество контактов с предметами	143,6 ± 15,8	45,3 ± 6,4

Проявление синантропными видами более высокой исследовательской активности, вообще, рассматривается как необходимое условие их психологической адаптации в постоянно меняющейся среде помещений (Мешкова, 1992; Мешкова и др., 1994; Мешкова, Федорович, 1995). Таким образом, *говоря о неофобии, рассматривают не настороженность зверьков к переменам вообще, а их настороженность к потенциально опасным предметам.*

Можно предполагать, что первично появление неофобии связано с выработкой рефлекса избегания нового предмета. Выработка рефлекса возможна в том случае, когда зверьки получают негативное подкрепление при контактах с незнакомыми предметами. Таким подкреплением могут быть: громкий звук (звук хлопнувшей ловушки), крик попавшейся в ловушку особи, ольфакторные (запаховые) сигналы членов своей группы¹², непосредственные болевые ощущения, возникающие у зверьков, которым удалось выбраться из ловушки, ощущения при подтравливании, если особь, исследуя незнакомую приманку, получила сублетальную дозу и пр. Для выработки неофобии у синантропных видов важным является способность выделять потенциально опасные объекты в особый класс. Это возможно лишь при достаточно развитом уровне рассудочной деятельности животного. "Сообразительность" зверьков может быть проверена в тесте на экстраполяцию. В качестве иллюстрации того, насколько высока эта способность у грызунов, приведем лишь один пример (рис. 15.).

¹² Известно, что грызуны способны распознавать состояние зверьков по запаху, в том числе и состояние стресса (Соколов и др., 1990).

С популяционной точки зрения важно, что особи, составляющие популяцию, разнокачественны по уровню неофобии. Эта разнокачественность может быть следствием разнообразия их генетически закрепленных реакций и разного ранга, занимаемого животными в группировках. В обоих случаях такая разнокачественность будет способствовать закреплению неофобии в группах (популяциях).

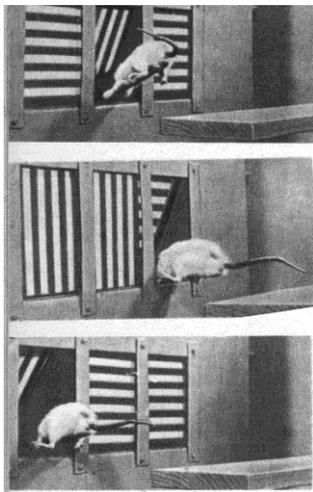


Рис. 15. Чтобы достать кусок сыра крыса, должна пере-прыгнуть с подвесной полки и попасть в одну из трех дверей, из кото-рых две, одинаковые заперты, а третья, окрашенная иначе, сво-бодно открывается. Совершая прыжок, крыса всегда прави-льно выбирает дверь, непохожую на две другие (по Н. Тинбергену, 1969).

Рассматривая реакцию домашних мышей на новые предметы (ловушки), Н.Н.Мешкова и Е.Ю.Федорович (1996) обнаружили, что доминантные особи проявляют большую настороженность при их исследовании, а подчиненные особи начинали их исследовать сразу же. Поскольку, как говорилось выше, выработка настороженности к незнакомым предметам возможна не только на основе непосредственного индивидуального опыта, то наличие мышей, способных первыми испытать на себе действие незнакомого предмета, может являться важным фактором для повышения настороженности группировки в целом.

Для серых крыс показано (Macdonald et al., 1999), что неофобия сильнее выражена в популяциях, постоянно находящихся под прессом контроля.

В тех случаях, когда индивидуальные различия в реакции особей на новые предметы определяются генетически, возможен отбор на выживание более настороженных индивидов. Это явление описано, в частности, для малого суслика в Казахстане (Крыльцов, 1970; Крыльцов и др., 1979). Зверьки проявляли повышенную настороженность к отравленному зерну, закапывая приманку. Детеныши этих зверьков практически вообще не ели овес. Настороженность выжившей популяции коррелировала с морфологическим признаком - величиной височных отверстий.

Таким образом, одним из важнейших факторов, препятствующих эффективному воздействию на популяции грызунов с целью снижения их численности, является неофобия. *При усилении давления на популяцию возрастает доля зверьков с более высоким уровнем неофобии.* Благодаря способности синантропных видов к экстраполяции, они способны отличать потенциально опасные предметы. Маркером таких предметов для зверьков может являться их облик, текстура, местоположение и запах. Увеличению доли

неофобных особей способствует разнокачественность особей, составляющих популяцию.

11.4. Реакции особей на использование патогенных микроорганизмов как средство контроля.

Как отмечает С.А.Шилова (1993), идея бороться с вредителями, искусственно вызывая у них эпидемии, была высказана еще Л. Пастером и И.И. Мечниковым, а первые опыты по уничтожению вредителей сельского хозяйства были осуществлены в 70-х годах 19-го века. После испытания во Франции культуры куриной холеры против кроликов (сено было обработано культурой возбудителя) наблюдалась массовая гибель зверьков. Известны опыты по снижению численности сусликов с использованием той же культуры. Использование ее для борьбы с сусликами было предложено И.И.Мечниковым, а испытания проводились под руководством Н.Ф.Гамалеи. Важно подчеркнуть, что прежде, чем испытывать действие этой культуры в поле, было показано, что она не оказывает вредного действия на людей и полезных животных (Кандыбин, 1974).

Другим патогенным возбудителем для крыс и мышей являются бактерии, выделенные Даничем, Исаченко, Мережковским и Прохоровым. К этим культурам восприимчивы около 30 видов грызунов, в том числе мыши, некоторые серые полевки, хомячки (Вуковский, 1988). Снижение численности грызунов этим способом широко применялось в зарубежном сельском хозяйстве Европы для уничтожения обыкновенных полевков. В странах бывшего СССР он также использовался для борьбы с полевыми вредителями. Изучалась возможность использования бактериальных культур

тифа грызунов для уничтожения рыжей полевки в лесных насаждениях (Кандыбин, 1974). Бактериальные препараты используются также в отечественной ветеринарной практике (Траханов, 1973).

Во всех случаях применения микробиологических культур наблюдалось расширение пространства, охваченного эпизоотией. Это позволяло получать хороший эффект на больших площадях, обрабатывая сравнительно небольшие участки. Такой эффект от использования микробиологических средств воодушевил практиков. Появились препараты, содержащие антикоагулянты и бактерии. Таким препаратом является «бактокумарин», основу которого составляют сальмонеллы и зоокумарин. Гибель мышей и крыс при применении этого препарата составляла 80 - 90% (Траханов, 1973). Однако первоначальный оптимизм не оправдывает ожиданий. Во-первых, при детальном изучении вопроса выясняется: используемые в настоящее время бактериальные культуры могут представлять опасность для людей и домашних животных и в 1967 году объединенный комитет FAO-ВОЗ принял решение о том, что сальмонеллы не должны использоваться в качестве средства борьбы с грызунами (Воджицкий, 1974). *В медицинской системе использование бактериальных препаратов для дератизации было запрещено для детских, лечебных учреждений и пищевых объектов* (Вашков и др., 1974).

Во-вторых, патогенные организмы вызывают иммунный ответ особей. В результате на территории, где постоянно применяются эти средства, образуется популяция, нечувствительная к действию возбудителя благодаря особенностям конституции (Румянцев, 1983) или за счет выработки гуморального иммунитета. Кроме того, при подаче препаратов с приманкой иммунитет может быстро вырабатываться при поедании особями сублетальных доз. Быстрое возникновение иммунитета к возбудителям, используемым при дератизации, было показано еще в самом начале исследований (Голубева, Розенфельд, 1936). По-видимому, быстрой выработке иммунитета может способствовать сезонное изменение величины иммунного ответа, и изменение иммунного ответа в ходе популяционного цикла (Moshkin et al., 1998), а также различная величина этого ответа, связанная с иерархическим статусом и агрессивностью особей (Лохмиллер, Мошкин, 1999). Известно, в частности, что величина гуморального иммунитета находится в обратной зависимости от уровня агрессивности особи. В опытах на линейных домовых мышах было экспериментально показано, что повышенная агрессивность и более высокий уровень тестостерона в крови самцов сочетаются с пониженной иммунореактивностью и повышенной восприимчивостью к заражению кровепаразитами *Babesia microtini* (Barnard et al., 1995). Кроме того, было показано, что ольфакторная коммуникация может также повлиять на восприимчивость к этой инфекции. В экспериментах устойчивость самцов домовых мышей снижалась при предъявлении подстилки других особей (Smith, 1996, цит. по Лохмеллер, Мошкин, 1999). В итоге, при снижении численности контролируемого вида велика вероятность снижения восприимчивости к патогенам, используемым как средства контроля. Необходимо обратить внимание и на то, что особи, составляющие популяцию, разнокачественны по силе иммунного ответа так же, как и по другим физиологическим показателям (Лохмиллер, Мошкин, 1999), т.е. имеется материал для отбора особей наименее чувствительных к возбудителю.

Со временем чувствительность популяции к возбудителю значительно падает. Так, в Австралии в начале применения вируса миксоматоза для снижения численности кроликов в Австралии. В начале применения метода был достигнут хороший эффект. Погибло несколько миллионов кроликов, общая численность зверьков сократилась на 99%. Однако впоследствии эффективность такого воздействия резко упала и что контроль численности этого вида путем заражения зверьков вирусом миксоматоза перестал быть эффективным (Vykovskii, 1988).

Заметим, что было бы наивно ожидать длительного эффекта от использования патогенных микроорганизмов. Даже такая высоко вирулентная для млекопитающих инфекция как чума вызывает лишь кратковременное снижение численности мелких млекопитающих на территории и до сих пор не привела к исчезновению с энзоотических пространств ни одного современного вида. Вместо этого на территориях, где эта инфекция циркулирует давно, наблюдается повышение доли мало чувствительных к ней животных (Дятлов, 1993).

11.5. Образование остаточных популяций.

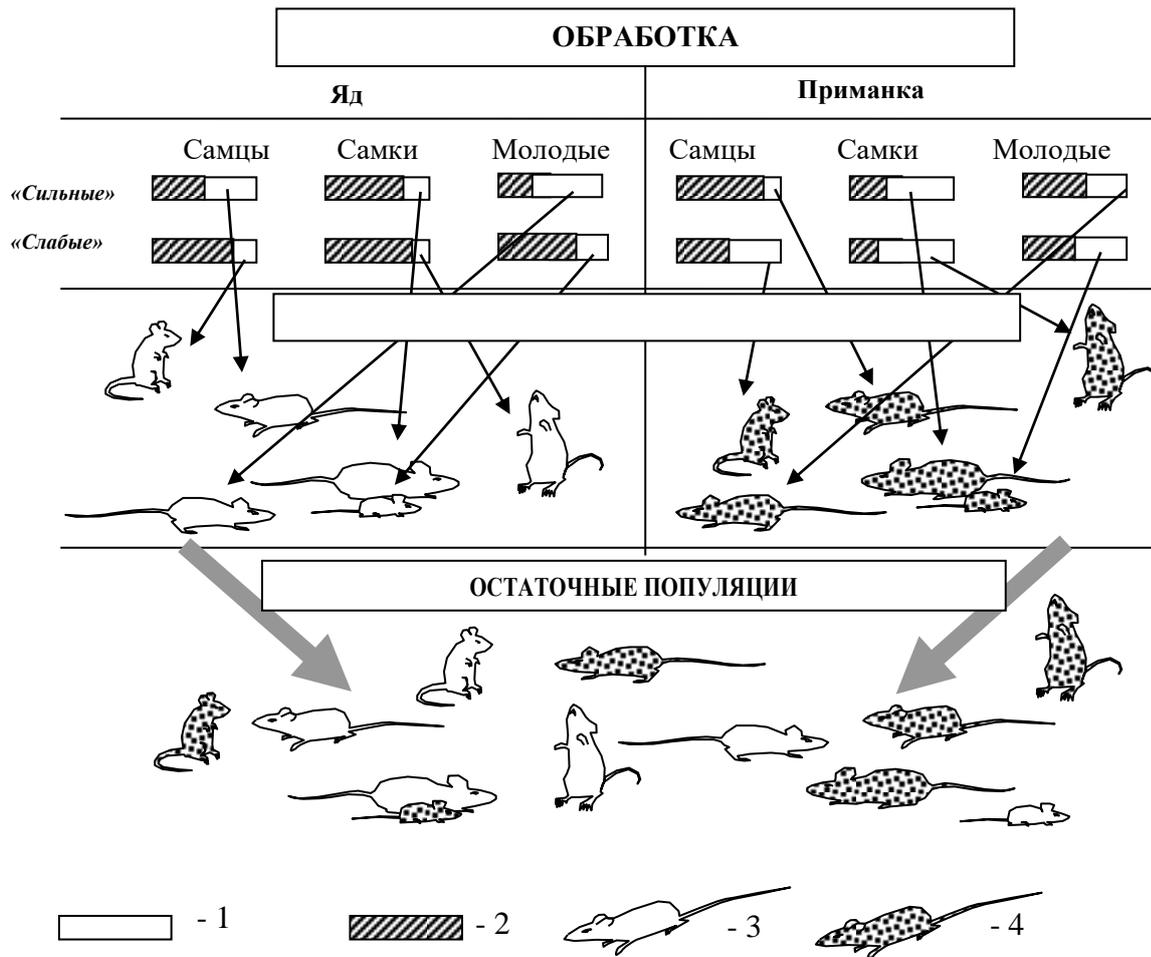


Рис. 16. Схема образования остаточных популяций грызунов после проведения дератизации (по С.А.Шиловой, 1993). Зверьки: 1 — выжившие, 2 — погибшие, 3— устойчивые к ратицидам, 4 - не берущие приманку.

Популяции мелких млекопитающих характеризуются разнокачественностью особей по их резистентности, аверсии, неофобии и иммунным реакциям. Эта разнокачественность позволяет популяции поддерживать динамическое равновесие в зависимости от условий среды. При давлении определенных факторов равновесие может смещаться в сторону преобладания особей, по тем или иным причинам избегающим действия препаратов. Вместе с тем речь идет не об изменении разнокачественности за счет вымывания более чувствительных фенотипов, а именно об изменении их динамического равновесия. При снятии действующего фактора популяция возвращается к своему нормальному состоянию. С. А. Шилова (1993) предлагает схему, которая хорошо объясняет и смещение популяции в сторону преобладания зверьков с повышенной индивидуальной устойчивостью, и сохранение в популяции «неустойчивых» индивидов. В качестве модели для этой схемы послужила домовая мышь в ситуации, когда ее популяция контролируется химическими препаратами, даваемыми с приманкой. На наш взгляд, эта схема достаточно полно отражает общую ситуацию, возникающую при любом способе воздействия на популяцию с целью повысить смертность.

В группировке домовых мышей присутствуют особи, различающиеся по иерархическому статусу, типу нервной деятельности, полу и возрасту. Внутри этих групп особи различаются по резистентности и осторожности к приманке. При воздействии могут выжить особи, представляющие все эти группы. Обратим внимание на то, что среди уцелевших зверьков будут присутствовать зверьки, избежавшие контакта с ядом по разным причинам. Так, особи, резистентные к яду, не отбираются по признаку повышенного уровня неофобии, а особи осторожные к приманке - по признаку повышенной резистентности. В результате часть особей в сохранившейся

популяции сохраняет гены ответственные за чувствительность к препарату, а часть - за отсутствие настороженности. При скрещивании этих зверьков образуется группа, в которой вновь представлено все многообразие зверьков (рис. 16.).

В то же время, легко представить, что при постоянном воздействии на популяцию больше шансов уцелеть имеют особи, которые по тем, или иным причинам могут избежать гибели. Так образуются остаточные популяции. В результате на постоянно обрабатываемых территориях могут возникать популяции, в которых увеличивается доля особей, способных избежать воздействий, вызывающих гибель. В остаточных популяциях при сохранении внешнего эффекта обработок (всегда можно найти погибших от препарата грызунов) число выживших особей возрастает. Соответственно, *при постоянных обработках территорий эффективность дератизационных мероприятий падает.*

Таким образом, уже на организменном уровне возможно значительное повышение сопротивляемости к различным средствам, направленным на ограничение численности мелких млекопитающих за счет повышения смертности. Это может достигаться как за счет специфических поведенческих реакций особей, составляющих популяцию, что позволяет им избегать контактов с используемыми средствами контроля, так и за счет специфической резистентности к используемым средствам контроля численности. *Повышение устойчивости популяции к воздействию может осуществляться как за счет физиологических реакций, так и за счет отбора более настороженных и менее чувствительных особей.*

Глава 12. Снижение численности популяции за счет повышения уровня смертности. Сопротивление на популяционном уровне

В тех случаях, когда средства истребления грызунов оказываются достаточно эффективны, чтобы преодолеть сопротивление на индивидуальном уровне, и вызывают высокую гибель зверьков, восстановление может обеспечиваться общими популяционными реакциями. Такие реакции неспецифичны в отношении воздействий и являются *закономерной популяционной реакцией на любые воздействия, вызвавшие снижение численности.* Как мы уже отмечали (см. 6.1 - 6.5) при понижении локальной численности до пороговой величины, то есть до того уровня, когда восстановление возможно за счет размножения уцелевших особей, необходимой и достаточной популяционной реакцией будет увеличение темпов размножения. Эта реакция осуществляется на основе изменения частоты и характера контактов между особями и основана на неспецифической физиологической адаптации (стресс-реакции по Селье).

В тех случаях, когда локальное снижение численности достигло пороговой величины, необходимым условием восстановления численности является повторное заселение депопулированных участков. Различные виды имеют разную способность к восстановлению локальной плотности, что связано с различным типом функционирования группировок.

В общем виде, можно выделить три группы видов с различной функциональной организацией. В каждой из них имеются свои особенности (см. 6.4., табл. 4).

В настоящем разделе мы рассматриваем восстановление численности за счет популяционных реакций при разных уровнях воздействий у видов, относящихся к различным по функциональной организации группам.

12.1. Восстановление численности за счет размножения остаточных популяций

Анализируя темпы восстановления популяции после воздействия средствами, повышающими смертность исследователи, прежде всего, обратили внимание на эффекты, связанные с ростом рождаемости в ответ на снижение численности. Более того, можно утверждать, что именно работам, направленным на выявление физиологических механизмов восстановления численности после истребительных мероприятий, популяционная биология обязана появлению концепции популяционного гомеостаза. Эти работы Дж. Кристиана и Д. Дэвиса (Christian, 1950, 1955, 1956 и др.; Davis, 1951, 1972, 1988 и др.; Дэвис, Кристиан 1976). Именно эти авторы впервые показали, что темпы размножения мышей и крыс находятся в обратной зависимости от плотности и что понижение размножения при высоких уровнях плотности обусловлено неспецифической гипофизо-адреналовой

реакцией. В зависимости от типа социальной организации подавление размножения может выражаться в снижении числа эмбрионов в расчете на одну беременную самку (для многих видов показано, что при уменьшении численности размер выводка достоверно увеличивается) или в исключении самок низкого ранга из размножения.

Так, например, монгольские песчанки образуют группировки, в которых размножение молодых самок подавлено. Это связано с их более медленным созреванием, обусловленным социальными взаимодействиями с взрослыми самками. В норме молодые самки не участвуют в размножении (Орленев, 1987). После обработки вследствие возникновения «социального вакуума» уцелевшие группировки распались, и зверьки широко расселились по освобожденной территории. Молодые самки, которые в норме не участвуют в размножении, при отсутствии социального контроля со стороны взрослых достигли половозрелости и вступили в размножение (Орленев, Переладов, 1981). В результате, количество размножающихся самок увеличилось за счет вступления в размножение зверьков, созревание которых ранее было подавлено социальными взаимодействиями в группе. По-видимому, сходное явление мы наблюдали и в популяции лесных мышей в Дагестане. Здесь в поселениях зверьков со стабильной социальной структурой при насыщении групп размножение сохранялось лишь у 3,5% самок, в то время как в неструктурированных поселениях она достигала 80% (Щипанов и др., 1997).

Таким образом, *повышение смертности при истребительных мероприятиях может быть компенсировано за счет интенсификации размножения выживших особей*. Темпы прироста могут возрасти за счет включения в размножение ранее не участвовавших в нем животных или за счет увеличения размеров выводка у самок.

12.2. Реакции видов с различными типами функционирования популяций на освобождение локальных участков в ходе дератизации

Если рассматривать популяцию с точки зрения ее функционирования при резких незакономерных снижениях численности в общем виде, можно говорить о двух типах функционирования субпопуляционных единиц. При контролирующем типе функционирования реализуется ограничение плотности и стабилизация населения, при восстанавливающем - продукция "избытка" особей и появление значительной доли неоседлых зверьков. По наличию в популяции контролирующих и восстанавливающих функциональных субъединиц (функциональной организации) виды могут быть объединены в три группы. При этом в первую группу входят виды, способные формировать субъединицы обоих типов, во вторую - только восстанавливающего, а в третью - только контролирующего типа функционирования. С учетом способности вида изменять тип функционирования в ответ на воздействие первая группа может быть разделена на две подгруппы. При этом в подгруппу "а" входят виды, изменяющие тип функционирования в ответ на воздействие, а в подгруппу "б" - в ходе популяционного цикла (см. 6). Эффективность мероприятий по контролю численности в отношении видов, относящихся к разным группам, будет различна.

12.2.1. Виды 3 группы

Наиболее чувствительны к обработкам виды 3 группы (см. таб. 6.4). При освобождении территория длительное время остается незаселенной. Яркий пример такого вида - полуденная песчанка, которая характеризуется высокой степенью филопатрии и низкой значимостью социальных контактов. В отличие от монгольских песчанок они не реагируют на освобождение участка, примыкающего к соседней территории. Изменение численности у этого вида не ведет к изменению поведения. В результате, даже небольшая (меньше гектара) освобожденная площадь остается незаселенной в течение всего репродуктивного сезона (Шилова, 1993).

Сходным образом реагировала общественная полевка, также один из видов 3 группы. Нами проведены эксперименты по полному изъятию населения с некоторых участков. Оказалось, что восстановление численности происходит низкими темпами и только тогда, когда по соседству имелись заселенные территории. При этом численность полностью не восстанавливается даже на следующий год (табл. 11).

Такое медленное восстановление численности этого вида было связано с тем, что заселение не являлось простым следствием вселения сюда мигрантов. М.В.Касаткиным был проведен следующий эксперимент. С поселения площадью около гектара были выловлены все полевки, а затем

сюда были выпущены зверьки из другого поселения. Не все полевки осели на новой территории. Они долго перемещались, пока не образовалась характерная для вида парная структура поселения. Формирование структуры заняло все лето. В текущем году зверьки так и не приступили к размножению (Щипанов, Касаткин, 1996).

По-видимому, сходный принцип восстановления имеет место и у сурков. После катастрофического падения численности байбака, вследствие проведенных в очаге чумы истребительных работ, было отмечено образование дисперсно расположенных группировок с нормальной плотностью (около 100 особей на кв.км), в то время как основная территория осталась незаселенной (Поле и др., 1971 а).

Таблица 11. Изменение численности общественных полевок после полного вылова зверьков в поселениях.

Время наблюдения	Характеристики численности	Польнно-злаковый участок на расстоянии 3 км от ближайших поселений (0,75 га)	Польнно-злаковый участок на расстоянии 300 м от ближайших поселений(5 га)	Польнно-злаковый участок на расстоянии 1,5 км от ближайших поселений(3 га) Контроль
До опыта	Поймано зверьков	25	135	75*
	Улов на 100 ловушко – суток (в первые три дня вылова)	18	16,7	13,3
	Плотность (особей на 1 га)	33,3	34,2	18,5
Через 2 месяца	Число пойманных зверьков	0	14	60*
	Улов на 100 ловушко – суток (в первые три дня вылова)	0	3,5	13,3
	Плотность (особей на 1 га)	0	4,8	18,8
Через год	Число пойманных зверьков	0	19	179
	Улов на 100 ловушко – суток (в первые три дня вылова)	0	8,3	17,3
	Плотность (особей на 1 га)	0	3,8	36,7

* данные получены при наблюдении за индивидуально мечеными зверьками.

То есть, после искусственного снижения численности миграция была направлена не на дисперсное распределение зверьков по всему свободному пространству, а на формирование групп с характерной для вида структурой (Поле и др., 1971б, Поле, Бибииков, 1991).

Таким образом, при воздействии на популяции видов третьей группы возможно достижение локального эффекта. Вместе с тем, виды этой группы неустойчивы к постоянным беспокоящим воздействиям человека и не обитают в непосредственной близости от его поселений (см. 6.5). В естественных сообществах эти виды играют важную средообразующую роль, и изменение их численности на значительных пространствах может заметным образом сказаться на функционировании всего сообщества. Такие виды могут легко быть переведены из разряда контролируемых видов - в разряд охраняемых, как это произошло, например, с сурками. В настоящее время проводятся специальные мероприятия по их охране и восстановлению в пределах бывшего ареала.

12.2.2. Виды 2 группы.

В отличие от рассмотренных выше виды второй группы практически нечувствительны к локальным воздействиям. Рассмотрим реакции типичного представителя видов 2 группы - серого хомячка. Его население на локальных участках отличается непостоянством состава, а численность поддерживается за счет баланса вселения-выселения. Полная замена оседлого населения может осуществляться в течение нескольких недель. Зверьки перемещаются по значительной территории. Мы неоднократно отмечали переходы меченых зверьков на расстояния около 2-3 км. Индивидуальное мечение зверьков показало, что среди населения очень велика доля зверьков, которые в момент наблюдения не имеют участков и свободно перемещаются. Так, из 77 помеченных

на молочно-товарной ферме в Дагестане зверьков 45 не имели здесь участков. Причем 8 из них были ранее отмечены на расстояниях от 1 до 3 км от объекта. Обратим внимание на то, что среди перемещающихся зверьков присутствовали самки с явными признаками беременности (две из них осели на площадке и выкормили выводки).

Таким образом, мы имеем дело не с несколькими зверьками, населяющими определенный объект, а с населением обширной территории, которое участвует в поддержании плотности на каждой части популяционного пространства в которое включается и обслуживаемый объект. Локальное снижение численности не дает в этом случае никакого эффекта. Количество особей, оседло обитающих на обрабатываемой территории очень мало и моментально восстанавливается за счет повторного вселения.

При обработке молочнотоварной фермы в Дагестане, даже при высокой эффективности действия препарата, снижения численности практически не происходило (табл. 12).

Таблица 12. Численность серого хомячка до и после обработки строений и территории молочнотоварной фермы в Дагестане этилфенацином на зерне (наши данные)

Время наблюдения	Обитало оседло	Из них помечено до обработки	Эффект действия препарата %	Численность в % к исходной
До обработки	8	8	-	100
Через неделю	4	0	100	50
Через месяц	16	0	100	200

Сходным образом реагируют и другие виды этой группы. Очевидно, что достижение эффекта при локальном воздействии на эти виды невозможно.

12.2.3. Виды 1 группы.

Виды 1 группы способны обеспечить быстрое восстановление за счет дисперсии особей из восстанавливающих субъединиц. При этом одни из них изменяют тип функционирования в ходе популяционного цикла - виды подгруппы «**b**», а другие - в ответ на воздействие - подгруппа «**a**» (см. 6.4., табл. 6.4).

Виды подгруппы «b» проявляют разную чувствительность к локальным воздействиям на разных фазах популяционного цикла. В те периоды, когда их популяция представлена контролируемыми субъединицами, они чувствительны к локальным воздействиям и их реакция не отличается принципиально от реакции видов 3 группы. В те годы, когда их популяция представлена восстанавливаемыми субъединицами, они реагируют так же, как виды 2 группы, то есть практически не снижают своей численности. Популяционные реакции этих видов подробно рассматривались выше (см. 6.3), и мы не будем на них задерживаться.

Виды подгруппы «a» способны в ответ на воздействие изменять функциональную структуру популяции (см. рис. 15). Изменение функциональной структуры в сторону увеличения доли восстанавливающих поселений приводит к увеличению общего количества неоседлых особей, снятию ограничений размножения при высокой плотности и прекращению охраны территории от вселенцев своего и чужих видов. Эти эффекты могут иметь большое значение как в отношении успешности снижения численности, так и для профилактики заболеваемости людей при контроле численности.

Прежде всего, остановимся на механизмах, обеспечивающих быстрое восстановление численности. Выше мы рассматривали такую реакцию у монгольских песчанок. Она позволяет охарактеризовать общие принципы восстановления у видов этой группы (напомним, что тип функционирования не определяется какими либо специфическими пространственно-этологическими структурами). Наиболее характерным для видов этой группы является широкое расселение зверьков по освобожденной территории и образование отдельных группировок, размножение в которых не подавляется в зависимости от достигнутого уровня плотности. Каждая из таких группировок вскоре становится источником расселяющихся особей. Во многих случаях образование группировок происходит при вселении беременных самок, и это значительно сокращает интервал между началом восстановления и функционированием новой группировки как источника неоседлых зверьков. При этом нерезидентная часть популяции характеризуется высоким репродуктивным потенциалом.

Вселение беременных самок в новые объекты и на освобожденные территории известно, для разных видов (Шилова, 1993), в частности для крыс (Калинин, 1995) и домашних мышей (Щипанов, Шутова, 1989). При этом долевое значение таких самок может быть значительным (табл. 13).

В образовавшихся на месте контролируемых субъединиц группировках выполняющих восстанавливающую функцию, темпы размножения не снижаются даже при насыщении пространства. Так, в наблюдаемом нами поселении домашних мышей, возникшем в зарослях бурьянистой растительности около заброшенной кошары, все пространство было заселено в течение апреля и дальнейшего увеличения плотности зверьков не происходило. Это можно расценивать как насыщение пространства, однако, поскольку поселение формировалось и далее существовало при высокой доле иммигрантов, стабилизации его состава не произошло и в течение всего репродуктивного сезона сохранялись высокие темпы размножения.

Таблица 13. Состав неоседлой части населения домашних мышей в открытых станциях Калмыкии и Дагестана (наши данные).

Число и %	Число и % животных в выборке	Из них не имели постоянных участков			
		Всего	Самцы	Самки	
				Всего	Беременные
Число особей	468	347	179	168	34
% от числа особей	100	74,1	38,2	35,9	7,3
% в среднем дневном улове	100	45,2	24,2	21,0	7,7

На наш взгляд, описанное явление объясняет случаи парадоксальных эффектов, когда после однократных или нерегулярных обработок численность не только достигала, но и превышала исходные значения. Такое явление было описано, в частности, для крыс, когда после снятия пресса обработок численность почти на 25% превысила исходную (рис. 17). Мы полагаем также, что снятие блока размножения в дестабилизированных группировках может иметь существенное значение и при возникновении мышиных напастей.

Стабилизация состава локальных группировок у видов первой группы связана с эффективной охраной территории. Такая охрана может препятствовать не только проникновению на территорию группировки особей своего, но и особей других видов. Б.Р. Красновым, Ю.М.Смириним и С.А.Шиловой (1990) было показано, что домашние мыши способны охранять территорию не только от особей своего, но и от особей других, даже более сильных и крупных видов. При дестабилизации их поселений агрессивность зверьков падает, и они перестают охранять занимаемую территорию. Соответственно, сюда начинают проникать неоседлые особи и особи других видов. В частности было показано, что изъятие из строений домашних мышей на биостанции МГУ спровоцировало вселение в строения ранее не отмечавшихся в них лесных мышей и рыжих полевков (Краснов, Хохлова, 1988). Аналогичные данные были получены нами при обработке молочнотоварной фермы в Дагестане. После применения этилфенацина численность лесных и домашних мышей упала лишь на короткое время, но если после восстановления численность домашних мышей лишь ненамного превысила исходный уровень, то численность лесных заметно возросла (табл. 6.14). При этом лесные мыши появились в домах, где они раньше отсутствовали. Зверьки отлавливались даже на чердачных помещениях. Обратим внимание, что лесные мыши до обработки не встречались в домах. После обработки сюда проникали неоседлые, широко перемещающиеся животные.

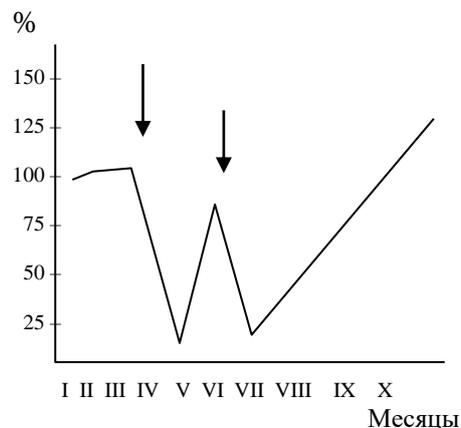


Рис. 17. Изменение численности серых крыс при однократных обработках (по Дэвис, 1977).

Таблица 14. Численность домовых и лесных мышей до и после обработки строений и территории молочнотоварной фермы в Дагестане этилфенацином на зерне (наши данные)

Время наблюдения	Вид	Помечено зверьков/улов на 100 л.с.	Из них оседлых/помечено до обработки	Эффект действия препарата: % гибели оседлых	Численность в % к исходной: оседлые/улов на 100 л.с
До обработки	Домовая мышь	62/32,1	26/26	-	100/100
	Лесная мышь	72/2,7	28/28	-	100/100
Через неделю	Домовая мышь	-/19,74	4/4	96,8	13,2/59,3
	Лесная мышь	-/3,6	4/4	94,0	16,0/130
Через месяц	Домовая мышь	86/38,6	16/0	100	61/119
	Лесная мышь	96/12,6	39/0	100	150/440

Как и для видов 2 группы, для неоседлых зверьков группы **1а** отмечены перемещения на значительные расстояния. Для лесных мышей отмечалось перемещение на расстояния около 2-х км, а для домовых мышей С.А.Шилова в Калмыкии отметила перемещение на расстояние 4,5 км.

Таким образом, *эффекты, возникающие в популяциях видов 1а группы при локальных воздействиях, с одной стороны, способны нивелировать эффект обработки, а с другой, могут иметь нежелательные эпизоотические последствия, связанные с усилением подвижности популяции.*

12.3. Необходимые объемы и периодичность воздействия. Сплошная систематическая дератизация.

Как следует из изложенного выше, эффективность воздействия во многом определяется популяционными особенностями видов. Рассмотрев принципиальную реакцию на локальные воздействия видов, относящихся к различным по функциональной организации популяции группам, мы можем прийти к следующим выводам. Локальное воздействие эффективно только для видов 3 группы. На виды 2 группы локальное воздействие не оказывает существенного влияния. Виды **1б** группы реагируют в зависимости от того, в какой фазе находится их популяция (так же как виды 3 группы или так же как виды 2 группы), но в целом к локальным воздействиям также нечувствительны. Виды **1а** группы не только нечувствительны к локальным воздействиям, но для них такие воздействия могут вызвать эффекты, препятствующие дальнейшему контролю численности и способные осложнять эпизоотологическую ситуацию. Каковы же должны быть воздействия, необходимые для достижения эффекта у млекопитающих, относящихся к двум последним группам.

Прежде всего, очевидно, что достижение эффекта при однократном воздействии на их популяции невозможно. Величина естественной смертности в популяциях мелких млекопитающих этих групп высока. Хорошо известно, что сезонные колебания численности массовых видов могут достигать десятикратной, а межгодовые ее колебания и большей величины. По данным Д.Дэвиса (Davis, 1953) на фермах до возраста 1 год доживает лишь 5% пасюков. На этом фоне воздействия с целью истребления грызунов могут оказаться вполне сравнимыми с нагрузками, которые популяция испытывает и без воздействия человека.

В тех случаях, когда воздействие на популяцию было однократным или нерегулярным, численность успевала восстановиться до исходного состояния. При этом темпы восстановления зависели лишь от репродуктивного состояния популяции (**рис. 18**), то есть однократное воздействие имело не регулирующее, а лишь модифицирующее действие (см. 5.1). Таким образом, *для достижения эффекта при подавлении численности за счет повышения популяционной смертности необходимо обеспечить постоянное, систематическое воздействие на популяцию в течение всего репродуктивного периода.*

Говоря о снижении численности, мы должны отчетливо представлять, что речь может идти только о численности популяции в целом. При воздействии на субпопуляционные единицы восстановление численности обеспечивается не только за счет размножения остаточной популяции, но и за счет повторного заселения. Ф.Роу с коллегами (Rowe et al., 1988) провел детальное наблюдение за восстановлением населения на фермах Великобритании. Благодаря индивидуальному мечению было показано, что после практически полного уничтожения аборигенных домовых мышей при обработках дифенацином и кальциферолом в смеси с варфарином численность практически сразу же восстановилась за счет вселения¹³. Таким образом, для достижения эффекта необходимо обеспечить охват всей популяционной территории. В 50-х годах 20 века в Советском Союзе была разработана концепция «сплошной систематической дератизации». Идея организации сплошной систематической дератизации принадлежит В.Г.Полежаеву, А.А.Кирину, Ю.В.Тощигину (Шилова, 1993).

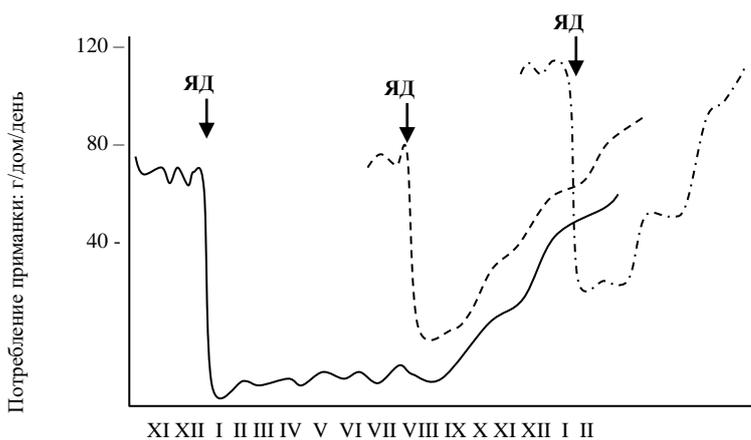


Рис. 18. Восстановление популяции серых крыс после применения яда в корейских деревнях (по Cho, 1948).

Суть сплошной дератизации может быть сведена к следующим основным положениям:

- Дератизация распространяется на все объекты города.
- Контроль состояния объектов проводится регулярно - два раза в месяц, т.е. 22 - 24 раза в год.
- В качестве дератизационного средства применяются антикоагулянты в виде сухих мучных приманок (в настоящее время могут быть использованы другие точки постоянного отравления грызунов, а вместо сыпучих приманок - липкие ядовитые покрытия, нанесенные на стенки специальных контейнеров).
- При организации обработок по принципу сплошной систематической дератизации эпизоотологическая обстановка, экономический ущерб от грызунов и даже уровень их численности не принимается во внимание.
- Освобожденная от грызунов площадь должна составлять не менее 80% территории (Шилова, 1993, с. 40).

Сплошная систематическая дератизация может обеспечить профилактический эффект, только тогда когда она проводится постоянно. Постоянное и массовое воздействие на популяции проблемных видов, достаточное для снижения их численности, может быть обеспечено лишь в условиях города. В этом случае возможен полный охват популяции контролируемого вида. Как известно, в Москве были выявлены дальние перемещения крыс, максимальное из которых составило около 10 км (Судейкин, 1976).

С конца 40-х годов сплошная систематическая дератизация проводилась в Москве, Ленинграде, Самаре, Нижнем Новгороде и др. городах (Полежаев, Киринов, Тощигин, 1983). Это, пожалуй, единственный способ эффективного подавления численности грызунов с помощью химического контроля численности (рис. 19).

¹³ Различные случаи восстановления численности при однократных локальных воздействиях хорошо разобраны в книге С.А. Шиловой (1993).

Отрицательными сторонами сплошной систематической дератизации являются ее дороговизна и избыточное внесение в среду высокотоксичных веществ. Последнего, правда, можно избежать. С.А.Шилова (1993) описывает ситуацию, когда в Чаунском районе Чукотки использовались следовые площадки, состоящие из муки с добавлением сахара, и лишь при появлении на них следов грызунов сюда добавлялся зоокумарин.

Систематическую дератизацию принято рассматривать как профилактическую. Однако обеспечить постоянное воздействие, равное систематической дератизации (по широте охвата территории и интенсивности), вне строений невозможно. Кроме того, *проведение систематической дератизации не препятствует проникновению в строения зверьков с очаговых территорий, то есть обеспечивается профилактика заселения объектов грызунами, но не профилактику заражения людей болезнями, распространяемыми мелкими млекопитающими.*

Таким образом, достижение эффекта при воздействиях на популяции проблемных видов за счет повышения смертности требует постоянного, широкого и очень интенсивного воздействия на популяцию. При этом ее оценка с позиций, рассмотренных выше (см. 10.1), может оказаться

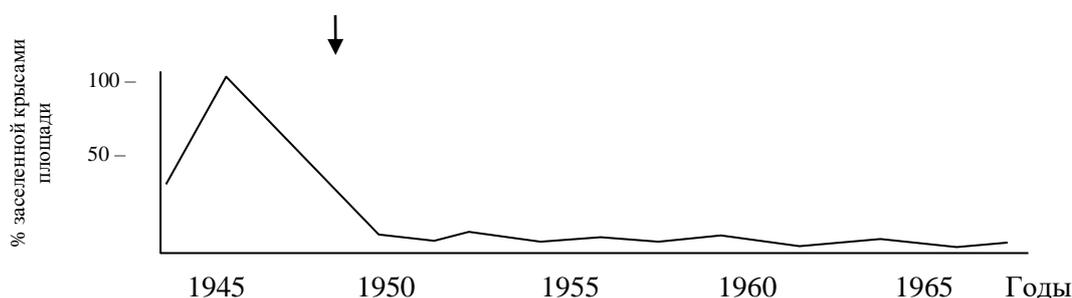


Рис. 19. Изменения процента освобожденной площади после начала сплошной систематической дератизации (стрелка). По М.И.Леву с соавт., 1972.

неоднозначной. Для того чтобы оценить приемлемость этой концепции, необходимо оценить ее как с точки зрения биоценологических последствий, так и с точки зрения профилактики возможного заражения людей зоонозными инфекциями.

Глава 13. Биоценологические и эпизоотологические последствия снижения численности популяции за счет повышения уровня смертности. Оправдано ли воздействие на популяцию с целью повышения смертности с медицинской точки зрения?

В начале второй части мы пришли к выводу, что управление популяциями животных может быть признано удовлетворительным, если в результате не происходит ухудшения среды обитания человека и достигается профилактический эффект в отношении его заражения зоонозными инфекциями. Удовлетворяет ли снижение численности популяции, за счет искусственного повышения ее смертности, этим условиям? Для ответа на эти вопросы необходимо рассмотреть какие биоценологические последствия может иметь искусственное снижение численности популяции, вызываемое различными способами, и не приведут ли к ухудшению эпизоотической ситуации и санитарно-гигиенического качества среды сами эти способы или изменения популяционных структур, вызванные воздействием.

13.1. Прямые и опосредованные последствия использования токсических препаратов для санитарно-гигиенического качества среды.

Прежде всего, необходимо подчеркнуть, что для контроля численности грызунов используются препараты, не обладающие избирательным действием, то есть высокотоксичные в отношении широкого круга животных (Шилова, 1993). Дозировки этих препаратов и их содержание в приманке должны быть достаточно высоки для того, чтобы обеспечить гибель мелких млекопитающих (в противном случае использовать эти средства контроля не имеет смысла). Выше мы говорили о том, что в общем виде токсичность препаратов зависит от уровня обмена. Удельная

интенсивность метаболизма падает с ростом массы тела. К.Шмидт-Нельсон (1987) считает, что это падение может быть описано уравнением (6)

$$P=70 M_T^{-0.25} \quad (6)$$

где P - удельная интенсивность метаболизма, а M_T - масса тела.

Это позволяет с большой вероятностью ожидать, что препараты, используемые для контроля численности мелких млекопитающих, окажутся еще токсичнее для животных большего размера и, в первую очередь, для человека. *Проводя контроль численности проблемных видов мелких млекопитающих, человек сознательно вносит в среду (в частности, в свое жилище) высоко токсичные химические вещества.* Их использование регламентировано правилами, малейшее отступление от которых приводит к **несчастным случаям**. Как было показано выше, для достижения эффекта при воздействии на популяцию мелких млекопитающих необходимо систематическое и массовое внесение таких препаратов. Это, само по себе, уже является сильным негативным фактором¹⁴. Если при использовании токсичных препаратов в жилище человека (при соответствующей культуре использования) можно избежать их попадания в окружающую среду, то при использовании отравленных приманок в открытых стациях попадание яда в среду неизбежно. Даже в том случае, если эти препараты полностью разлагаются¹⁵, они оказывают побочное действие, которое можно рассматривать в трех аспектах:

«1. Отравление нецелевых животных (преимущественно зерноядных птиц) при непосредственном поедании зерен, содержащих родентициды.

2. Вторичное отравление хищных птиц и млекопитающих при поедании зверьков, получивших яд.

3. Биоценотические нарушения, вызванные вымиранием определенных видов млекопитающих - важнейших компонентов живой системы» (Шилова, 1993, с. 67).

Детально рассмотрев все эти аспекты, С.А.Шилова (1993) приходит к следующему заключению: «Биоценотические последствия массированных обработок могут носить самый разнообразный характер. При прямом контакте с отравленной приманкой можно ожидать длительного снижения численности зерноядных птиц, кормящихся на земле, или их массовой одномоментной гибели во время кочевков. Вторичное отравление хищников - миофагов может оказаться губительным для редких и исчезающих видов. Наконец, еще далеко не изучены последствия исчезновения из биоценозов массовых видов мелких млекопитающих, трофические и топические функции которых многообразны» (с. 78).

Все три перечисленных аспекта могут сказаться на функционировании экосистемы и привести к изменениям в ее средообразующей деятельности. В главе 7 мы постарались обосновать, что значительные отклонения в структуре биоценозов рано или поздно приводят к отклонению параметров среды от привычного состояния, что равно ухудшению ее качества для человека.

Таким образом, использование токсичных препаратов для контроля численности мелких млекопитающих может иметь негативные последствия, как непосредственно связанные с внесением токсикантов в среду, так и опосредованные биоценотическим действием отравленных приманок.

13.2. Биоценотические последствия снижения численности мелких млекопитающих

Биоценотический вклад мелких млекопитающих может быть очень существенен. Это не только прямое участие зверьков в сетях питания. В 1994 г, Си.Г. Джоунз с соавторами ввел, а в 1997

¹⁴ Использование высокотоксичных препаратов было бы еще допустимо в экстренных случаях, если бы они находились под единым, жестким контролем. К сожалению, сейчас высокотоксичные препараты свободно продаются населению и используются без необходимого контроля.

¹⁵ Автору не удалось обнаружить данных о поведении родентицидных препаратов в природных экосистемах. Можно, однако, предполагать, что некоторые из них имеют тенденцию к накоплению. Так, Л.Д.Вороновой с соавторами (1977), показано, что глифтор обнаруживается в яйцах птиц, получавших этот препарат. По-видимому проведение таких исследований в отношении применяемых массово родентицидов было бы целесообразно.

г. развил представления о живых организмах, как о силе конструирующей экосистемы «ecosystem engineering» (Jones et al., 1994, 1997). Это определение звучит следующим образом.

«Физическими конструкторами экосистемы являются организмы, которые прямо или косвенно влияют на пригодность ресурса для других организмов, вызывая устойчивые изменения живого или неживого вещества. Физическое конструирование экосистем организмами может осуществляться за счет физической модификации, поддержания существующих или создания новых местообитаний. Экологические последствия такого конструирования для других видов проявляются благодаря тому, что устойчивые физические изменения прямо или косвенно влияют на доступность ресурса для своего или других видов» (цит. по Dickman, 1999).

В общем виде можно говорить об аллогенном и аутогенном конструировании среды. При аутогенном конструировании деятельность организмов прямо приводит к модификации среды обитания. Так, например, падение сучьев модулирует микроклимат и местообитания для других видов. В противоположность этому, при аллогенном конструировании окружающая среда изменяется и переходит из одного состояния в другое за счет механической или иной деятельности организмов.

Х. Дикман (Dickman, 1999) обращает внимание на то, что Джоунз предлагает рассматривать такие процессы, как опыление, распространение семян и трофические связи, как самостоятельные явления. Однако в действительности эти процессы взаимосвязаны и есть смысл рассматривать их в целом, как конструирование биоты (biotic engineering). Он посвятил экосистемной деятельности грызунов специальный обзор, в котором рассмотрел их значение с указанных выше позиций. На наш взгляд, эта схема подходит и для мелких млекопитающих представителей других отрядов.

В качестве примера простого аллогенного конструирования приводится устройство нор. Эти норы являются убежищами для видов, которые не могут строить их сами, например для ящериц, змей и многих видов беспозвоночных животных. В более сложных случаях роющая деятельность животных может приводить к перемещениям и перемешиванию значительных масс грунта. Так, гоферы (США) могут перемещать около 15 кг почвы на 1 га за год (Ross et al., 1968). Сравнение земли из гоферовых куч и ненарушенных участков показало различия в текстуре, содержании органики, способности к удержанию воды и пр. Эти различия обеспечивают поддержание растительного разнообразия прерий. Исчезновение гоферов приводит к деградации растительных сообществ (Martinsen et al., 1990). Огромное значение роющей деятельности грызунов для формирования растительного покрова наших степей было показано А.Н.Формозовым (1962). Вынос на поверхность обедненных слоев почвы позволяет существовать ряду видов, которые отсутствовали бы в биоценозе, так как не выдерживают конкуренции с видами, произрастающими на более богатых участках. Ключевая роль роющих видов в поддержании определенной геохимии почв, динамике развития и самом формировании биоценоза хорошо показано для щебнистых степей Тувы (Шилова и др., 1977; Ондар, 2000).

Наиболее очевидны последствия разрушения в бедных биоценозах, где трофические и топические связи наиболее просты и могут легко быть разрушены. Одним из примеров таких относительно просто устроенных сообществ является горная щебнистая степь Тувы. Одно из центральных мест в нем занимает монгольская пищуха. Ее норы являются постоянным элементом ландшафта, занимая до 40% территории. С норами этого вида связано существование различных видов птиц, млекопитающих, насекомых, а сама пищуха является важнейшим пищевым ресурсом, фактически определяя в некоторые годы присутствие на территории нескольких видов хищных птиц. Занимая одно из ведущих (по численности) мест в биоценозе, пищуха одновременно является одним из основных участников эпизоотий чумы в регионе. Против нее проводятся истребительные мероприятия. Рассматривая все эти аспекты, С.А. Шилова с соавторами (1977) обращают внимание на то, что безоглядное истребление этого вида может привести к полному разрушению биоценоза. Вместе с тем, дезинсекция нор может способствовать оздоровлению очага, не нанося природе столь разрушительного ущерба (Шилова и др., 1977). Реальная картина разрушения биоценоза на локальных участках была получена при полном истреблении пищух с использованием стерилизанта севина (подробнее см. 14.1.1). В результате «через 9 лет обработанный участок представлял собой мертвый ландшафт» (Шилова, 1993). Норы пищух полностью разрушились. Погибли не только сами пищухи, но и все животные, жизнь которых была связана с норами этих зверьков.

По-видимому, до сих пор недооценивается участие мелких млекопитающих в распространении семян, спор грибов и бактерий и возможная роль мелких млекопитающих как

опылителей. В частности, выявлен вид грибов, споры которых, пройдя пищеварительный тракт, прорастают с большей вероятностью. Известно поедание плодовых тел некоторых грибов, и если эти споры сохраняют жизнеспособность, пройдя пищеварительный тракт зверьков, роль мелких млекопитающих в распространении грибов может оказаться существенной (Dickman, 1999). В этом случае можно говорить и о роли мелких млекопитающих в возобновлении древесных пород, с которыми грибы образуют микоризу. Х. Дикман приводит очень интересные данные о том, что изъятие грызунов из системы может неожиданным образом сказаться на разнообразии насекомых и на скорости разложения листового опада. Нашими исследованиями было установлено распространение более полутора сотен видов микромицетов на шкурках мелких млекопитающих (Щипанов и др., 2003, 2006). Эти гриба в значительной мере определяют разложение целлюлозы и, соответственно, динамику экосистемы в целом.

Все это позволяет сделать вывод, что *снижение численности массовых видов мелких млекопитающих может вызвать резкие структурные изменения в биогеоценозе и привести к его разрушению, независимо от того какими средствами оно достигнуто. Таким образом постоянное подавление численности массовых видов мелких млекопитающих способно привести к деградации среды обитания человека.*

13.3. Возможные эпизоотические последствия воздействий на популяции мелких млекопитающих.

Основанием для профилактического истребления грызунов служит предположение о том, что снижение их численности будет способствовать также и снижению риска заболевания инфекциями, разносчиками которых они являются. У нас есть основания сомневаться в том, что это положение справедливо во всех случаях.

В предыдущей главе мы рассмотрели реакции видов, относящихся к различным по функциональной организации группам. Среди них виды, относящиеся к группе **1a**, способны изменить тип функционирования в ответ на воздействие. *Это имеет два последствия, которые могут осложнить эпизоотическую ситуацию и способствовать увеличению вероятности контакта человека с возбудителем:*

- *увеличение общей подвижности популяции может способствовать увеличению межвидовых контактов и распространению эпизоотии;*
- *отсутствие охраны резидентами участков своего обитания может облегчить вселение нерезидентных особей своего вида, которые ранее перемещались по очаговой территории, и сами являются источниками инфекции или несут переносчиков, способных передавать заболевание, а также вселение особей других видов (резервуаров инфекции), в норме не проникающих в жилье.*

Рассмотрим эти положения более подробно.

13.3.1. Межвидовые контакты мелких млекопитающих.

Перемещаясь по территории, мелкие млекопитающие, чаще всего, используют одни и те же удобные пути перемещений. В результате на большом пространстве можно выделить несколько точек, где вероятность встреч между представителями разных видов достаточно высока. Такие места можно обнаружить практически в любых биотопах. Как правило, местами наиболее вероятного контакта различных видов являются пути магистральных перемещений зверьков. Эти места активно посещаются как оседло обитающими, так и свободно перемещающимися особями разных видов. С учетом того, что неоседлые особи способны перемещаться на расстояния в несколько км, можно представить, насколько возрастает вероятность их заражения по сравнению с резидентами. Одним из мест наиболее вероятного эпизоотического контакта являются норы грызунов. Для выяснения того, насколько значимым может быть этот фактор, нами было проведено специальное исследование частоты посещения нор различными видами мелких млекопитающих в природном очаге чумы в Калмыкии.

Несмотря на то, что различные авторы расходятся в мнении о полигостальности или моногостальности очагов чумы, никто не отрицает, что в эпизоотию могут вовлекаться различные

виды млекопитающих. Очевидно, что вовлекаемые в эпизоотию виды могут обеспечивать широкий горизонтальный разнос инфекции. Вовлечение в эпизоотию различных видов является характерной чертой природного очага северо-западного Прикаспия. Как известно, в 1982 г. Буркин с соавторами

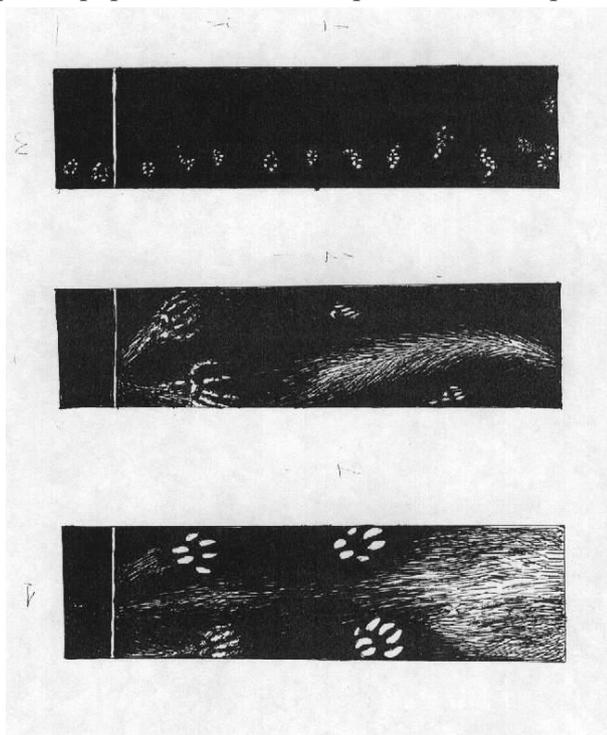


Рис. 20. Следы домашней мыши, полуденной песчанки и малого суслика (сверху вниз) на полосках закопченной бумаги, введенных в нору.

характеризовал эпизоотию в Калмыкии как «остроразлитую», отмечая включение в процесс песчанок, мышей и землероек. Особенностью Прикаспийского очага является его динамичность, связанная с флуктуациями Каспия. При этом, как отмечал Лавровский (1962а,б), инфекция может персистировать и без участия малого суслика, удерживаясь лишь на песчанках с вовлечением других мелких млекопитающих.

Чума является трансмиссивной инфекцией, в которой роль переносчиков принадлежит блохам. Как известно, часть блох периодически находится во входах нор. Существует даже специальная методика сбора блох с использованием фланелевого шланга. Известно, что специфичные для определенного вида блохи могут обнаруживаться на различных видах. Известно также, что голодные блохи могут нападать на любых теплокровных животных, находящихся поблизости. Таким образом, находясь во входе норы больного животного, зверек может быть укушен инфицированной блохой или перенести ее в другое место. Возможна и обратная ситуация. Больной зверек, забежавший в чужую нору, может быть укушен блохой хозяина норы,

которая впоследствии заразит и самого хозяина. Все это позволяет предполагать, что посещение входов нор различными видами может иметь существенное значение в поддержании и распространении эпизоотии.

Посещение нор изучали с использованием полосок закопченной бумаги, помещенной в ход. Следы малых сусликов, полуденных песчанок и домашних мышей хорошо различались (рис. 20).

Обнаружено, что норы малых сусликов и песчанок интенсивно посещались другими видами (табл. 15). Обратим внимание на то, что норы малого суслика интенсивно посещались полуденными песчанками. Это можно объяснить различной суточной активностью зверьков (табл. 16).

Среди видов, посещавших чужие норы, наибольшее внимание привлекает домовая мышь. С одной стороны, хорошо известно ее вовлечение в эпизоотии чумы, а с другой, именно домовая мышь проникает в жилище человека.

В 1980 г. нами было проведено специальное исследование, когда посещение нор изучалось параллельно с мечением, проводимым на 1 гектарной площадке.

Было выявлено, что число заслеженных следовых площадок коррелировало ($r=0,75$) с числом выявленных на площадке мигрантов. Заметим, что из рассмотренных видов для домашней мыши была выявлена наиболее высокая подвижность (наибольшее отмеченное расстояние, на которое переместился меченый зверек, составило около 4,5 км от места мечения). Очевидно, что проникновение домашних мышей из очаговых территорий в жилище человека нежелательно, так как весьма велика вероятность того, что эти вселенцы контактировали с больными животными.

**Таблица 15 Посещение жилых нор малого суслика и полуденных песчанок полуденными песчанками и домовыми мышами на площадке мечения 1 га
1981 г, в Черноземельском районе Калмыкии (наши данные)**

Норы видов: число наблюдае- мых нор/ выставлено следовых площадок	Дата	Число пойманных на площадке зверьков		Посещено нор / заслежено площадок			
		Песчанки	Мыши	Полуденными песчанками		Домовыми мышами	
				N	%	N	%
Малого суслика 40/480	05.14	21	6	35/67	88/84	9/16	23/20
	05.15	20	4	36/70	90/88	2/2	5/3
	05.16	18	7	33/68	83/85	10/16	25/20
	05.17	20	3	36/62	90/78	1/1	3/2
	05.18	16	4	33/66	83/83	2/2	5/3
	05.19	22	6	37/67	93/84	9/16	23/20
	За шесть дней			37/406	93/85	16/53	40/11
	Среднее за день			35/68	88/85	6/9	15/11
Полуденных песчанок 24/288	05.14	21	6	24/46	100/96	10/18	42/38
	05.15	20	4	24/42	100/86	7/12	29/25
	05.16	18	7	24/44	100/92	10/18	42/38
	05.17	20	3	24/48	100/100	7/14	29/29
	05.18	16	4	22/44	92/92	7/14	29/29
	05.19	22	6	24/46	100/96	10/18	29/29
	За шесть дней			24/270	100/94	11/94	46/33
	Среднее за день			24/45	100/94	9/16	38/33

**Таблица 16 Посещение нор малого суслика полуденными песчанками и хозяином в течение суток
в 1981 году в Черноземельском районе Калмыкии (наши данные)**

Время суток	Поставлено	Число/% заслеженных следовых площадок		
		Обнаружены следы		
		Малого суслика	Полуденных песчанок	Обоих видов одновременно
9.00 – 13.00	118/100	118/100	0	0
13.00 – 18.00	118/100	100/84,7	0	0
18.00 – 20.00	118/100	71/60,2	12/10	12/10
20.00 – 22.00	118/100	50/42,4	18/10	0
22.00 – 9.00	118/100	0	118/100	0

13.3.2. Охрана участка и вероятность вселения зверьков с энзоотичных территорий.

Разрушение стабильных группировок в жилых постройках может привести к вселению в них зверьков с очаговых территорий. Мы можем привести, по крайней мере, три примера того, как «профилактическая» дератизация способна приблизить возбудитель инфекции к человеку. Эти ситуации наблюдались в очагах чумы, туляремии и ГЛПС.

Чума. Изучая экологию домовых мышей в Калмыкии, Б.Р.Краснов и И.С.Хохлова (1994) описали группировки, которые характеризовались стабильностью состава и охраняли свои участки. Такие группировки существуют в постройках поселка. В летнее время часть зверьков выселяется в прилегающие к домам заросли бурьянистой растительности и образует здесь также стабильные группировки, которые охраняют свою территорию. На обитающих в поселках зверьках была обнаружена блоха *Leptopsilla segnis*, не встречающаяся в природе. На живущих в природе домовых мышях паразитирует *Ceratophyllus mokrzeckiui*, общая с полуденной песчанкой блоха, способная к передаче чумы (Хохлова, Князева, 1983). Было показано, что разрушение группировок приводит к появлению в домах домовых мышей, приходящих из природных территорий. Это происходит потому, что при существенном нарушении структуры группы домовые мыши - резиденты перестают охранять свою территорию. На месте контролирующей субъединицы возникает восстанавливающая (выше мы уже подробно рассматривали явление изменения функции у домовых мышей в ответ на воздействия). После проведения дератизационных работ в строениях значительно увеличилось количество

неоседлых домовых мышей, приходящих с очаговой территории. Соответственно и индекс обилия блох *Ceratophyllus mokrzheckiyi* повысился более чем в 10 раз, от 0,03 до 0,4. Очевидно, что при таких результатах не имеет смысла говорить о профилактическом значении поселковой дератизации.

Туляремия. Сходную ситуацию мы наблюдали и при обработке молочнотоварной фермы в Дагестане, когда после проведенных истребработ на место обитавших ранее оседло домовых мышей стали проникать неоседлые домовые и лесные мыши (эта ситуация уже была описана выше, см. 12.2.3). Здесь мы хотим подчеркнуть лишь, что зверьки, попадавшие в дома после обработок, приходили издалека и в процессе перемещений использовали в качестве убежищ норы общественных полевков. Последние являются резервуаром туляремии в данном регионе, однако сами общественные полевки далеко не мигрируют и в строения человека не попадают. Таким образом, после обработки создалась ситуация, когда занос инфекции в места наиболее вероятного контакта человека с возбудителем увеличился. Истребление полевков в этой ситуации также было бы бессмысленным, так как возбудитель сохраняется в подстилке гнезда.

ГЛПС. Пожалуй, наиболее неприятная ситуация возникает при обработке поселков в очагах геморрагической лихорадки с почечным синдромом (ГЛПС). В настоящее время это одна из наиболее актуальных природноочаговых инфекций, распространенная как в мире (Mills, 1999), так и в России (Tkachenko et al., 1999). В России эта инфекция обнаружена в 61 из 89 административных областей. Возбудитель ГЛПС относится к роду хантавирус и в настоящее время насчитывает 14 - 16 серотипов. На территории России наиболее широкое распространение имеет ханавирус Пуумала, основным резервуаром которого в природе является европейская рыжая полевка. В последнее время геморрагическая лихорадка занимает ведущее место в структуре природноочаговых заболеваний, регулярно давая эпидемические вспышки (более 20 тыс. случаев в год).

ГЛПС у рыжих полевков протекает как хроническая бессимптомная инфекция, не оказывающая влияние на жизнедеятельность полевков (Gavrilovskaya et al., 1990; Bernshtein et al., 1999). Антитела к вирусу обнаруживаются в течение всей жизни особей, однако их наиболее интенсивное выделение происходит в первый месяц после заражения (Бернштейн и др., 2000). Наиболее опасным для человека в природных очагах Европейской части России считается вирус, выделенный из рыжих полевков (Мясников, 1993). Заражение может происходить при попадании вируса в организм с едой или при вдыхании с пылью. Именно последний способ заражения делает эту инфекцию наиболее опасной. Для заражения достаточно, чтобы в жилище человека побывала полевка, способная выделить вирус в среду.

Для рыжих полевков свойственны многолетние колебания численности, в ходе которых изменяются и показатели некоторых популяционных структур. В оптимуме ареала периодически (примерно раз в три года) в популяционном цикле наблюдается фаза, когда размножение зверьков начинается еще до схода снежного покрова. Именно такое состояние популяции (не всегда связанное только с высокой численностью) приводит к появлению большого количества зверьков, способных выделять вирус. По мнению А.Д.Бернштейн с соавторами (2000), в те годы, когда обнаруживается подснежное размножение, можно с ожидать эпидемического проявления ГЛПС¹⁶.

Согласно действующей инструкции одновременно проводятся профилактические обработки строений и прилегающей территории против всех грызунов, независимо от вида. При этом предполагается, что однократная обработка полосы шириной 600 м окажется достаточной для устойчивого подавления численности рыжих полевков. Вместе с тем, хорошо известно, что рыжая полевка характеризуется быстрыми темпами восстановления, и освобождение локальных участков не оказывает существенного воздействия на численность вида (Анджеевский, Вроцлавек, 1962; Большаков и др., 1973). Заселение освобожденных участков происходит за счет вселения на них неоседлой части популяции. Таким образом, после обработки территории против рыжих полевков не только быстро восстанавливается численность, но и увеличивается количество попадающих сюда неоседлых зверьков. Это уже, само по себе, увеличивает вероятность проникновения рыжих полевков в места наиболее вероятного контакта с человеком.

Ситуация усугубляется тем, что при обработке строений разрушаются группировки домовых мышей, ранее препятствовавшие проникновению сюда других видов грызунов. Эта ситуация была описана при мечении домовых мышей на Звенигородской биостанции МГУ (Краснов, Хохлова,

¹⁶ Вне оптимума ареала заболевание, как правило, связано с пиковой численностью.

1989). Если первоначально в строениях встречались лишь домовые мыши, то после их истребления сюда проникли виды, ранее встречавшиеся лишь около зданий: лесная мышь и рыжая полевка (рис. 21).

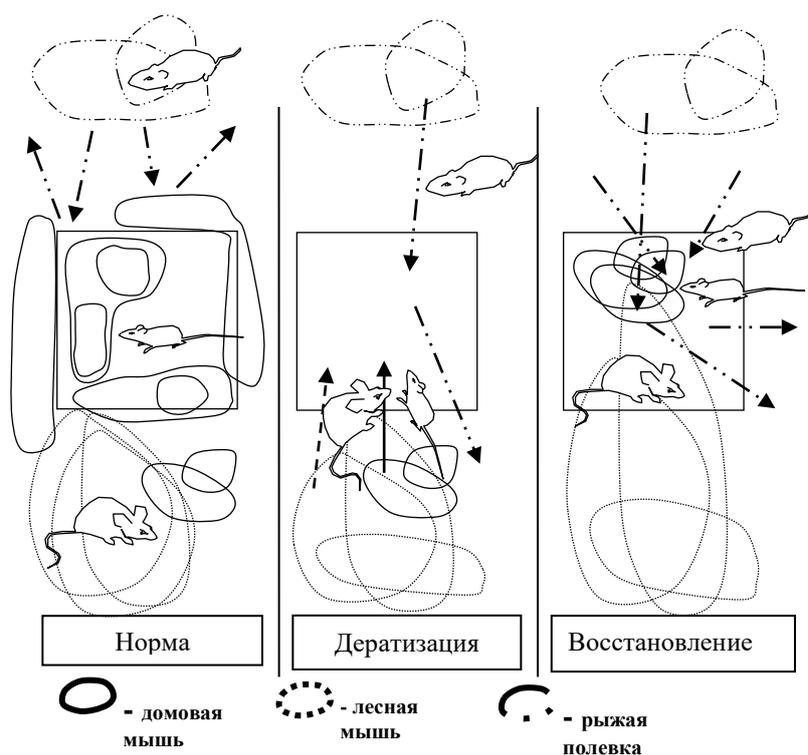


Рис. 21. Схема изменения видового состава и распределения грызунов в сельских строениях после проведения дератизации (по С.А.Шиловой, 1993).

Итак, во всех случаях, в результате «профилактических» мероприятий, основанных на подавлении численности, сложились ситуации, когда проникновение зверьков - возможных носителей возбудителя или переносчика, способного заразить человека, стало более вероятным.

13.4. Оправдано ли прямое подавление численности с медицинской точки зрения?

В разделе 10.1. второй части мы пришли к выводу, что профилактические мероприятия по снижению численности должны удовлетворять двум требованиям: не приводить к ухудшению качества среды обитания человека и не

повышать вероятность его заражения инфекциями, в распространении которых участвуют мелкие млекопитающие.

Рассмотрев прямое подавление численности за счет увеличения смертности составляющих популяцию особей, мы можем сделать определенные обобщения. Достижение эффекта возможно лишь при систематическом воздействии на всем популяционном пространстве. Это требует постоянного внесения в среду избытка высокотоксичных (в том числе и для человека) препаратов. Помимо прочего, использование препаратов, высокотоксичных для всех теплокровных животных при химических способах ограничения численности (родентицидов избирательного действия до настоящего времени неизвестно), способно прямо ухудшить качество среды обитания человека. В случае достижения эффекта в природе, то есть при устойчивом подавлении численности, возможно разрушение биоценоза, что также ведет к ухудшению качества среды обитания для человека. Во всех случаях, когда численность подавляется периодически, отмечается увеличение доли неоседлых особей, что может приводить к увеличению числа межвидовых эпизоотически значимых контактов. Одним из последствий изменения популяционных структур после воздействия является прекращение охраны участков резидентами. Это позволяет проникать на освободившуюся территорию неоседлым зверькам, приходящим с очаговых территорий разносчикам самой инфекции или эктопаразитов - переносчиков инфекций.

Таким образом, воздействие на популяцию с целью понижения численности за счет увеличения смертности - трудоемкий, дорогостоящий, но малоэффективный способ управления популяциями. В результате такого воздействия риск заражения людей болезнями, распространение которых осуществляется мелкими млекопитающими, может возрасти. Все это позволяет заключить, что прямое подавление численности не соответствует задачам, сформулированным нами в предыдущем разделе.

Глава 14. Воздействие на численность за счет уменьшения темпов прироста

Воздействие на численность за счет снижения темпов рождаемости с позиций популяционного подхода выглядит более перспективно. При таком воздействии на популяцию не нарушается структура сложившихся группировок, и резиденты продолжают охранять свои участки. Снижение темпов размножения приводит к увеличению оседлости популяции за счет уменьшения количества неоседлых особей. Все это позволяет рассматривать такое воздействие как шаг в сторону именно управления популяциями, а не их истребления. По-видимому, в ряде случаев снижение плодовитости и поддержание заселенности территории на допустимом уровне является единственно возможным способом контролирования ситуации. Так, например, изучая структуру популяции бездомных собак в Москве, А.Д.Поярков (1989) обнаружил, что оседлые собаки образуют группы, характеризующиеся определенной иерархической организацией, охраняющие свою территорию и препятствующие проникновению бродячих собак. Численность в таких группах регулируется по принципу обратной связи. Истребление группы или ее части приводит к активизации размножения, а охраняемая ранее территория становится доступна для бродячих животных. Рассматривая перспективы регуляции численности таких собак, автор приходит к выводу, что сохранение постоянного населения на территории стратегически более выгодно, так как позволяет иммунизировать обитающих здесь животных. При этом поддержание стабильной численности на оптимальном уровне возможно за счет стерилизации сук. В этом случае на территорию стаи не происходит внедрения новых собак, состав группировки стабилен, может легко контролироваться и быть вакцинирован против бешенства (Поярков и др., 2000).

Изменение темпов прироста может быть достигнуто двумя путями. Во-первых, за счет прямого воздействия на рождаемость. Во-вторых, за счет включения механизмов самоограничения темпов прироста, при более низком пороге численности - K (см. 5.2, уравнение 3).

Первый путь наиболее очевиден. Уменьшения рождаемости можно достичь за счет нарушения хода созревания самцов и самок, беременности или имплантации. Идея о контроле численности за счет изменения темпов размножения появилась почти одновременно с идеей контроля за счет увеличения смертности. Снижение численности популяции путем стерилизации животных предлагал еще Е.Ф.Книплинг (Knippling) в 1938 г (цит. по Marsh, 1988).

Второй путь более сложен, но, по-видимому, и наиболее перспективен. Это воздействие на структуру группы, с целью нарушить нормальный ход воспроизводства. Выше мы уже обсуждали, что восприятие плотности опосредованно определенными поведенческими взаимоотношениями членов группы (см. 4.1; 4.2). Можно ожидать, что, изменив поведение зверьков, мы повлияем и на темпы воспроизводства.

Ни первый, ни тем более второй подход до сих пор не нашли широкого применения в практике. Вместе с тем, по каждому из рассмотренных направлений имеются конкретные разработки, позволяющие рассматривать перспективу их использования.

14.1. Прямые воздействия с целью подавления размножения.

14.1.1. Использование хемотрестерилиантов.

В своем обзоре, посвященном популяционным основам контроля численности мелких млекопитающих, С.А.Шилова (1993) детально разбирает известные случаи использования различных препаратов, вызывающих нарушение полового созревания и беременности. Мы остановимся лишь на наиболее общих положениях и примерах. По расчетам Е.Ф.Книплинга и МакГюре (Knippling, McGuire, 1972), уничтожение 70 - 90% популяции крыс не препятствует ее быстрому восстановлению, в то время, как стерилизация такого же количества особей вызывает изменения, после которых наступает длительная депрессия численности.

В конце 50-х Д.Дэвис (Davis, 1961) провел серию экспериментов с крысами, используя в качестве стерилианта тритилэминолин, и получил положительные результаты. Наибольший интерес к использованию стерилиантов возник в 60-е годы, когда появились препараты, предотвращающие нежелательную беременность у женщин. По мнению Р.Марша (Marsh, 1988), для использования в

практике стерильянты должны удовлетворять следующим требованиям: обеспечивать эффект в течение не менее полугода, хорошо поедаются с приманкой и оказывать одновременное действие на самцов и на самок. Таким условиям удовлетворяет сравнительно небольшой набор веществ, среди которых эпилблок, этиленэмил, местранол, тестостерон, диэтилстильбестрол и др. *К сожалению, эти вещества оказывают стерилизующее действие и на человека.* Поэтому вслед за С.А.Шиловой мы не можем согласиться с утверждением Р.Марша о том, что использование стерильянтов (по крайней мере в современном виде) безопасно для окружающей среды.

По мнению Р.Марша и В.Говарда (Marsh, Novard, 1974) стерильянты могут иметь решающее значение при уничтожении остаточных популяций. Действительно, имеется достаточно большое количество примеров длительного снижения численности при использовании искусственных стерильянтов (Шилова, 1993). Остановимся на примере использования севина. Этот пример позволяет охарактеризовать различные аспекты использования химических препаратов, вызывающих нарушение хода размножения.

Препарат севин первоначально был разработан как высокоэффективный инсектицид - заменитель ДДТ. Этот препарат устойчив в среде, плохо разлагается и может попадать в растения. По данным А.В.Денисовой (1976), после обработки участка 85% смачивающимся порошком, он был обнаружен через год в траве в количестве 100 мкг/кг. Таким образом, с одной стороны, препарат имел длительное действие, необходимое для обеспечения эффекта при использовании стерильянтов, а с другой, представлял несомненную опасность, так как имел явную тенденцию к накоплению в среде. В результате однократной обработки поселения монгольской пищухи через 9 лет поселение полностью вымерло. Выше мы уже рассматривали биоценологическую роль мелких млекопитающих. Картину запустения и разрушения биоценоза, последовавшего за этой однократной обработкой, живо описывает С.А.Шилова (1993), которая указывает на недопустимость подобных воздействий в природе.

В настоящее время использование севина категорически запрещено в связи с тем, что он токсичен для млекопитающих вообще, в том числе и для человека. Хотелось бы еще раз подчеркнуть необходимость всестороннего анализа поведения препарата в среде и его побочного действия до того, как он будет внедрен в практику.

14.1.2. Специфические заболевания как фактор снижения рождаемости

Заболевание некоторыми инфекциями и заражение паразитами может приводить к бесплодию. В частности, так действует заражение нематодой *Capillaria hepatica*. Разработки в этом направлении проводились Г.Сингелтоном и Д.Спраттом (Singelton, Spratt, 1986; Spratt, Singelton, 1986). Было показано, что заражение этой нематодой влияет на выживаемость в натальный период и в период выкармливания молодняка и может привести к снижению численности во время ее экстремальных подъемов. Других специальных разработок по этому поводу нам не известно.

14.1.3. Иммуноконтрацепция

Различные варианты иммуноконтрацепции в настоящее время является одним из наиболее разрабатываемых направлений в контроле численности, основанном на снижении плодовитости (Chambers et al., 1999). Иммуноконтрацепция основана на эффекте включения иммунной реакции (наработка антител или специфических клеток иммунной системы) на появление зрелых половых клеток, ответственных за репродукцию. Такая иммунная реакция может вызвать нарушения при оплодотворении, имплантации или развитии зиготы. В итоге собственное иммунное действие организма подавляет воспроизводство и ведет к бесплодию. В идеальном случае иммуноконтрацепция должна приводить к бесплодию, не нарушая эндокринный статус особей и соответственно их социального поведения - основы поддержания структуры групп. Одним из наибольших достоинств такого подхода является его видоспецифичность, так как белки, которые вызывают иммунный ответ, специфичны для каждого вида (Tyndale-Biscoe, 1994).

Были разработаны вакцины, содержавшие иммуногены, которые заставляли организм распознавать белки своих половых клеток как «чужие» и запускать иммунные реакции организма (Dunbar, 1997). Однако такой метод мало подходит для широкого применения. Он требует индивидуальной вакцинации животных. В связи с этим возникла идея доставлять антиген, используя

в качестве промежуточного звена носители, которые сами циркулируют в популяции. В 1987 г. была предложена схема (рис. 22), в которой роль промежуточного звена (носителя) отводится вирусу (Tyndale-Biscoe, 1994).

Антитела могут быть антигаметные и антизиготные. В первом случае нарушается процесс оплодотворения, а во втором - развития зиготы. Наиболее перспективными в качестве антигена были признаны белки спермы. Среди них были выбраны те, которые отвечают за связывание спермы во время оплодотворения. В качестве носителя были выбраны вирусы, циркулирующие в популяциях домашних мышей. Предпочтение было отдано цитомегаловирусу мыши (Cytomegalovirus), так как он в природе (Австралия) циркулирует в популяциях домашних мышей. С помощью генной инженерии в геном вируса были введены гены, ответственные за производство белков, вызывающих связывание сперматозоидов с яйцеклеткой в момент оплодотворения. В результате испытания препарата на линейных мышах были выявлены хорошие титры антител к этому белку и обнаружен эффект бесплодия при разведении животных в неволе (Chambers et al., 1999).

При попытках внедрения препарата в практику возникли неожиданные препятствия, связанные с неприятием в широких слоях населения продукции, получаемой методами генной инженерии. Однако, на самом деле, и вирус и белки, против которых нарабатываются антитела, специфичны для мышей и не могут оказывать аналогичное действие на другие (даже близкие) виды. В частности, для крыс необходима наработка своего, «крысиного» штамма. На наш взгляд, осторожность при использовании этого метода должна была бы быть связана прежде всего с тем, что в природе появляется модифицированная видоспецифичная инфекция, которая может потенциально истребить вид вообще, но при этом не предусматривается вакцинация против самого вируса. В таком случае, эффект может ничем не отличаться от поголовного истребления вида другими средствами. Если в условиях Австралии, где разрабатывался этот метод, такое воздействие может быть оправдано (домовая мышь была интродуцирована на континент человеком), то в других областях исчезновение этого вида может привести к непредсказуемым последствиям.

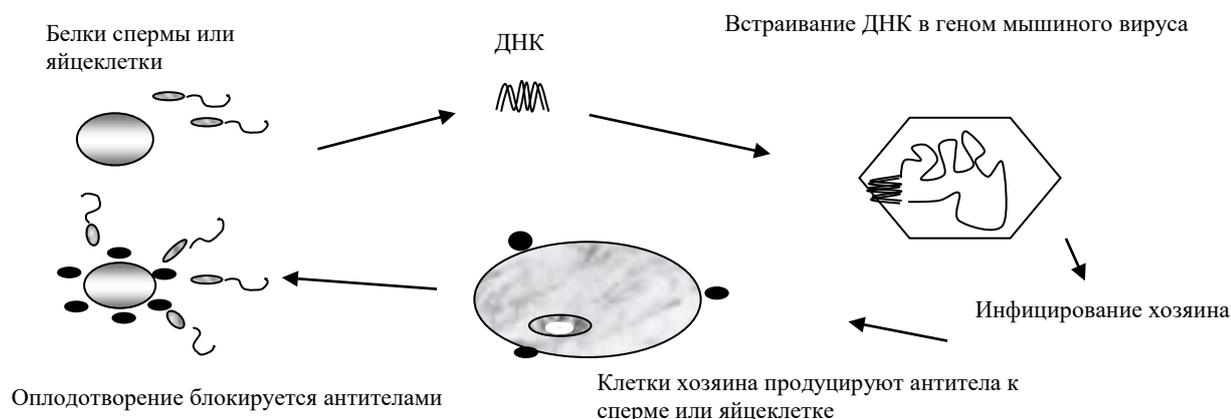


Рис. 22. Концептуальная схема иммуноконтрацепции с участием вируса-носителя (по Chambers et al., 1999).

Гены, ответственные за производство специфических белков половых клеток с помощью генной инженерии встраиваются в геном вируса. После инфицирования вида-хозяина нарабатываются антитела, которые препятствуют оплодотворению яйцеклетки

14.1.4. Ольфакторные факторы нарушения воспроизводства

Репродуктивные процессы у млекопитающих во многом схожи и вряд ли можно ожидать появления препаратов, действующих только на мелких млекопитающих и не вызывающих нарушения репродуктивного процесса у других млекопитающих. Вместе с тем, известно, что виды очень специфично реагируют на различные запахи.

Роль ольфакторной коммуникации в жизни млекопитающих трудно переоценить. Огромная часть информации о состоянии популяции поступает к особям вместе с запахами (Brown, 1977, 1999;

Stoddart, 1980). Пахучие вещества - феромоны - могут сильно влиять на поведение зверьков, в частности, на созревание и эструс самок крыс, готовность зверьков к спариванию и т.д. (Соколов и др., 1990). Эти реакции уже давно хорошо известны и идея использования феромонов не нова (Marsh, Novard, 1979). Одна из возможностей использования запахов в качестве средства управления популяциями млекопитающих связана с тем, что для многих растительноядных видов запах хищника может являться репеллентом (Stoddart, 1980; Berton et al., 1998). Показано, в частности, что запах лис является сильным модулятором поведения крыс. В местностях, где численность этих хищников высока, крысы меняли характерную для них ночную активность на нехарактерную - дневную (Fenn, Macdonald, 1996). Тем не менее, до настоящего времени использование феромонов для контроля численности не нашло широкого применения.

Вместе с тем, в последнее время появился ряд исследований, позволяющих вновь обратить внимание на возможности феромонального управления популяциями. Известно, что зверьки реагируют не только на специфические запахи своего вида. Сильное воздействие могут оказывать запахи других животных. Помимо репеллентного действия запах хищника может влиять на размеры выводка, соотношение полов и постнатальное развитие у ряда видов грызунов (Vasilieva, 1995; Voznessenskaya, 1995). В частности, для серых крыс показано, что запах мочи кота, содержавшегося на мясной диете, запах койота и ласки влияют на половое поведение и репродуктивный успех. При содержании зверьков в присутствии источников запаха нарушалось половое поведение зверьков, у самок удлинялся эстральный цикл, уменьшались размеры выводка (Voznessenskaya, 1999).

Влияние запаха хищника на репродуктивное поведение показано для рыжих лесных и серых полевков. При этом отмечено снижение уровня сексуальной активности самцов серых полевков и агрессивное избегание контактов самок рыжих полевков с самцами своего вида у зверьков, находящихся под воздействием запаха ласки (Yolonen; 1989, Yolonen, Ronkainen, 1994; Koskela, Yolonen, 1995).

Детальные исследования были проведены в отношении хомячка Кэмпбела (*Phodopus campbelli*). Эти исследования показывают, насколько глубокие изменения в физиологии зверьков могут происходить под воздействием запаха хищника (табл. 6.17).

Столь существенные и глубокие нарушения физиологии зверьков позволяют, с одной стороны, говорить о высокой значимости ольфакторной коммуникации у мелких млекопитающих, а с другой, о перспективности дальнейших исследований. К сожалению, механизм действия этих запахов остается, в значительной степени, неизвестен. Не ясно и какие компоненты мочи хищников являются наиболее значимыми для животных.

Таблица 17. Влияние запаха мочи кота на развитие самцов хомячка Кэмпбела. Зверьков выдерживали в присутствии запаха мочи кота с 11 по 45 день после рождения (по N.Y.Vasilieva et al., 2000)

	Контроль	Эксперимент	Значимость
Вес тела (г)	28±1,4	27, 4±1,1	Различия не достоверны
Вес семенников (мг)	760±45,9	609±38,3	<0,05
Вес эпидидимуса (мг)	50,8±5,8	31,0±5,5	<0,01
Тестостерон (нг/мл)	0,28±0,06	0,13±0,02	=0,27
Дефекты хромосом (%)	0	12	<0,001

Вместе с тем, имеются работы, позволяющие предполагать наибольшее значение серосодержащих составляющих и (или) их метаболитов в моче хищников (Note et al., 1994). Несмотря на явно недостаточную изученность проблемы, мы хотели бы уже сейчас обратить внимание практиков на исследования в этом направлении.

14.1.5. Резюме

Характеризуя различные воздействия, связанные с уменьшением плодовитости, мы можем отметить, что практически все авторы оценивают их как более перспективную (по сравнению с увеличением смертности) тактику (Stenseth, 1981; Singelton et al., 1999; Krebs, 1999; Zhang et al., 1999). Обычно указывается на то, что потенциал размножения проблемных видов может быть крайне высок. Так домовая мышь (*Mus domesticus*) в Австралии способна произвести около 600 потомков за полгода при средней продолжительности жизни в природе от 4-х до 6-ти месяцев. При этом благодаря наличию послеродового эструса самки могут приносить выводки каждый 21 день

(Withittingham, Wood, 1983; Singelton, 1989). Обзор результатов практического применения средств снижения численности в различных регионах мира приводит исследователя к неизбежному выводу о том, что даже при использовании самых совершенных препаратов и массированных воздействиях (Африка, Китай) получение длительного эффекта в природе невозможно. В то же время, при ограничении рождаемости такой эффект достигается при относительно слабых воздействиях (Stenseth, 1981; Leirs, 1999; Zhang et al., 1989).

Попытки ограничения рождаемости были предприняты в популяциях различных видов. Л.К.Чамберс с соавторами (Chambers et al., 1999) приводят сводную таблицу для характеристики таких подходов. Мы используем ее с некоторыми изменениями и дополнениями (табл. 6.18).

В настоящее время ни один из способов контроля численности не имеет перспектив широкого внедрения в практику. Вместе с тем, очевидно, что работы в этом направлении могут привести к наиболее значительным достижениям в контроле проблемных видов. В связи с этим хотелось бы обратить внимание исследователей на то, что используемые препараты не только не должны иметь побочного действия и не накапливаться в среде, но их действие должно быть обратимо. Только в этом случае мы сможем говорить об управлении популяцией, а не одной из разновидностей истребления животных.

Таблица 18. Обзор способов контроля плодовитости популяций проблемных видов, с оценкой их пригодности для мелких млекопитающих (по Chambers et al., 1999 с дополнениями)

Методы	Основные достоинства	Основные недостатки	Эффективность для контроля мелких млекопитающих		
			Сейчас	В будущем	
Хирургические	Кастрация и овариэктомия		Очень низка (используется для бродячих собак)	Очень низка	
	Действует постоянно	Дорогой			
	Воздействие однократно, но эффект длительный	Ведет к изменению поведения			
	Вазэктомия и перерезание труб				
	Воздействие однократно, но эффект длительный	Дорогой			
	Не ведет к изменению поведения	Непрактично при высокой численности в природных популяциях			
Болезни	Использование нематоды <i>Caprillaria hepatica</i> (Singelton, Spratt, 1986, Spratt, Singelton, 1986)		Испытано в поле при высокой плотности	Низка	
	Природные паразиты	Сложный жизненный цикл			
Химикаты	Гормоны. Блокаторы гонадотропного гормона		Низкая. Обзор для животных (Becker, Katz, 1997)	По-видимому, низкая, но требует проверки	
	Действуют на оба пола	Дороги для использования			
		Эффективны при постоянном использовании			
		Имеют побочное действие			
	Непригодны для промискуитетных видов		В поле не проверялись. Использовались для собак и кошек (Sankai et al., 1991)	По-видимому, низкая, но требует проверки	
	Синтетические стероиды и антистероиды				
	Низкая стоимость	Побочные эффекты, зависящие от дозы			
	Возможно применение с приманкой	Должны даваться регулярно	Наличие нецелевых эффектов		
		Вещества, подавляющие лактацию или беременность			
	Возможно применение с приманкой	Не постоянное действие		Низкая. Препарат RU486 испытан для лис (Marks et al., 1996).	Вероятно невысокая
Этические проблемы, связанные с голоданием детенышей или прерыванием беременности					
Должны даваться регулярно					
Другие хемотрестериланты		Низкая. Выявлен высокий эффект на ло-	Мало перспективны		
Дешевые	Сильное побочное				

		действие на нецелевые объекты	кальных по-пуляций (Marsh, 1988), но из-за побочного действия применение в среде нецелесообразно (Шилова, 1993)	
	Постоянное действие	Накапливаются в среде		
	Поступают в организм с пищей			
Иммуно-контрацепция	Распространяющиеся и нераспространяющиеся носители		Нет данных по широким испытаниям, но ожидается хороший эффект (Chambers, 1999)	Ожидается высокая
	Длительно снижение плодовитости	Пока в стадии разработки		
	Видоспецифичны	Могут потребовать многократного введения		
	Могут быть обратимы	Требуют генетически измененных организмов		
Ольфакторные	Воздействие запахов на спаривание, оплодотворение и развитие		Имеются данные, показывающие возможность метода (см. обзор)	Перспективны. Возможно достижение хорошего локального эффекта
	Действуют при наличии препарата в среде	Специально не разрабатывались		
	Действие обратимо			
	Видоспецифичны			

14.2. Воздействие на поведение. Направленное изменение социальных отношений.

Идея управления популяцией за счет воздействия на социальное поведение мелких млекопитающих принадлежит С.А.Шиловой (Шилова, Туров, 1977; Shilova, 1990). Предполагалось, что нарушение поведенческих механизмов, способствующих поддержанию популяционного гомеостаза, приведет к нарушению хода репродукции и развалу группировок. На современном этапе знаний мы подошли бы к решению этой задачи с других позиций, но в то время идеи популяционного гомеостаза только появлялись и идея такого воздействия на поведение, несомненно, опережала свое время. Сейчас, наверное, большее внимание было бы уделено стабилизации группировок на низкой численности. Это позволило бы уменьшить подвижность популяции, что, как было показано выше, имеет негативное значение в развитии эпизоотических процессов. К сожалению, работы в этом направлении не проводились. *Исследования С.А.Шиловой с коллегами до сих пор являются единственными примерами воздействия на популяции животных нейротропными препаратами.* Остановимся на них подробнее.

Монгольская пищуха. Эксперимент проводился в естественных условиях Юго-Западной Тувы, в высокогорной щебнистой степи. Плотность пищух здесь достигает 20 - 30 экземпляров/га. Этот вид характеризуется ярко выраженным индивидуальным использованием территории (самцы и самки). После расселения молодняка каждый зверек имеет свой участок, границы которого строго охраняются. Изолированное использование территории поддерживается за счет высокой агрессивности зверьков (Шилова и др., 1977). Предполагалось, что при снижении уровня агрессивности зверьки не смогут охранять свои границы и не смогут пережить зиму, так как плотность группировки повысится. С целью понижения агрессивности был применен резерпин в дозировке 0,5 мг/кг.

Во время применения препарата взаимоотношения зверьков существенным образом изменились. Особи, ранее активно охранявшие участки, перестали их охранять и либо потеряли свой статус во взаимоотношениях с соседями, либо были вообще изгнаны с участка. Поскольку строгое распределение индивидуальных участков было нарушено, группировка плохо перезимовала. До начала эксперимента на участке обитало около 30 животных, после эксперимента, весной следующего года, здесь было обнаружено всего два зверька.

Аналогичные результаты были получены и при использовании нейролептика галоперидола. Препарат использовался в дозировках от 0,5 до 1,5 мг/кг и вводился многократно. Использование этого препарата вызвало тенденцию к ослаблению охраны границ участков, которые начали заметно перекрываться. Кроме того, хаотичное использование территории повлекло и существенные нарушения в запасании кормов.

Воздействия на пищух препаратами, повышающими агрессивность, в надежде вызвать преждевременное расселение молодняка не привели к существенным изменениям в территориальных отношениях зверьков (Шилова, 1993).

Монгольская песчанка. Эксперименты по воздействию на поведение монгольских песчанок также проводилось под руководством С.А.Шиловой в Туве. Зверьки обитают на злаково-полынных степных участках. Семейные группы используют общую территорию. Внутри группы существует

иерархическое распределение ролей, и такие группы характеризуются стабильностью социальных связей (Громов, 1981; Орленев, Переладов, 1981 и др.).

Зверьки получали препараты, снижающие агрессивность. В одном случае зверьки получали резерпин в дозировке 1,3 мг/кг. Это вызвало клинические симптомы отравления. Однако, несмотря на ярко выраженные отклонения в поведении, внутрисемейные отношения не изменились. Аналогичные результаты были получены при применении транквилизатора амизила в дозировках 0,5 - 1,0 мг/кг. В результате действия препарата у самца - доминанта и взрослой самки сократились поведенческие проявления, связанные с охраной границ и маркировкой территории, однако в охране границ участка начали принимать участие другие члены группы. В результате общие границы участка и состав группы остались прежними (Громов и др., 1981).

Применение нейролептика галоперидола (0,1 - 5 мг/кг) в семейных группах этого вида с более простым составом (самец и одна - две взрослые самки) привело к снятию функции охраны территории и перераспределению ее между зверьками (Громов, Попов, 1979).

Полуденная песчанка. Эксперимент с полуденными песчанками проводился в Калмыкии. Этот вид населяет преимущественно злаково-полынные ассоциации на закрепленных песках. Зверьки характеризуются строго изолированным использованием участков самками (Шилова и др., 1983; Попов и др., 1981; Чабовский, 1981). Однако, в отличие от монгольской пищухи, использование индивидуальных участков в большей степени основано на филопатрии самок, а не на разделении территории за счет агрессивных контактов.

В качестве препарата использовался галоперидол в дозировке до 2,5 мг/кг. В результате было обнаружено, что, несмотря на то, что толерантность зверьков в отношении возросла (число парных поимок в живоловки выросло почти в 4 раза), самки сохранили свои прежние участки.

Длиннохвостый суслик. Этот вид изучался в Туве. Здесь этот вид образует очаговые поселения, приуроченные к выровненным участкам межгорий, заросших в основном злаково-полынными ассоциациями. Для зверьков характерно групповое использование территории. В формировании группировки ведущее значение имели агрессивные контакты. Для изменения структуры взаимоотношений в группе был использован препарат резерпин (Шилова и др., 1979). После использования препарата положение зверьков внутри группировки изменилось, однако общий характер структуры взаимоотношений остался прежним. По-видимому, сохранение основы социального построения группы препятствовало сохранению молодняка на месте выплода (это было одной из задач эксперимента). Возможно также, что расселение молодняка регулируется не только взаимоотношениями в группе (Шилова, 1993).

Домовая мышь. Реакции домашних мышей на нейротропные средства изучались лишь в экспериментальных условиях. Известно, что самцы домашней мыши обладают высокой агрессивностью. В качестве препарата, снижающего агрессивность зверьков, был применен аминазин в дозировке 1,9 мг/кг (Каменов, Золотарев, 1980). Препарат вводился перорально, перед проведением эксперимента. Поведение изучалось в тесте попарного ссаживания на нейтральной территории. После получения препарата агрессивность самцов резко упала (с $1,85 \pm 0,76$ до $0,02 \pm 0,37$ контакта в мин.). Была проверена реакция «неагрессивных» самцов домашних мышей на «агрессивных». «Агрессивные» особи получали препарат в дозировке 3,8 мг/кг. Эти зверьки заметно снизили частоту контактов, с $5,85 \pm 1,84$ (исходно) до $1,79 \pm 0,66$ (в эксперименте). Однако "неагрессивные" самцы не пытались занять доминирующее положение. Эффект действия препарата продержался неделю и агрессивность зверьков восстановилась до нормы ($5,14 \pm 0,37$). При проведении экспериментов на освоенной территории введение самцам-резидентам аминазина в дозе 3,8 мг/кг удалось получить временное снижение агрессивности резидентов к «пришельцам». К сожалению, данные о действии нейротропных препаратов на группировки этого вида в вольерах и, тем более, в «поле» нам неизвестны.

Лесная мышь. Группировки этого вида изучались в искусственных условиях. Зверьки жили в строении, расположенном в лесу на Звенигородской биостанции. В это строение могли вселяться лесные мыши, приходящие с прилегающей территории – «пришельцы», однако покинуть помещение зверьки не могли. Ранее было показано, что после формирования группы составлявшие ее особи были толерантны друг к другу и высокоагрессивны к пришельцам. Обычно вселившийся зверек погибал в течение первых суток. По-видимому, пришельцы не были убиты членами группы (при осмотре трупов не было обнаружено повреждений, которые могли бы привести к смерти: основные укусы приходились на заднюю часть тела и хвост). Можно предполагать, что причиной смерти был сильнейший стресс. Пришельца гоняли все особи, составлявшие группу (Смирин, 1977). На группировку действовали аминазином - препаратом, снижающим агрессивность, в дозировке 5 мг/кг

и сиднокарбом - препаратом, увеличивающим двигательную активность, в дозировке 100 мг/кг (Смирин и др., 1985).

При применении аминазина частота контактов с пришельцем упала почти в 6 раз. При этом, если время, затраченное на погони и схватки, составляло в норме 48,5% от всего периода активности, то после применения препарата - 3,8%. Однако принципиальных изменений в структуре взаимоотношений не произошло. В норме доля агонистических контактов составляла 90% от общего числа взаимодействий, в опыте - 83,0%. Тем не менее, подсаженный зверек прожил дольше и погиб лишь на шестой день.

При применении сиднокарба общая двигательная активность группировки возросла более чем в 3 раза. Вместе с тем, увеличение числа столкновений между зверьками не привело к изменению поведения внутри группы. Существенно выросла лишь агрессивность резидентов по отношению к чужаку. Помимо 3 кратного увеличения числа агрессивных контактов, увеличилась и их доля в общей структуре взаимодействий и доля времени активности, приходящаяся на агонистические контакты группы с пришельцем. На такие взаимодействия пришлось 70% от времени активности, против 48,5% в контроле. Заметим, что эти эксперименты проводили в нерепродуктивный период. Поэтому остается открытым вопрос о том, повлияло бы увеличение подвижности группы на темпы размножения, создав иллюзию большей плотности, или нет.

Оценивая результаты экспериментов по воздействию фармакологических средств на популяционные структуры мелких млекопитающих, С.А.Шилова (1993) приходит к выводу, что их разрушение с помощью фармакологических средств маловероятно, за исключением тех случаев, когда структура поддерживается за счет простых взаимодействий, как это, например, происходило у монгольской пищухи. В этом случае территориальное распределение было резко нарушено за счет снятия агрессивности зверьков и, поскольку такое распределение являлось определяющим для благополучного перезимовывания, повлекло снижение численности. В тех случаях, когда поддержание структуры было основано на более сложных взаимодействиях, значительных влияний на численность и принципы взаимоотношений оно не оказало.

Со своей стороны заметим, что целью этих экспериментов было разрушение поведенческих механизмов, определяющих поддержание популяционного гомеостаза. Предполагалось, что именно эти механизмы позволяют популяции поддерживать высокие темпы размножения. Однако более поздние исследования показали, что разрушение группировок приводит к снижению темпов размножения далеко не у всех видов. У некоторых видов это, наоборот, вызывает усиление размножения. Кроме того, разрушение структуры группы может привести к увеличению миграционной активности и, как следствие, к осложнению эпизоотической ситуации. Для нас подчас более выгодным было бы не разрушение, а стабилизация группировок на оптимальном для нас уровне плотности. На наш взгляд, эксперименты, проведенные С.А.Шиловой с группой сотрудников, показали принципиальную возможность такого воздействия.

Хотелось бы особенно подчеркнуть, что работы, начатые С.А.Шиловой, являются хорошим инструментом, позволяющим изучать значимость тех или иных социальных контактов для поддержания определенной структуры группировок у различных видов. Эти эксперименты намного опередили свое время и долго оставались невостребованными. Вместе с тем, говоря об управлении популяциями, мы должны отчетливо понимать, что речь идет, прежде всего, о воздействии на поведение особей. Именно поведение в конечном итоге определяет особенности распределения зверьков по территории, их оседлость или склонность к дальним перемещениям. Управляя поведением, мы могли бы удерживать популяцию на нужном уровне численности. Поэтому эксперименты по фармакологическому воздействию на мелких млекопитающих можно рассматривать как первую попытку управления популяциями.

Как справедливо отмечает С.А.Шилова, эти попытки могли бы быть более успешны, если бы сочетались с другими факторами, действующими на поведение зверьков. В первую очередь речь идет об ольфакторных воздействиях.

На наш взгляд, разработки в этом направлении могут оказаться весьма перспективными с точки зрения воздействия на численность и структуру популяций мелких млекопитающих с целью профилактики инфекций.

Глава 15. Управление популяциями мелких млекопитающих за счет воздействий на экосистемы.

Мы постоянно находимся в составе некоторого сообщества живых организмов. Даже будучи наиболее изолирован от природы, в собственной квартире, человек окружен различными биологическими видами. Некоторые из них благоприятны для нас. Они помогают создать комфортные условия обитания. Это комнатные растения и домашние животные. Их мы заводим сами. Другие - нежелательные: клещи домашней пыли, мухи, тараканы, болезнетворные бактерии, плесневые грибы, мыши и еще множество других, проникают сюда сами, и мы стремимся избавиться от них.

Комнатные растения увлажняют воздух, насыщают его фитонцидами и просто дают нам отдохнуть. Домашние животные дают нам необходимую нервную разрядку. Мы поливаем растения и кормим домашних питомцев. Желая избавиться от ненужных нам видов, мы проводим уборку, ремонтируем помещение, а иногда используем яды. Правда, при этом мы не разбрасываем яды где попало и стремимся не находиться в помещении при обработке его аэрозолями. После обработки мы стремимся убрать яды и хорошо проветрить помещение. Во всех случаях мы стараемся использовать эти средства так, чтобы и мы сами, и наши домашние животные избежали с ними контакта.

Мы хорошо понимаем, что вносить токсичные препараты в среду, где мы постоянно находимся, не полезно для нашего здоровья. И мы не проводим постоянной дезинфекции помещения высокотоксичными веществами. В большинстве случаев мы ограничиваемся влажной уборкой. Хорошо известно, что содержание помещения в чистоте значительно снижает вероятность проникновения в него ненужных нам видов. Прodelывая все это, мы управляем простейшей искусственной экосистемой - экосистемой собственной квартиры. Мы управляем ею бессознательно, но эта экосистема проста, и все наши успехи и ошибки в управлении очевидны.

Итак, мы можем рассматривать собственную квартиру как самую примитивную искусственную экосистему. Она целиком зависит от нашей деятельности. Мы сами создаем субстрат, на котором будут жить различные виды. Поступление веществ и энергии в эту систему целиком определяется нашей деятельностью. При правильном управлении такой системой мы можем попросту исключить саму возможность существования ненужных нам видов. Когда мы говорим об управлении искусственной системой квартиры, мы отчетливо понимаем, что сохранение всего биологического

разнообразия здесь неуместно. Очевидно, что это также неуместно, когда речь идет о других управляемых экосистемах. Но также очевидно и то, что мы не можем управлять всеми экосистемами Земли. Для этого у человечества пока нет технических и энергетических возможностей, не говоря уже о катастрофической нехватке знаний о принципах функционирования сложных природных экосистем. Любое вмешательство, не основанное на таких знаниях, может привести к катастрофе.

Итак, прежде всего, необходимо определить, какие экосистемы должны быть управляемыми и, следовательно, измененными, а какие, и на какой площади, должны сохраняться неизменными. К сожалению, последний вопрос до сих пор остается открытым. Однако, в целом ряде случаев, необходимость активного управления экосистемами не вызывает сомнений.



Рис. 23. Допустимые уровни воздействия на различные экосистемы с целью профилактики заражения человека

Так, очевидно, что в пределах территорий населенных пунктов или промышленных предприятий большинство экосистем являются искусственными или, во всяком случае, не могут поддерживать себя без специальной деятельности человека: уборка растительного мусора, внесение удобрений, полив, стрижка газонов, формирование крон и т.п. Зачастую воспроизводство видов в этих условиях невозможно, да и само их появление на таких территориях происходит благодаря человеку. Явно искусственными экосистемами, зависимыми от управляющей деятельности человека, являются различные агроценозы. Эти экосистемы входят в наиболее близкое окружение человека и влияют на него непосредственно.

Кроме того, существуют сообщества, нарушаемые в разной степени и требующие управления. Это места отдыха населения в пригородах крупных городов и в ближайших окрестностях населенных пунктов. Такие системы требуют воздействия, по крайней мере, в таких объемах, чтобы они могли исполнять роль буфера между искусственными и природными экосистемами.

Последние должны были бы сохраняться в состоянии по возможности близком к естественному. Управление такими системами, если они эксплуатируются, должно быть направлено

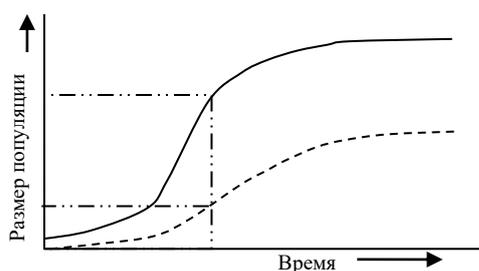


Рис. 24. Изменение роста численности популяции во времени в норме (сплошная линия) и при уменьшении емкости среды – пунктир. Падает не только общая численность, но и темпы ее роста. При пониженной емкости среды популяция за то же самое время достигает значительно меньшей численности.

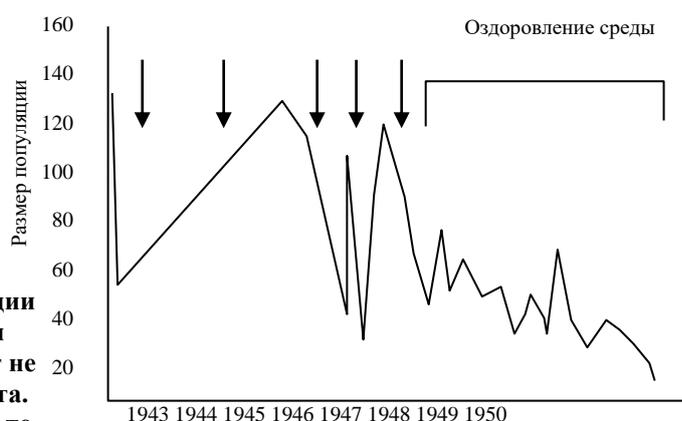


Рис. 25. Изменение обилия серых крыс в Балтиморе в результате использования ядов и после оздоровления окружающей среды (по В.А. Colvin and W.B. Jackson, 1999).

на поддержание (восстановление) их нормального функционирования. Как мы постарались показать выше, именно они наиболее значимы в поддержании качества локальной среды, и их средообразующее действие не может быть заменено технической деятельностью человека.

Можно выделить, по крайней мере, три наиболее общие градации, в каждой из которых допустим различный уровень воздействия (рис. 23). Как показано на схеме, наиболее разносторонние воздействия необходимы (и допустимы) на участках, занятых искусственными экосистемами. Рассмотрим общие принципы такого воздействия.

15.1. Изменение емкости среды как общий принцип.

В целом, численность, достигаемая видом, определяется емкостью жизненного пространства в биоценозе. Это жизненное пространство может быть оценено по требованию вида к различным параметрам среды: влажности, колебанию температур, наличию доступных ресурсов и т.д. Ряд параметров может быть связан между собой. Например, вид может переносить более низкие температуры при более низкой влажности, более калорийном питании и т.п. Доступность ресурса ограничивается энергетическими возможностями вида. Так, если на добычу корма ему придется тратить больше энергии, чем поступает с питанием, можно считать, что этот ресурс ему недоступен. Помимо этого, следует обратить внимание на сложность пространства. Даже при изобилии доступных ресурсов плотность будет выше там, где зверьки имеют возможность избегать прямых социальных контактов между особями.

Все эти характеристики среды в городских условиях являются результатом «комплексного средообразующего воздействия населения» (Лапшов, Кучерук, 1994). В зависимости от того, каково это действие, численность животных может возрастать или падать, без дополнительных воздействий на популяцию. Рассматривая перспективные подходы к контролю крыс в 21 веке, Б.А. Колвин и

У.Б.Джексон (Colvin, Jackson, 1999), считают, что изменение качества среды - наиболее эффективная и экономичная стратегия в управлении городскими популяциями. Модельные построения показывают, что при изменении емкости среды – «оздоровлении среды» снижается не только уровень, на котором стабилизируется численность, но также и темпы ее нарастания (рис. 24). Имеется убедительный пример того, что изменение городской среды, с целью уменьшения ее емкости для крыс, привело к существенно большему, по сравнению с периодическими обработками, снижению численности крыс (рис. 25).

Уменьшение емкости среды для определенного вида всегда будет приводить к снижению его численности. Оно может достигаться за счет различных мероприятий, которые в общем виде могут быть сведены к следующим: изменение технических характеристик сооружений, изменение свойств биотопов, исключение из среды биотопов, способствующих быстрому наращиванию численности вида, и фрагментация ландшафтов. Ниже мы рассматриваем их подробнее.

15.2. Технические характеристики сооружений

Возможность проникновения мелких млекопитающих в сооружения во многом определяется их техническими характеристиками. Это хорошо известно в практической дератизации. Так, в индийских деревнях численность крыс во многом зависит от того, какого качества строения в них преобладают. В деревнях, где большинство домов кирпичные, она существенно ниже, чем в деревнях, где основу составляют глинобитные постройки (Saxena et al., 1990). Свойства строений, препятствующие проникновению в них грызунов, получили название «грызунонепроницаемость». Во всех руководствах по дератизации грызунонепроницаемость рассматривается как основное условие успешного контроля численности (Вашков и др., 1974). К сожалению, это условие, которое в значительной мере сняло бы остроту проблемы, до сих пор не выполняется. Вместе с тем, в целом ряде случаев грызунонепроницаемость помещений является единственным способом защиты населения от инфекций, распространяемых мелкими млекопитающими.

Другими мероприятиями, ограничивающими численность мелких млекопитающих на территориях больших городов, является снижение доступности для них пищевых ресурсов. При этом наибольшее значение имеет обеспечение недоступности мест временной концентрации мусора. На это указывают практически все исследователи, изучавшие численность грызунов в городских условиях. Захламленность подсобных помещений и подвалов также является фактором, способствующим достижению мелкими млекопитающими высокой численности.

Большое значение при обеспечении непригодности или недоступности сооружений для грызунов имеют использованные материалы. Так, крысы способны прогрызать цементные полы. Хорошо известно, что в мусорокамерах или в свинарниках зверьки устраивают сложные норы под бетонным покрытием. Добраться до них в этих местах крайне сложно. Вместе с тем, отделка пола и стен кафельной плиткой делает помещение недоступным для этих грызунов: твердость резцов не позволяет им прогрызать керамику.

В целом ряде случаев человек не только не препятствует заселению сооружений крысами, но, напротив, создает им благоприятные условия. Так, например, появилось большое количество построек из двухслойного дюраля или оцинкованного железа (они легко прогрызаются крысами) с наполнителем из отвердевающих пенных материалов. Зверьки довольно легко проникают в промежуток между листами и находят благоприятные условия для жизни.

Огромное значение в городах имеют различные коммуникации. Для крыс наибольшее значение имеет канализационная система, размножаясь в которой зверьки способны дать нежелательный подъем численности. Однако и в этом случае прямые воздействия на популяцию можно существенно сократить за счет изменения технических характеристик сооружения. Так, разрабатывая систему контроля численности серой крысы в Бостоне, Б.А.Колвин с коллегами (Colvin et al., 1998) обращают внимание на то, что в зависимости от материалов и технических характеристик канализационной системы необходимы различные воздействия. В тех случаях, когда материалом для сооружения являлись бетон, керамика или пластмасса, никакие дополнительные мероприятия не требовались. Если это были кирпичные трубы, закладка ядовитых приманок проводилась лишь в тех случаях, когда их диаметр был менее 60 см. Воздействию отравленными приманками первостепенное значение отводилось только в жилом секторе. В местах, где система была смешанной - жилищно-промышленной - такое воздействие рассматривалось как дополнительное. В промышленных секторах

воздействие отравленной приманкой не предусматривалось. Замена кирпичных коммуникаций на коммуникации из новых материалов, по мнению исследователей, позволила значительно снизить потребность в обработке канализационной сети токсичными препаратами.

В настоящее время накоплено достаточно большое количество данных о материалах и технических характеристиках объектов, при которых они становятся недоступны для грызунов и непригодны для их обитания, хотя можно ожидать, что для разных видов мелких млекопитающих и в разных ландшафтных зонах эти требования могут быть различны. Однако даже имеющиеся данные свидетельствуют о том, что соблюдение элементарных норм строительства и эксплуатации объектов в значительной мере снимает проблему заселенности населенных пунктов синантропными видами. На наш взгляд изучение биологии видов, с точки зрения определения технических параметров, препятствующих обитанию мелких млекопитающих в сооружениях, является актуальной и перспективной задачей.

15.3. Свойства биотопов

Население мелких млекопитающих большого города не исчерпывается домовый мышью и серой крысой. На территориях населенных пунктов обитает большое количество различных видов, представителей отрядов насекомоядных и грызунов. Именно эти виды чаще всего и являются резервуарами инфекций, распространяемых мелкими млекопитающими. Наиболее подробное и полное исследование млекопитающих города было проведено Е.В.Карасевой с коллегами (1999) для Москвы. Исследователи обнаружили здесь 19 видов. Эти виды обитают в различных биотопах.

Биотопическое предпочтение - одна из наиболее полно изученных сторон экологии различных видов. Данные о численности видов в типичных биотопах местности можно найти почти в любой региональной сводке по экологии мелких млекопитающих. Для большинства мелких млекопитающих характерна существенная разница в численности, в зависимости от биотопа, в котором они обитают. Известно, что для достижения высокой численности различных видов большое значение могут иметь биотопы, характеризующиеся высокими защитными и кормовыми свойствами.

Биотопы могут различаться по составу растительности, структуре и захламленности нижнего яруса, а в населенных пунктах и по значению деятельности человека в их динамике.

Состав растительности сам по себе уже оказывает огромное влияние на численность. Так, например, для лесных видов это может быть связано с величиной семенной продукции или кормовыми свойствами зеленых частей растения. Хорошо известно, что липовые и дубовые леса - одни из наиболее продуктивных сообществ. Для того чтобы прокормиться зверьку, питающемуся семенами этих деревьев, достаточно иметь сравнительно небольшую площадь участка (табл. 19.).

Таблица 19. Размеры участков (кв. м) обитания рыжих полевок в разных типах леса (по Н.А. Никитиной, 1980)

Тип леса	Взрослые		Молодые
	самцы	самки	
Елово-березовый	20 000 – 22 000	1900 - 3200	1000 - 2500
Елово-липовый	9 000 – 11 000	500 - 1400	700 – 2000
Липово-еловый	1 000 – 4 500	200 – 2500	100 – 3300
Сложный ельник	700 – 1200	300 – 700	-
Дубрава	160 – 1500	160 – 1300	160 – 720

Чем выше продуктивность, тем меньше площадь участка и тем, соответственно, выше плотность: на одной и той же площади может прокормиться значительно большее количество зверьков.

Помимо продуктивности основных пород, население вида зависит и от других особенностей растительности. Так, липовые насаждения дают зверькам большое количество убежищ, что связано с морфологией самого дерева. Разные породы по-разному затеняют нижний ярус, и здесь могут развиваться различные кустарники и травянистые растения, которые, в свою очередь, являются источниками корма и т.д.

Анализируя заболеваемость геморрагической лихорадкой с почечным синдромом в наиболее активном очаге Европейской части - Среднем Поволжье, А.Д.Бернштейн с соавторами (1980)

указывают на то, что высокая заболеваемость этой инфекцией во многом связана с огромной численностью рыжих полевок в сложном ельнике - характерном биотопе региона. Участки лесных биотопов этого типа сохраняются на территориях крупных промышленных центров, таких как Ижевск, Уфа и др. и непосредственно примыкают к жилым массивам. Очевидно, что замена такой древесной растительности на менее благоприятную для рыжих полевок - сосняки (по крайней мере, в непосредственной близости от жилой застройки) могла бы существенно понизить уровень численности этого вида и, соответственно, риск заражения людей.

Подобные примеры известны и для других видов мелких млекопитающих. Так, изучая места норения крыс в городе Бостоне (США), Б.А.Колвин обратил внимание на то, что эти животные любят устраивать норы в живых изгородях из боярышника и избегают живых изгородей, образованных из хвойных пород. После замены живых изгородей из лиственных растений на изгороди из хвойных численность животных в жилом секторе заметно упала.

Мы ограничимся приведенными примерами и заметим лишь, что литература, показывающая связь численности животных с типом растительности, огромна, и подобные примеры могут быть приведены для подавляющего большинства видов.

Сложность и захламленность нижнего яруса имеют огромное значение для достижения мелкими млекопитающими высокой численности. Яркий пример влияния расчистки территории на численность мелких млекопитающих, обитающих на сенобазах Калмыкии, приводит С.А.Шилова (1993). Сенозаготовительные пункты – «сенобазы» располагались на участках природных злаково-полынных сообществ, как правило, вблизи от обвалованных каналов оросительной системы. Наличие большого числа скирд на сравнительно маленькой территории создавало более влажный микроклимат, и здесь развивались заросли бурьянистой растительности. В результате возникало большое разнообразие местообитаний, в которых жили зверьки, свойственные природным полупустынным биотопам (полуденная и тамарисковая песчанки), и мелкие млекопитающие, проникающие сюда по интразональным биотопам (домовая мышь, малая белозубка, обыкновенная полевка). Все эти виды достигали здесь высокой численности. Поскольку все они участвуют в эпизоотии чумы и являются потенциальными распространителями этого заболевания, их присутствие в скирдах крайне нежелательно. Ситуация усугублялась тем, что сено, сконцентрированное на сенобазах, впоследствии широко развозилось, и, таким образом, существовала вероятность распространения инфекции.

Обработка скирд от грызунов представляет известные методические сложности. Прежде всего, нельзя допустить, чтобы токсичный препарат попал в сено. Во вторых, необходимо не только истребить населяющих сено грызунов, но и избавиться от их блох. Эти задачи можно было легко решить, проведя расчистку растительности на территориях, где хранилось сено, и на прилежащих валах (табл. 20).

Таблица 20. Численность (на 100 ловушко-суток) мелких млекопитающих на сенобазах Калмыкии в зависимости от расчищенности территории (по Шиловой, 1993 с дополнениями)

Виды	Место обитания					
	Скирды		Территория		Валы	
	На расчищенной территории	На территории заросшей бурьянами	Расчищенная	Заросшая бурьянами	Расчищенные	Заросшие бурьянами и тростником
Малая белозубка	1	22	0	3	0	12
Домовая мышь	2	20	0	10	1	7
Тама-рисковая песчанка	0	0	0	5	0	15
Полуденная песчанка	0	1	0	3	0	2-27*
Обыкновенная полевка	0	0-5**	0	0-5**	0	5-15**

Приведение городских лесов в леса паркового типа, что связано с расчисткой нижнего яруса от растительных остатков, значительно понижает численность проблемных видов. Так, было показано, что расчистка нижнего яруса в сосновых посадках уменьшает количество повреждаемых

* на разных валах

** в разные годы

грызунами деревьев более значительно, чем обработка плантаций родентицидами (Murua, Rodrigue, 1989).

Рассматривая эпизоотологическое значение мышевидных грызунов в очагах клещевого энцефалита, С.А.Шилова (1971) обращает внимание на то, что численность полевых в захламленных местообитаниях постоянно поддерживается на более высоком уровне. Так, минимальная численность (средний улов на 100 ловушко-суток) серых и рыжих полевых на зарастающих вырубках составляла 5,3% а максимальная - 20,5%. На захламленных участках тех же вырубках (заброшенные эстакады и кучи хвороста) - 19,2% и 64,6% соответственно.

А.Д.Бернштейн и Ю.А.Мясников (1987) приводят данные, характеризующие эффективность расчистки нижнего яруса в дубраве Тульской области. После ликвидации завалов и вырубания подростов и кустарника численность рыжих полевых заметно понизилась. В первый период наблюдений (1966 - 1970) среднесезонная численность (по данным этих авторов) была в 3,5 раза ниже, чем на остальной территории. В последующие годы (1971 - 1975) этот разрыв сократился, но даже в год пика (1975), численность рыжих полевых на расчищенном участке была более чем вдвое ниже: 11,5 % попаданий на расчищенном и 24% на других участках. Численность на расчищенном участке сравнялась с общей на прилегающих территориях лишь к 1985 г., когда здесь восстановился густой подлесок (Бернштейн, Мясников, 1987).

С другой стороны, свойства биотопа могут существенно повлиять на численность мелких млекопитающих в местах, где захламенение неизбежно, например на свалках. Так, например, на Чукотке свалка, устроенная в зональном местообитании - осоково-пушицевой тундре - приводила к значительному подъему численности полевки-экономки, а свалка на щебнистых участках осталась незаселенной. Численность в природных местообитаниях в среднем составляла 4,3 поимки на 100 ловушко-суток, на свалке в осоково-пушицевой тундре - 14,0, а на свалке с сухим щебнистым грунтом и редкой травянистой растительностью - 0,0 (Шилова и др., 1985).

Динамика биотопа может быть естественной, а может определяться периодичностью мероприятий, проводимых человеком. Если мероприятия, приводящие к разрушению мест норения, гнезд и гибели выводков проводятся в те периоды, когда популяция наиболее уязвима, они могут вызывать устойчивое снижение численности. Этот способ воздействия на численность грызунов хорошо изучен в сельском хозяйстве. Глубокая вспашка, сплошной полив, прокашивание межей и т.п. являются непереносимыми составляющими мероприятий по защите растений (Гладкина, 1990 и др.). На территориях города подобными мероприятиями могут являться уборка листового мусора и отпавших веток осенью, заделка прикорневых дупел, скашивание травянистой растительности и т.п. По-видимому, помимо эффектов, связанных с расчисткой нижнего яруса, они могут оказывать влияние на численность зверьков, для которых значима естественная сезонная динамика. Е.В.Карасева с соавторами (1999) отмечают, что численность рыжей полевки в парках города Москвы заметно ниже, чем в лесных биотопах. В парках и лесопарках на местах старой застройки, где динамика условий в значительной степени зависит от деятельности человека, этот вид вообще не сохраняется. В то же время такая динамика условий не оказывает негативного воздействия на более подвижный и эвритопный вид - полевую мышь. Его численность наиболее высока именно в парках. Высокая численность лесной мыши на конкретных территориях достигается в том числе и благодаря способности этого зверька преодолевать в условиях города значительные расстояния. На объектах, в окрестностях которых протекают речки с заросшей поймой или находятся заросшие овраги, численность полевых мышей выше (Ермолаева и др., 1997).

Для мелких млекопитающих важно не только качество или динамика какого-либо отдельного биотопа, но связь его с другими биотопами, значимыми для данного вида.

В целом, можно говорить о том, что **фрагментированность мест обитания** (их изолированность друг от друга) и площадь отдельного выдела может в значительной степени определять саму возможность существования вида на территории. Выше мы говорили о том, что устойчивость популяций определяется взаимодействием внутривидовых субъединиц. При изоляции субпопуляционные единицы с большой вероятностью окажутся неустойчивыми за счет различных случайных процессов. Чем меньше площадь изолированного местообитания, тем выше

вероятность гибели. Сказанное можно проиллюстрировать на примере восточноевропейской полевки¹⁷ в Москве.

Восточноевропейская полевка является зеленоядным видом и находит себе пропитание на любых задернованных участках. Являясь к тому же норником, она не требует наличия укрытий, а может сама устраивать довольно обширные колонии, состоящие из нор соединенных прогрызенными в дерновине тропинками. В Москве этот вид отмечается в различных биотопах. Биология его вида-двойника, обыкновенной полевки (n=46), в общих чертах сходна. Можно отметить лишь большую консервативность последнего вида в выборе местообитаний (Карасева и др., 1999). Характеризуя «обыкновенных полевок» в городе, Е.В.Карасева с соавторами отмечают, что, являясь видом открытых пространств, зверьки в большой степени страдают от случайных погодных колебаний. Наиболее существенное влияние на них оказывают оттепели, сопровождающиеся последующими морозами и образованием ледяной корки. Таковы, по данным авторов, были зимы 1970/71, 1975/76, 1978/79 и 1984/85 гг. Весной после этих зим отмечалось катастрофическое падение численности обоих видов. Уловистость в мае едва достигала десятых долей. Таким образом, вероятность гибели субпопуляционных единиц была достаточно высока. Их восстановление могло происходить только за счет вторичного заселения местообитаний. Очевидно, что изолированность мест обитания, пригодных для жизни зверьков, в центральной части города выше и можно ожидать исчезновения полевок с этих участков. Действительно, далеко не все задернованные участки в городе заселены. Зверьки не встречаются в центральной части города, где незастроенные участки невелики по размеру и изолированы друг от друга. По-видимому, обыкновенная полевка еще более чувствительна к фрагментации местообитаний. Этот зверек сохраняется в Москве лишь в тех районах, где местообитания, пригодные для его жизни, достаточно велики по площади и связаны между собой. По-видимому, аналогичным образом обстоит дело и с рыжей полевкой. Сами по себе характеристики биотопов, занятых древесной растительностью, в центре города вполне допускают существование зверьков, однако они здесь отсутствуют.

Одна и та же изолированность мест обитания может оказаться значимой и незначимой для разных видов. Так, полевая мышь проникает в центр Москвы глубже, чем другие несинантропные виды (Карасева и др., 1999). Для синантропных видов городские условия (по крайней мере, в настоящее время) не создают препятствий для перемещения. Скорее напротив, коммуникационная сеть города обеспечивает их сравнительно безопасными магистралями. Чем дальше от центра, тем менее развита эта сеть, и тем труднее перемещаться синантропам. На наш взгляд, это одна из важнейших причин поддержания устойчивой численности синантропных видов в центре столицы. Сказанное хорошо подтверждается данными П.Л.Богомолова с соавторами (2000). Авторы справедливо указывают на то, что Москва построена по радиальному принципу. Это позволило им проанализировать заселенность различных зон города по мере удаления от центра. Однако радиальный принцип построения Москвы позволяет говорить и о том, что чем ближе к центру, тем более изолированы будут зеленые насаждения и тем более плотной будет сеть городских коммуникаций. Соответственно, фрагментированность местообитаний для свободноживущих – «экзоантропных» видов будет расти по направлению к центру, а для синантропных - по направлению к периферии города. При том, что, в разных зонах имеются однотипные мест обитания, различную численность синантропных и экзоантропных видов логично связывать именно с фрагментацией ландшафта (табл. 21).

Таблица 21. Численность синантропных, гемисинантропных и экзоантропных мелких млекопитающих в разных зонах Москвы (по Богомолов и др. 2000)

Зона	Радиус (км)	Доля ландшафтов (%)			Синантропы	Гемисинантропы	Экзоантропы
		Жилая	Промышленная	Леса			
I	1,5	*	**	0	1,0	0	0
II	2,5	*	**	0	1,0	0	0
III	4,5	61	15	5	1,9	1,5	0,02
IV	8,0	30	36	8	1,3	4,6	0,4
V	12,5	37	16	18	0,6	7,6	2,2
VI	20,0	22	9	27	0,2	4,1	3,6

* жилая застройка в значительной мере замещена офисной и вместе они составляют свыше 90%;

** промышленные предприятия не образуют промзон.

¹⁷ Необходимо принимать во внимание, что в Москве обитает вид-двойник восточноевропейской полевки - обыкновенная полевка. В данном случае речь идет только о восточноевропейской полевке (2n=54).

Другие способы биоценотической регуляции. Как мы уже говорили выше, виды, составляющие биоценоз, - не случайный набор. Они прошли долгий совместный эволюционный путь и «научились» взаимодействовать. Изменения в состоянии популяций какого-либо вида, сказываются на численности и структуре всего комплекса, составляющего систему. Иногда взаимосвязь очень тесна и может определяться физиологическими реакциями, запускающими изменения в популяциях взаимосвязанных видов. К сожалению, такие примеры нам почти неизвестны, что, скорее всего, связано с недостаточной изученностью проблемы. Тем не менее, в последнее время появляются все новые данные, заставляющие более внимательно отнестись к этому способу регуляции численности видов в экосистеме. Так, показано, что некоторые растения в ответ на нападения зеленоядов выделяют летучие вещества, привлекающие хищников. Увеличение выделения этих веществ (цис-3-гексен-1-ол, линалул и цис- α -бергамотен) в ответ на повреждение растений зеленоядами было изучено в лаборатории и в агросистемах, однако открытым оставался вопрос: «будет ли действовать этот механизм в природе?». Изучая этот вопрос, А.Кесслер и И Балдвин (Kessler, Baldwin, 2001) показали, что каждое из соединений по отдельности увеличивает пресс хищников генералистов на яйца зеленоядных насекомых, а линалул и полная смесь снижают количество яиц, откладываемых бабочками. В результате, за счет высвобождения летучих веществ численность зеленоядов снижается более чем на 90%. По мнению авторов, это свидетельствует о том, что такой механизм вполне может действовать в природе.

Есть и более прямые способы взаимодействий. При повреждении листьев, увеличивается количество вторичных метаболитов, основной функцией которых является защита растений (Rosenthal, Janzen, 1979). Это явление хорошо известно в энтомологии (Богачева, 1990). Реакции листа на повреждение могут быть краткосрочными и долговременными. Краткосрочные реакции, в некоторых случаях, могут иметь репеллентное действие. Долгосрочные - проявляются на следующий год и могут рассматриваться как пример биоценотической регуляции животных фитофагов: после сильного повреждения листовых пластинок в растениях образуются вещества повышающие смертность и снижающие темпы репродукции растительноядных животных (Богачева, 1990; Naukiöja, Nakala, 1975; Naukiöja, Suomela, 1985). Вторичные соединения, образующиеся в растениях в ответ на различные неблагоприятные воздействия (засуха, интенсивное повреждение зеленоядами, фитопатогены и пр.) могут иметь множество различных биологических эффектов (Willaman, 1955). Некоторые из них имеют сильный эстрогенный эффект и были названы растительными эстрогенами. Негативное действие этих веществ, образующихся при перевыпасе на полях злаков, клевера и других бобовых, на воспроизводство было показано для домашних жвачных (Shutt, 1976). Изменение химизма листа рассматривается как одна из причин циклических колебаний полевков в Арктике (Pitelka, 1964). Для *Microtus montanus* было показано ингибирование размножения растительными эстрогенами (Berger et al., 1979). Это позволило некоторым исследователям даже выдвинуть гипотезу о «растительной» природе популяционных циклов комплекса зеленоядных видов (Angelstam et al., 1985). В то же время было показано, что инъекции вытяжек из поврежденных растений не оказывают действия на мышей. Это, по мнению авторов проведенного исследования, ставит под сомнение наличие такой «общей» регуляции (Hanssen et al., 1991).

По-видимому, для обеспечения нормальной репродукции имеет значение весь комплекс свойств поедаемой животными зеленой массы. Так, для ряда зеленоядных видов млекопитающих показана зависимость их размножения от качества растительности (Абатуров, 1975, 1984). Для некоторых видов, в частности для общественной полевки, показана зависимость начала размножения от наличия свежей зелени, что связано как с наличием необходимых для размножения зверьков прогормонов, так и с различной перевариваемостью корма (Хашева, 1993; Абатуров, Хашева, 1995).

Вполне вероятно, что при многократной стрижке газонов происходит явление, аналогичное наблюдаемому: при избыточном отчуждении фитомассы в природных сообществах в растениях начинают в большом количестве синтезироваться вещества, ядовитые для животных или блокирующие размножение. По наблюдениям автора, зеленоядные полевки на таких газонах практически не встречаются.

Итак, изменение качества биотопа, определяющего численность связанных с ним видов, может происходить не только за счет прямого изменения его структуры, но и за счет воздействий на системообразующие виды. Это могут быть различные действия, влияющие, например, на обилие и качество корма. К сожалению, эти вопросы пока еще недостаточно изучены, однако некоторые факты позволяют предполагать, что воздействия, изменяющие продуктивность и состав зеленой массы

растений, могут являться мощным регулятором популяционной численности. На наш взгляд, исследования в этой области могут быть весьма перспективными и, возможно, приведут к появлению одного из важных направлений в управлении популяциями проблемных видов.

15.4. Последствия нецелевых биоценологических нарушений

Разрушение биотопа и управление экосистемой - вещи разные. Однократные и нерегулируемые воздействия могут приводить к нежелательным последствиям.

Так, например расчистка биотопов сама по себе, не является панацеей. Свойства биотопов могут существенным образом сказаться не только на численности, но и на подвижности зверьков, то есть на вероятности их проникновения в места наиболее тесного контакта с человеком. Выше нами было показано (см. 6.4), что однократная расчистка бурьянистых зарослей на молочнотоварной ферме в Дагестане не привела к снижению численности лесных мышей, а лишь вызвала изменения в характере функционирования, сопровождавшиеся увеличением подвижности.

Будет ли изменяться подвижность зверьков при расчистке нижнего яруса, нам не известно. Однако это существенный вопрос, и он требует специального изучения. Вместе с тем уже сейчас ясно, что простая расчистка нижнего яруса может давать лишь ограниченный эффект.

Негативные последствия может иметь деградация биотопов, вызванная их промышленным загрязнением. Это обычное явление для больших городов и промышленных центров. Так, в частности Л.Е.Лукиянова и О.А.Лукиянов (1998) показали, что в пессимальных местообитаниях и в сильно загрязненных биотопах подвижность рыжих полевок значительно возрастает.

Наблюдая численность рыжих полевок в лесах Тверской области, мы обнаружили, что в хвойном лесу, почти не подвергающемся воздействиям человека длительное время (он находится в водоохранной зоне Волги), численность и плотность оседлых зверьков, выявленных с помощью индивидуального мечения, значительно ниже, чем в лесу (50 - 60 летнего возраста), выросшем на заброшенных сельскохозяйственных землях и на разновозрастных вырубках (табл. 22.).

Таблица 22. Количество рыжих полевок, пойманных на 100 живоловок за 5 дней в мало нарушенном и сильно нарушенном лесу в 1997 - 98 гг. (Тверская область, наши данные)¹⁸.

Год	Мало нарушенный лес		Вторичный лес примерно 50 - летнего возраста	
	Всего	Оседлых	Всего	Оседлых
1997	13	4	57	13
1998	23	5	59	21
1999	32	15	150	23

Увеличение размаха колебаний численности рыжей полевки при нарушении лесных сообществ (пиковая численность становится значительно выше, чем в ненарушенных сообществах) вследствие усиления рекреации отмечает И.А.Жигарев (1993). При эксплуатации природных экосистем они обычно отбрасываются на более ранние стадии сукцессий. Скорость круговоротов на этих стадиях обычно больше, а сами ранние стадии характеризуются большей динамичностью. Это может приводить к тому, что численность проблемных видов, с одной стороны, достигает более высоких значений, а с другой - выживание популяций этих видов определяется большей подвижностью. Таким образом, можно ожидать, что увеличение площадей, занятых нарушенными лесными сообществами, может привести и к увеличению риска эпидемических проявлений ГЛПС.

Выше (см. 13.3.1) мы рассматривали контакты мелких млекопитающих в норах в полупустыне Калмыкии в 80-х годах. В этот период наблюдалась сильная деградация растительного покрова вследствие перевыпаса. Обширные пространства оказались лишенными растительности. В этих условиях норы малого суслика являлись едва ли не единственными укрытиями, доступными для перемещающихся зверьков. В начале 90-х началось восстановление растительности. На месте бывших полупустынных сообществ стали образовываться растительные ассоциации степного типа, появились высокорослые и дерновинные злаки (Неронов, 1998). Такое зарастание полупустыни сопровождалось значительным снижением численности малого суслика. Количество площадей, заселенных этим видом, сократилось на 75 % (Рогаткин, Рыбкин, 1996). Однако, несмотря на очень значительное падение численности этого вида, который считался в 80-е годы основным носителем инфекции, эпизоотия не прекратилась. Штаммы продолжали выделяться от песчанок и домовых

¹⁸ Оседлость зверьков определяли в ходе двухнедельных сессий наблюдения за индивидуально мечеными особями. В таблице приведены данные за первые пять дней отловов, проводившихся синхронно.

мышей (Илюхин, Кабин, 1996). В связи с этим Б-Х. Санджиев и В.М.Киреева (1996) считают, что ведущая роль в поддержании циркуляции микроба перешла к песчанкам. Заметим, что участие различных видов мелких млекопитающих в циркуляции чумы вообще характерно для Северо-Западного Прикаспия (Буркин и др., 1982). Протекание эпизоотии без участия малого суслика отмечалось и раньше, когда вследствие регрессии Каспия образовалась территория, заселенная лишь песчанками, домовыми мышами и другими мелкими млекопитающими (Лавровский, 1962 а,б). Это позволило нам предположить, что большое значение в поддержании инфекции имели межвидовые контакты. После зарастания разбитых участков степной растительностью привлекательность нор чужих видов как временных убежищ упала и их посещаемость понизилась. Заметим, что число штаммов, выделяемых в тот период, когда биоценозы Калмыкии были в наиболее деградированном состоянии, было значительно выше, чем после восстановления растительного покрова. При этом значительно сократилось не только количество штаммов, изолированных от малого суслика, но и количество штаммов, изолированных от песчанок (Попов и др., 1994). Таким образом, восстановление растительности после ее деградации сопровождалось снижением активности природного очага.

Мы приводим эти примеры для того, чтобы показать, что воздействия на биоценозы могут вызывать различные, в том числе и противоположные ожидаемым, эффекты. Как и любые воздействия на сложные природные системы, воздействия на биоценоз должны строиться на знании объективных закономерностей. *Разрушение биоценоза не является управлением!*

15.5. Резюме

Воздействия на биоценозы являются наиболее мощным фактором, регулирующим численность популяций проблемных видов. Положительный эффект может быть достигнут при правильном подборе материалов и приведении технических характеристик сооружений в такое состояние, когда, с одной стороны, исключается возможность достижения высокой численности, а с другой, сохраняются благоприятные условия для жизни людей. В искусственных биоценозах, которые, так или иначе, требуют постоянного управляющего вмешательства человека, правильный подбор составляющих их видов и формирование ярусной структуры сообщества может в значительной степени исключить необходимость дополнительных воздействий на популяции мелких млекопитающих. Численность проблемных видов может быть существенно снижена за счет периодических воздействий, нарушающих естественную динамику сообществ. На наш взгляд, наибольшие перспективы имеет формирование ландшафта, основанное на фрагментации биоценозов. В таком ландшафте возможно существование достаточно сложных сообществ, которые способны оказать благоприятное воздействие на городскую среду обитания, однако размеры и изоляция этих участков могут быть таковы, что исключат наличие нежелательных мелких млекопитающих. При хорошем знании экологии проблемных видов можно, по-видимому, подбирать такие способы изоляции, которые будут значимы лишь для них и не окажут существенного влияния на другие виды, входящие в сообщество.

Вместе с тем, для использования такой регуляции *необходимо проведение специальных исследований, которые позволят оценить последствия биоценологических воздействий всесторонне.* Мы полагаем, что время для таких исследований уже давно настало.

Заключение

Рассмотрев различные способы регуляции численности мелких млекопитающих, мы приходим к выводу, что сейчас используется лишь один - прямое подавление численности популяции за счет увеличения смертности. Несмотря на длительный опыт, наличие высоко-эффективных ядов и приманок, изощренные способы их применения, такой способ воздействия не дает ощутимого эффекта (Singelton et al., 1999). Отсутствие ожидаемого эффекта связано с особенностями экологии видов, которые позволяют им успешно сопротивляться.

Особенности функционирования популяций видов, на которых мы действуем, подчас таковы, что изменение популяционных структур более значимо для распространения инфекций, чем численность зверьков. Увеличение подвижности и отсутствие охраны участков после воздействия

может привести к тому, что вероятность заражения инфекциями, распространяемыми мелкими млекопитающими, возрастает, несмотря на снижение численности зверьков.

Кроме того, побочными эффектами прямого подавления численности с использованием высокотоксичных препаратов являются неизбежное загрязнение среды и нерегулируемое воздействие на биоценоз. Качество среды, в которой мы обитаем, зависит не только от того, есть ли в ней крысы и мыши, но и от уровня запыленности воздуха, наличия в нем вредных веществ, от качества воды и продуктов питания. Далеко не для всех используемых препаратов выяснено их поведение в экосистеме. Напомним, что для некоторых из них эффект накопления в среде и патологическое действие на человека были выяснены с опозданием.

Необходимо отметить, что до сих пор воздействия на мелких млекопитающих характеризуются односторонним подходом и направлены лишь на снижение численности проблемных видов. Вместе с тем, разрушение природных сообществ может привести к ухудшению среды нашего обитания не в меньшей, если не в большей степени, чем достижение высокой численности носителями инфекции. ***Каждый раз, воздействуя на численность проблемных видов, мы балансируем на грани между оздоровлением природного очага и разрушением средообразующих экосистем.***

Воздействия на популяцию, с целью повышения ее смертности, начали разрабатываться еще в конце 19-го века. Знания по экологии и популяционной биологии животных тогда еще только начинали накапливаться. Сейчас существует совсем иная фундаментальная основа, позволяющая перейти от истребления животных к управлению их популяциями.

Прежде всего, можно отметить перспективность воздействий, связанных со снижением темпов размножения. Такие воздействия способны стабилизировать популяцию на более низком уровне. По-видимому, высока перспективность разработок и в области управления популяциями путем воздействия на поведение, значимое для поддержания определенной пространственной структуры. В настоящее время имеются разработки, показывающие принципиальную возможность такого подхода.

Кардинальное решение проблемы связано с управлением экосистемами в целом. Сейчас накоплено достаточно данных, чтобы можно было перейти к прикладным разработкам. Мы живем в эпоху глобального воздействия человека на среду своего обитания и, рано или поздно, придется переходить от нерегулируемого разрушающего воздействия на экосистемы к управлению ими.

Автор не питает иллюзий и не надеется, что прямое воздействие на популяции с целью повышения их смертности будет немедленно прекращено. К сожалению, сегодня это единственный способ профилактики ряда заболеваний. Вместе с тем, хотелось бы подчеркнуть, что этот подход давно устарел, и требуются перемены. Эти перемены могут появиться только тогда, когда будут разработаны новые способы регуляции численности. С учетом современных знаний, очевидно, что основой для таких разработок может являться экология, в исходном значении этого слова. При планировании и проведении мероприятий необходимо всесторонне учитывать действие, которое они производят на экосистемы. Обеспечивая профилактику природноочаговых заболеваний, мы не должны ухудшать другие характеристики среды обитания человека.

В настоящей книге автор постарался показать, что изменения основных принципов контроля неизбежны и чем раньше мы начнем проводить прицельные исследования в этом направлении, тем лучше. Вместе с тем уже сейчас назрела необходимость структурных перестроек в системе медицинского контроля качества среды обитания. Воздействия на биоценозы города неизбежно встретят сопротивление страстных, но экологически малограмотных защитников природы. Предписания по характеристикам построек и сооружений не будут выполняться, а организациям, осуществляющим обработку, не выгодно изменять существующее положение.

Составляя программу контроля грызунов в городе 21-го века, Б.А.Колвин и У.Б.Джексон (Colvin, Jackson, 1999) предлагают систему управления, центральное место в которой занимает специальная группа, входящая в состав отдела здравоохранения. Эта группа отслеживает численность, зараженность и подвижность популяций грызунов, занимается изучением их экологии и разрабатывает нормы для строительства и эксплуатации зданий и сооружений города, при которых численность проблемных видов снижается, а вероятность распространения инфекций сводится к минимуму. Это же касается и норм эксплуатации парковых участков города, видового состава

растений в насаждениях и т.д. Очевидно, что такое воздействие на городскую среду нельзя осуществить без поддержки населения, поэтому члены группы проводят просветительскую работу. Часть исследований приходится заказывать профильным специалистам, работающим в смежных областях. Группа связана с отделом подземных коммуникаций города и с отделом, осуществляющим общественные работы. За выполнением предписаний следит специальная городская служба, ответственная за выполнение подзаконных актов. При необходимости по контракту нанимаются специалисты по контролю численности.

По-видимому, необходимость появления некоторой централизованной службы, способной определить оптимальные параметры среды обитания человека, с учетом гигиенических требований (в том числе и с учетом качества среды существования, создаваемой за счет функционирования экосистем) и профилактики заболеваний человека инфекциями, распространителями которых являются животные, назрела и у нас. *Эта служба могла бы всесторонне оценить различные аспекты взаимодействия человека с природой, поставить необходимые вопросы и заказать необходимые исследования специалистам - экологам.* Так же как и в рассмотренном выше примере, такая служба могла бы проводить необходимую разъяснительную работу и обеспечить взаимопонимание со службами управления.

Создание такой структуры, на взгляд автора, является необходимым первым шагом для разработки экологических основ не только регуляции численности проблемных видов, но и управления экосистемами, создающими благоприятную для человека среду обитания. *В настоящее время фундаментальная экология обладает достаточным количеством знаний, которые могут быть положены в основу разработки конкретных методов оценки динамики качества экосистем в ответ на различные воздействия и способов управления экосистемами.*

Литература

1. Абатуров Б.Д. О механизмах естественной регуляции взаимоотношений растительноядных мелких млекопитающих и растительности. Зоол. журнал. 1975, т. 54, в. 5, с. 741 – 751.
2. Абатуров Б.Д. Млекопитающие как компонент экосистем. М., Наука, 1984.
3. Абатуров Б.Д., Хашева М.Г. Усвоение зеленых растительных кормов грызунами разной пищевой специализации в зависимости от фазы вегетации кормовых растений. Зоол. журнал, 1995, т. 74, в. 4, с. 132 – 142.
4. Алексеева Т.И. Адаптивные процессы в популяциях человека. М., МГУ. 1986.
5. Анджеевский Р., Вроцлавек Х. Попытка анализа процессов, происходящих при заселении мелкими млекопитающими облавливаемого участка. Вопросы экологии, 1962, т. 6, М., Высшая школа, с. 12 - 13.
6. Базыкин А.Д., Хибник А.И., Апонина Е.А., Нейфельд А.А. Модель эволюционного возникновения диссипативной структуры в экологической системе. Факторы разнообразия в мат. экологии и популяционной генетике, 1980. Пушино, с. 33 – 37.
7. Башенина Н.В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М., Наука, 1977.
8. Беклемишев В.Н. Пространственная и функциональная структура популяций. Бюлл. МОИП, 1960, отд. биол. т. 65, в. 2, с. 41 – 50.
9. Бернштейн А.Д., Мясников Ю.А., Абашев В.А. и др. Связь активности очагов ГЛПС с динамикой популяций основных носителей (попытка эпидемиологического прогнозирования). В кн.: Геморрагическая лихорадка с почечным синдромом (ГЛПС) в Среднем Поволжье и Приуралье. Л., 1980, с. 58 - 68.
10. Бернштейн А.Д., Мясников Ю.А. Влияние расчистки леса на численность мелких млекопитающих. В кн.: Влияние антропогенной трансформации среды на население наземных позвоночных животных: Тез. Всес. совещания, т. 2, с. 67 – 68.
11. Бернштейн А.Д., Апекина Н.С., Копылова Л.Ф. и др. Особенности проявления геморрагической лихорадки с почечным синдромом, расположенных в оптимуме ареала рыжей полевки. РЭТ-инфо, 2000, № 3, с. 11 – 17.
12. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: Особи, популяции и сообщества. М., Мир, 1989, т. 1, 2.
13. Биологический энциклопедический словарь. Ред. М.С.Гиляров. М., Советская энциклопедия. 1986.
14. Богачева И.А. Взаимоотношения насекомых фитофагов и растений в экосистемах субарктики. Свердловск, Ур.О АН СССР, 1990.
15. Богомолов П.Л., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Сувор А.В. Структура города как фактор формирования фауны мелких млекопитающих. В кн.: Животные в городе. М., 2000. С. 14-15.
16. Болоховец М.Ф. Родентицидные свойства производных индандиона и разработка методов определения зоокумарина. Автореф. дис. ... канд. вет. наук. М., 1978
17. Большаков В.Н., Бойков В.Н., Баткова Ф.Н. и др. Влияние локального истребления на население и структуру лесных биоценозов. Экология, 1973, № 6, с. 57 – 65.
18. Быков А.В. Норовая сеть мелких млекопитающих как биогеоэкологическая составляющая почвенного яруса лесных экосистем. Реферат докторской дисс. Москва, Ин-т лесоведения РАН, 2005, 53 с.
19. Быковский В.А., Николаева Н.И., Сегал Р.Л. Антикоагулянтные родентициды и грызуны комменсалы. Агрохимия, 1990, № 6, с. 104 - 124.
20. Буркин В.С., Мацуга В.Г., Давыдов Е.Н. и др. Выявление остроразлитой эпизоотии чумы после длительного затишья в очаге Северо-Западного Прикаспия осенью 1979 г. В кн.: Эпидемиол., клиника, диагностика и профилактика антропонозных и зоонозных инфекций. Астрахань, 1982, с. 26 – 27.
21. Васильченко В.В., Ерещукова М.Г., Маркман Г.С. О роли подвижности особей в обеспечении «живучести» экологических систем. Журн. общей биол., 1986, т. 47, в. 6, с. 843 – 838.
22. Вашков В.И., Вишняков С.В., Полежаев В.Г., Тошигин Ю.В., Туров И.С. Борьба с грызунами в городах и населенных пунктах сельской местности. М., Медицина, 1974.
23. Вейсберг Б. Что мы понимаем под экоцидом. В кн.: Экоцид в Индокитае. М., Прогресс, с. 12 - 25.
24. Вернадский В.И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М., Наука. 1965.
25. Вернадский В.И. Биосфера. М., Мысль, 1967.
26. Викторов Г.А. Колебания численности насекомых, как регулируемый процесс. Журн. общей биологии, 1965, т. 26, в. 1, с. 43 – 55.

27. Викторов Г.А. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки. М., Наука, 1967.
28. Воджицкий К. Перспективы биологической борьбы с популяциями грызунов. Бюлл. ВОЗ, 1974, т. 48, № 4, с. 467 – 474.
29. Войткевич Г.В. Происхождение и химическая эволюция Земли. М., Наука, 1993.
30. Воронова Л.Д., Денисова А.В., Дмитриев Р.И., и др. Влияние рентицида глифтора на диких теплокровных животных. В кн.: Влияние пестицидов на диких животных наземных и водных экосистем. М., 1977, с. 97 – 111.
31. Гаевская Л.С., Краснополин Е.С. Влияние выпаса на пастбища предгорий полупустыни. М., Изд. Мин. Совхозов СССР. 1957.
32. Гаузе Г.Ф. Экспериментальные исследования борьбы за существование между *Paramecium caudatum*, *P. aurelia* и *Stilonicchia mytilis*. Зоол. журнал, 1934, т. 13, в. 1, с. 35 – 46.
33. Гиллин М.Е. Пространственная структура и жизнестойкость популяции. В кн.: Жизнеспособность популяций. Ред. М. Сулей. М., Мир, 1989.
34. Гиляров А.М. Популяционная экология. Изд-во. МГУ. М. 1990.
35. Гладкина Т.С. Оптимизация защиты растений от грызунов с сельском хозяйстве. В сб.: У съезд Всес. Тернол. Об-ва, М., Наука. Т. 3, с. 237-238.
36. Гольдман М.Е., Попов С.В., Чабовский А.В., Борисова Н.Г. Синдром социальности. Сравнительное исследование поведения песчанок. Журн. общей биологии, 1994, № 1, с. 49 – 68.
37. Громов В.С. Социальная организация семейных групп монгольской песчанки (*Meriones unguiculatus*) и попытки воздействия на нее фармакологическими средствами. Зоол. журнал, 1981, т. 60, в. 11, с. 1683 – 1694.
38. Громов В.С., Попов С.В. Некоторые особенности пространственно-этологической структуры поселений монгольской песчанки и попытки воздействия на нее фармакологическими средствами. Зоол. журнал, 1979, т. 58, в. 10, с. 1528 – 1535.
39. Демидова Т.Б. Пространственно-этологическая структура популяций 4 видов землероек-бурозубок (*Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. isodon*, *S. minutus*). Дис. ... канд. биол. наук. М. 2000.
40. Денисова А.В. Распространение инсектицида севина в наземных биоценозах различных ландшафтно-географических зон и его побочное действие на животных. Автореф. ... канд. биол. наук. М., 1976.
41. Дорст Ж. До того, как умрет природа. М., Прогресс, 1968.
42. Дылис Н.В. Основы биогеоценологии. М., МГУ, 1978.
43. Дэвис Д.Е. Стратегия борьбы с грызунами. В кн.: Стратегия борьбы с вредителями, болезнями растений и сорняками в будущем. М., Колос, 1977, с. 159 – 173.
44. Дэвис Д.Е., Кристиан Дж. Д. Популяционная регуляция у млекопитающих. Экология, 1976, № 1, с. 5 – 15.
45. Дятлов А.И. Инфекционная чувствительность популяций. Природа, 1993, № 9, с. 102 – 105.
46. Евсиков В.И., Мошкин М.П., Потапов М.А., Герлинская Л.А. и др. Генетико-эволюционные и экологические аспекты проблемы популяционного гомеостаза млекопитающих. В кн.: Экология популяций: Структура и динамика. Ч. 1, М., 1995, с. 63 – 96.
47. Ермолаева Е.З., Карасева Е.В., Степанова Н.В. Мелкие млекопитающие – обитатели плодовоовощных баз Москвы. РЭГ ИНФО. 1997. № 4, с. 2 – 9.
48. Жигарев И.А. Изменение численности мышевидных грызунов под влиянием рекреационного пресса на юге Подмосковья. Зоол. журнал., 1993т. 72, в. 12, с. 117 – 137.
49. Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. Ред. М. Сулей. М., Мир, 1989, с. 93 - 118
50. Ивашкина И.Н. Экспериментальное изучение стрессовых реакций в искусственных популяциях некоторых мелких грызунов. В кн.: Исследования адаптивного поведения и ВНД. Новосибирск, 1967, с. 54 – 55.
51. Илюхин А.А., Кабин В.В. Динамика развития эпизоотии чумы на ограниченном участке территории Прикаспийского песчаного очага. В кн.: Эколого-эпидемиологический надзор за природноочаговыми инфекциями в Северном Прикаспии. Астраханский ПЧС, Волгоградский ПЧИ, Астрахань, 1996. С. 23 – 25.
52. Каипбеков К. Эколого-физиологические адаптации некоторых видов грызунов Каракалпакии. Дис. ... канд. биол. наук. Фрунзе, 1973.
53. Калабухов Н.И. Спячка животных. М., Наука, 1936.
54. Калабухов Н.И. Периодические изменения в организме животных. Л., Наука, 1969.
55. Калинин А.А. Межвидовые отношения серых и черных крыс. М., 1995.
56. Каменов Д.А. Эколого-физиологические механизмы поддержания популяционного гомеостаза некоторых мелких грызунов в норме и под воздействием пестицидов. Автореф. дис. ...доктора биол. наук. М., 1980.
57. Каменов Д.А. Золотарев С.А. Влияние аминазина на агонистические формы поведения у разных по свойствам процессов нервной системы домашних мышей. Univ. Plovdiv Paissi Hiledarusu. Науч. тр., 1980, т. 18, в. 4, с. 210 – 222.
58. Каменов Д.А., Шилова С.А., Золотарев С.А., Болоховец М.Ф. Механизмы адаптации диких домашних мышей к зоокумарину на разных этапах существования модельных популяций. Зоол. журнал, 1980, т. 59, № 6, с. 885 – 891.
59. Кандыбин Н.В. Микробиологический метод борьбы с грызунами. М., 1974.
60. Карасева Е.В., Телицина А.Ю., Самойлов Б.Л. Млекопитающие Москвы в прошлом и настоящем. М., Наука, 1999.
61. Козлов А.Н. Размножение серой крысы (*R. norvegicus*) в животноводческих помещениях Северного Казахстана. Зоол. журнал, 1981, т. 60, № 4, с. 587 – 594.
62. Краснов Б.Р., Смирин Ю.М., Шилова С.А. Домовая мышь, как фактор, препятствующий заселению строений другими видами грызунов. Бюл. МОИП., отд. биол., 1990, т. 95, вып. 5, с. 30 – 36.
63. Краснов Б.Р., Хохлова И.С. Взаимоотношения синантропных и диких грызунов населенных пунктов и последствия мероприятий по контролю численности. Зоол. журнал, 1988, т. 62, в. 4, с. 600 – 610.
64. Краснов Б.Р., Хохлова И.С. Пространственно-этологическая структура группировок. В кн. Домовая мышь: происхождение, распространение, систематика, поведение. М., Наука, 1994, с. 190 – 213.
65. Кроуक्रофт П. Артур, Билл и другие (все о мышах). М. Мир. 1970
66. Кривоуцкий Д.А., Покаржевский А.Д. Введение в биогеоценологию. М., МГУ. 1990.
67. Крылов Д.Г. Подвижность и пути перемещения зверьков в популяциях лесных полевок и лесной мыши. Экология, № 1, 1992, с. 65 – 72.
68. Крыльцов А.И. Биологические основы борьбы с малым сусликом в Западном Казахстане. Автореф. ... доктора биол. наук., Алма-Ата, 1970.
69. Крыльцов А.И., Залесский А.Н. Изменение отношения сусликов к приманке и морфологических признаков популяции в процессе истребительных обработок. В кн: Тр. Казах. НИИ защиты растений. 1979, т. 15, с. 60 – 71.
70. Лавровский А.А. Изменения ландшафтов и причина смещения границ эпизоотий чумы в Северо-Восточном и Восточном Прикаспии. В кн.: Особо опасные и природноочаговые инфекции. Ставрополь, 1962 а, с. 36 – 53.
71. Лавровский А.А. Общие закономерности смены ландшафтов и движение эпизоотий чумы на побережье Каспийского моря в связи с его современной регрессией. В кн.: Тр. Азерб. ПЧС, 1962 б, т. 3, с. 70 – 79.
72. Лапшов В.А., Кучерук В.В.. Человек и популяционная экология синантропных грызунов. В сб.: Синантропия грызунов. Ред. В.Е.Соколов, Е.В.Карасева. М., 1994, с. 4 - 14.
73. Леви М. И. Сравнительная иммунология и эволюция разных популяций некоторых видов песчанок. В кн.: Труды второго всесоюзного совещания по млекопитающим. М., МГУ, 1975, с. 256 – 259.

74. Леви М.И., Судейкин В.А. О методике учета серых крыс (*Rattus norvegicus*) в жилых и производственных помещениях г. Москвы. Зоол. журнал, 1972, т. 51, в. 7, с. 1067 – 1070.
75. Лохмиллер Р.Х., Мошкин М.П. Экологические факторы и адаптивная значимость изменчивости иммунитета мелких млекопитающих. Сибирский экологический журнал. 1999, 1, с. 37-58.
76. Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А. Реакция сообществ и популяций мелких млекопитающих на техногенные воздействия. II. Популяции (рыжая полевка как модель). Успехи современной биологии. 1998, в. 6, с. 693 -706.
77. Мандей К. Физиологический и экологический аспекты стресса. В кн.: Механизмы биологической конкуренции. 1964. М., Мир, с. 211 – 214.
78. Мешкова Н. Н, Котенкова Е.В., Лялюхина С.И. Поведение домового (*Mus musculus*) и курганчиковой (*Mus hortulanus*) мышей по отношению к предметам. Зоол. журнал, 1985, т. 64, в. 4, с. 583 – 589.
79. Мешкова Н. Н., Котенкова Е.В., Лялюхина С.И. Поведение домового (*Mus musculus*) и курганчиковой (*Mus hortulanus*) мышей при освоении нового пространства. Зоол. журнал, 1986, т. 65, в. 1, с. 123 – 133.
80. Мешкова Н.Н., Федорович Е.Ю. Ориентировочно-исследовательская деятельность, подражание и игра как психологические механизмы адаптации высших позвоночных к урбанизированной среде. М., Аргус, 1996.
81. Моралева Н.В. Пространственно-этологическая структура популяций обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 1992.
82. Мошкин М.П., Герлинская Л.А. Эколого-генетические механизмы популяционной изменчивости по стресс-реактивности. В кн.: V съезд всеоюз. общества генет. селекц. им. Н.И.Вавилова: Тез. докладов, М., 1987, т. 1, с. 188.
83. Мясников Ю.А. Геморрагическая лихорадка с почечным синдромом – этиология, эпидемиология и профилактика. Руководство по эпидемиологии инфекционных болезней. М., Медицина, 1993. Т. 2, с. 348 - 368.
84. Наумов Н.П. Географическая изменчивость динамики численности и эволюция. Журн. общей биологии. 1945, т. 6, в. 1, с. 3 – 14.
85. Наумов Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.-Л., АН СССР, 1948.
86. Наумов Н.П. Экология животных. М., Высшая школа, 1963.
87. Наумов Н.П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных. Зоол. журнал, 1967, т. 46, в. 10, с. 1470 – 1486.
88. Наумов Н. П. Сигнальные биологические поля и их значение для животных. Журн. общей биологии, 1973, т. 34, № 6, с. 808 – 817.
89. Неронов В.В. Антропогенное остепнение пустынных пастбищ северо-западной части прикаспийской низменности. Успехи современной биологии, 1998, т. 118, с. 597 – 612.
90. Никитина Н.А. Рыжие полевки. В кн.: Итоги мечения млекопитающих. М., Наука, 1980. С. 189-219.
91. Никольский А.А. Акустическая активность как средство регулирования популяционной структуры у млекопитающих. Структура популяций у млекопитающих. М., Наука, 1991, с. 86 – 115.
92. Никольский А.А. Экологическая биоакустика млекопитающих. М., изд-во МГУ, 1992.
93. Новиков Г.А. Очерк истории экологии животных. Наука. Л. 1980.
94. Одум Ю. Основы экологии. М., Мир, 1975.
95. Окцова Н.М. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах на примере очагов клещевого энцефалита. М., Наука. 1986.
96. Ондар С.О. Козволия компонентов степных экосистем. Кызыл, ТувиКОПР СО РАН, 2000.
97. Орленев Д.П. Пространственно-этологическая структура популяций монгольской песчанки в норме и при искусственном разрежении численности. Дис. ... канд. биол. наук. М., МГУ, 1987.
98. Орленев Д.П., Переладов С.В. Восстановление структуры популяций монгольской песчанки после искусственной депрессии численности. Экология, 1981, № 2, с. 58 – 66.
99. Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М., Наука, 1980.
100. Пианка Э. Эволюционная экология. М., Мир. 1981.
101. Покаржевский А.Д. Геохимическая экология наземных животных. М., Наука, 1985.
102. Покаржевский А.Д., Есенин А.В. Последствия химической войны во Вьетнаме. Можно ли через 15 лет выделить ее эффекты методами биоиндикации почв. В кн.: Отдаленные биологические последствия войны в Южном Вьетнаме. Ред. В.Е.Соколов, С.А.Шилова. М., 1996, с. 75 - 100.
103. Поле С.Б., Бибиков Д.И., Кузин И.П. Территориальное размещение и подвижность сурков при нарастании их численности. Мат. УП научн. конф. противочумн. учр. Ср. Азии и Казахстана, Алма-Ата, 1971, с. 329 – 332.
104. Полежаев В.Г., Кириин Л.А. Организация и проведение сплошной дератизации в городе. Тр. Центр. н-и дезинфекционного ин-та, 1956, в. 9, с. 225 - 235.
105. Попов С.В., Чабовский А.В., Шилова С.А., Щипанов Н.А. Механизмы формирования пространственно-этологической структуры поселений полуденной песчанки в норме и при искусственном понижении численности. Фауна и экология грызунов. М., МГУ, 1989, с. 5 – 58.
106. Попов Н.В., Козлова Т.А., Санджиев В. Б-Х., Подсвилов А.В, Варшавский, Б.С., Яковлев С.А. Динамика проявлений чумы в популяциях малых сусликов и полуденных песчанок на территории Прикаспийского песчаного очага в 1979 - 1992 гг. В кн.: Проблемы особо опасных инфекций. Госком. Сан-эпиднадзора РФ, Саратов, 1994. С. 30 - 36.
107. Поярков А.Д. Стратегия контроля и регуляция численности собак в городских условиях. Экология, поведение и управление популяциями волка. М., 1989, с. 130 – 139.
108. Поярков А.Д., Верещагин А.О., Горячев К.С., Богомолов П.Л. Учет численности и популяционные характеристики бездомных собак г. Москвы. В кн.: Животные в городе. М., 2000, с. 99 - 101.
109. Рогаткин А.К., Рыбкин В.С. Эпидемиологический надзор, проводимый Астраханской противочумной станцией за особо опасными и природно-очаговыми инфекциями в Северном Прикаспии, с учетом экологических изменений в регионе. В кн.: Эколого-эпидемиологический надзор за природноочаговыми инфекциями в Северном Прикаспии. Астраханская ПЧС, Волгоградский ПЧИ, Астрахань, 1996, с. 4 - 5.
110. Румянцев С.Н. Конституциональный иммунитет и его молекулярно-экологические основы. Наука, Л. 1983.
111. Рыльников В.А. Размножение, возрастной состав и смертность. В кн.: Серая крыса: Систематика, экология, регуляция численности. Ред. В.Е.Соколов, Е.В.Карасева. М., Наука, 1990, с. 181 – 229.
112. Санджиев В. Б-Х., Киреева В.М. Состояние грызунов и эктопаразитов на территории, обслуживаемой станцией за последние 6 лет (с 1990 по 1995). В кн.: Эколого-эпидемиологический надзор за природноочаговыми инфекциями в Северном Прикаспии. Астраханская ПЧС, Волгоградский ПЧИ, Астрахань, 1996. С. 48 - 49.
113. Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М., Наука, 1978.
114. Селье Г. Очерки об адаптационном синдроме. М., Медгиз, 1960.
115. Смирин Ю.М. Знакомство грызунов с территорией и успешность охоты на них ушастой совы и сипухи. Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 806 вып. 6. С. 14-20.
116. Смирин Ю.М. Об устойчивости внутривидовых группировок у домашних мышей. Бюлл МОИП. Отд. биол., 1977, т. 82, в. 3, с. 5 – 11.
117. Смирин Ю.М., Шилова С.А., Щипанов Н.А. Попытка направленного изменения социального поведения лесных мышей с помощью фармакологических средств. Экология, 1985, № 5, с. 85 – 88.

118. Смирнов П.К., Щеглова А.И. Регуляция тепла у грызунов пустыни в условиях инсоляции и высоких температур. Вестник ЛГУ, 1963, в. 21, с. 12 – 18.
119. Советский Энциклопедический Словарь. М., Советская энциклопедия. 1987.
120. Соколов В.Е., Вознесенская В.Д., Павлова Е.Ю., Зинкевич Э.П. Обонятельная коммуникация. В кн.: Серая крыса: Систематика, экология, регуляция численности. М., Наука, 1990, с. 289 – 305.
121. Соколов В.Е., Шилова С.А. Введение. В кн.: Отдаленные биологические последствия войны в Южном Вьетнаме. Ред. В.Е.Соколов, С.А.Шилова. М., 1996, с. 5 – 12.
122. Соколов В.Е., Квашнин С.А. Социальная организация. В кн.: Серая крыса: Систематика, экология, регуляция численности. М., Наука, 1990, с. 275-288
123. Судейкин В.А. Миграция серых крыс в условиях большого города. В кн.: Фауна и экология грызунов. М., МГУ, 1976, с. 41 - 85.
124. Сукачев В.Н. Основные понятия лесной биоценологии. Основы лесной биоценологии. М., 1964. с. 5 - 49.
125. Сулей М.Е. Введение. В кн.: Жизнеспособность популяций: природоохранные аспекты. Ред. М. Сулей. М., Мир, 1989.
126. Тинберген Н. Поведение животных. М., Мир, 1969.
127. Ткачев А.В. Роль нейроэндокринных факторов в саморегуляции численности популяции. Экология, 1976, № 2, с. 30 – 36.
128. Тоцгин Ю.В. Итоги и перспективы дератизации в городах. В кн.: Экология и медицинское значение серой крысы. М., 1983, с. 96 – 100.
129. Траханов Д.Ф. Дератизация на объектах животноводства. Автореф. дис. ... доктора с.-х. наук. М., 1973.
130. Туликова Н.В. Питание и характер суточной активности землероек средней полосы СССР. Зоол. журн., 1949, 28, 6, с. 561 - 572.
131. Флинт В.Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М., Наука, 1977.
132. Формозов А.Н. Изменение природных условий степного Юга Европейской части СССР за последние сто лет и некоторые черты современной фауны степей. В кн.: Исследование географии природных ресурсов животного и растительного мира СССР. М., АН СССР, 1962, с. 114 - 161.
133. Хашева М.Г. Сравнительный анализ потребления и переработки корма грызунами (на примере гребенщиковой песчанки, хомяка Радде, общественной полевки). Автореф. ... дис. канд. биол. наук. М., 1993.
134. Хохлова И.С. Механизмы поддержания популяционного гомеостаза в группировках домовых мыши и меры ограничения ее численности. Дис. ... канд. биол. наук, М., МГУ, 1986.
135. Хохлова И.С., Князева Т.В. Влияние структуры группировок домовых мышей на особенности паразитирования на них блох. В кн.: Профилактика природно-очаговых инфекций. Ставрополь, 1983, с. 165 – 167.
136. Чабовский А.В. Сравнительный анализ социальной организации песчанок р. Meriones. Автореф. ... дис. канд. биол. наук, М., 1993.
137. Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В. Популяционные циклы леммингов в Арктике: экологические и эндокринные аспекты. М., Наука, 1982.
138. Шаффер М. Минимальные жизнеспособные популяции: как быть с неопределенностью? В кн.: Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. Ред. М. Сулей. М., Мир, 1989, с. 93 - 118.
139. Шварц С.С. Принципы и методы современной экологии животных. Тр. ин-та биологии УФ АН СССР, 1961, в. 1, с. 1 - 51.
140. Шварц С.С. Популяционная структура вида. Зоол. журнал, 1967, т. 46, в. 10, с. 1345 – 1367.
141. Шварц С.С. Характер функциональных связей элементов биологических систем на популяционном и организменном уровнях. Экология, 1972, № 4, с. 87 – 89.
142. Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Тр. ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР, 1968, Свердловск, в. 58, с. 1 – 387.
143. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М., Наука, 1980.
144. Шеханов М.В. Естественное носительство болезней человека представителями отряда зайцеобразных (Lagomorpha) и грызунов (Rodentia) фауны СССР. В кн.: Медицинская териология. М., Наука, 1979, с. 280 – 293.
145. Шилов И.А. О механизмах популяционного гомеостаза у животных. Успехи совр. биологии, 1967, т. 64, № 2, с. 333 – 351.
146. Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М., МГУ, 1977.
147. Шилов И.А. Стресс как экологическое явление. Зоол. журнал. 1984, 63, 6, с. 805 -812.
148. Шилов И.А. Экология. Высшая школа. М. 1997.
149. Шилов И.А., Каменов Д.А., Маслов С.П. Значение основных свойств нервной системы в становлении иерархической структуры в однополовых группах домовых мышей. Зоол. журнал, 1974, т. 53, в. 10, с. 1548 – 1555.
150. Шилова С.А. Эпизоотологическое значение мышевидных грызунов в очагах клещевого энцефалита Пермской области. В кн.: Вопросы экологии и териологии. Пермь, 1971. С. 37 – 57.
151. Шилова С.А. Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих. М., Наука, 1993.
152. Шилова С.А., Касаткин М.В. Сравнительный анализ популяционной структуры общественной полевки (*Microtus socialis* Pall., 1773) в разных частях ареала. Экология, 2000, № 4, с. 287 – 294.
153. Шилова С.А., Коротяев Б.А., Седых Э.Л., Иваницкий В.В., Переладов С.В., Рыльников В.А. Особенности биоценозов горной щебнистой степи Тувы в связи с проблемой природопользования. Экология, 1977, № 3, с. 55 – 62.
154. Шилова С. А., Орленев Д.П., Артеменков В.П. Изучение токсичности ратицидов на популяционном уровне. В кн.: Тез. докл. X конф. противоч. учреждений Средней Азии. Алма-Ата, 1979, с. 75 – 77.
155. Шилова С.А., Попов С.В., Чабовский А.В. Поведенческий аспект восстановления оптимальной плотности в популяциях грызунов. Поведение животных в сообществе. М., 1983. Ч. 2, с. 255 – 258.
156. Шилова С.А., Туров И.С. Попытка направленного изменения внутривидовых взаимоотношений некоторых млекопитающих – вредителей, под воздействием нейротропных средств. ДАН СССР, 1977, т. 233, в. 3, с. 498 – 501.
157. Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., Наука, 1982.
158. Шмидт-Нельсон К. Размеры животных: почему они так важны? М., Мир, 1987.
159. Щипанов Н.А. Функциональная организация: гипотеза неспецифической адаптации. Экология популяций: Структура и динамика. Материалы совещания. Москва, Тип. Россельхозакадемии, 1995, т. 1, с. 160 - 182.
160. Щипанов Н.А. Некоторые аспекты устойчивости мелких млекопитающих. Успехи современной биологии. N 1. 2000. С. 73 - 87
161. Щипанов Н.А., Касаткин М.В. Разногодичные изменения пространственной структуры популяции полевки-экономки в зоне тундры. Бюлл.МОИП, отд биол., 1992, т. 97, в. 4, с. 14 - 27
162. Щипанов Н.А., Касаткин М.В. Общественная полевка (*Microtus socialis*) в измененном ландшафте Южного Дагестана: популяционный аспект выживания. Зоол. журнал. 1996. Т. 75. Вып. 9. С. 1412 – 1425.
163. Щипанов Н.А., Исаев С.И., Анискин В.М. Некоторые черты биологии *Thylamys elegans* из группы мышиных опосумов (*Didelphidae*, *Marsupialia*) в департаменте Тариха (Боливия). Зоол. журнал. 1996, т. 75. в. 1. С. 75 –87.
164. Щипанов Н.А., Олейниченко В.Ю. Белобрюхая белозубка: Поведение, пространственно-экологическая и функциональная структура популяции. М., Наука, 1993.
165. Щипанов Н.А., Шилов А.И., Бодяк Н.Д. Наблюдения за поведением малых белозубок (*Crocicidura suaveolens*) в условиях неволи. Зоол.журн., 1987, т. 66, в. 10, с.1540 - 1551.
166. Щипанов Н.А., Шилова С.А., Смирин Ю.М. Структура и функции различных поселений лесной мыши (*Apodemus uralensis*). Успехи совр. биологии. 1997. Т. 117. Вып. 5. С. 624 – 639.

167. Щипанов Н.А., Шутова М.И. Некоторые аспекты устойчивости популяций домовых мышей к внешним повреждающим воздействиям в сельскохозяйственном ландшафте. Экология, 1989, № 2, с. 58-64.
168. Alle W.C. Animal aggregations. *Quart. Rev. Biol.*, 1927, v. 2, p. 367 – 398.
169. Alle W.C. Animal aggregations. A study in general sociology. Univ. Chicago Press, Chicago, 1931.
170. Alle W.C., Emerson A.E., Park O., Park T.H., Smidt K.P. Principles of animal ecology. Philadelphia, London, W.B. Saunders Company, 1949.
171. Angelstam P., Linstrom E., Widwen P. Synchronous short-term population fluctuations in some bird and mammals in Fennoscandia – occurrence and distribution. *Holarct. Ecol.*, 1985, v. 8, p. 285 – 298.
172. Backer S.E., Katz L.S. Gonadotrophin releasing hormone (GnRH) analogs or active immunization against GnRH to control fertility in wildlife. In: Contraception in wildlife management. Technical Bull. No 1853, United States Department of Agriculture, Animal and Plant Health Inspection Service, 1997, p. 11 – 19.
173. Barnard C.J., Behnke J.H., Swell J. Social status and disease resistance in mice: immunology costs and hormone modulation. – In: 24th Int. Ethol. Conf. 1995, Honolulu, HI 1, p. 26.
174. Barnett S.A. Experiments on neophobia in wild and laboratory rats. *Brit. J. Psychol.* 1958. V. 49, p. 195-201.
175. Barnett S.A. Exploring, sampling, neophobia and feeding. In.: *Rodent Pest. Control*. Ed. Prakash. Boca Raton, Floridae, CRC Press Inc., 1988, p. 295 - 317.
176. Bell G. On breeding more than once. *Amer. Naturalist*, 1976, v. 110, p. 57 – 77.
177. Berger P.J., Sanders E.H., Gardner P.D., Negus N.C. Phenolic plant compounds functioning as reproductive inhibitors in *Microtus montanus*. *Science*, 1979, v. 195, p. 575 – 577.
178. Berton F., Vogel E., Belzung C. Modulation of mice anxiety in response to cat odour as a consequence of predators diet. *Physiol. Behav.*, 1998, v. 65, p. 247 - 1544.
179. Bernshtein A.D., Apekina N.S., Mikhailova T., Myasnikov Y., Hlyap L., Korotkov Y., Gavrilovskaya I. Dynamics of hantavirus infection in natural infected bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Arch. Virology*, 1999, v. 144, p. 2415 – 2428.
180. Bishop L.L., Hartley D.L., Partri G.G. Population dynamics of genetically determined resistance to warfarin in *Rattus norvegicus* from middle Wales. *Heridity*, 1977, v. 38, No 3, p. 388-398.
181. Boonstra R., Krebs Ch. J. A fencing experiment on a high density population of *Microtus townsendii*. *Can. J. Zool.*, 1977, v. 55, No 7, p. 1166 – 1175.
182. Brown R.E. Odour preference scales in rats. *Olfaction and taste*. L., Univ. Press, 1977, v.6, p. 188.
183. Brown R.E. The olfactory world of the rodent. In: *Rodent biology and management*. Eds. Zhi-Bing Zhang, L. Hinds, G. Singelton, Zu-Wang Wang. Australian Center Int. Agr. Research, Canberra, 1999. P. 98
184. Bykovskii V.A., Kandybin N.V. Biological principles, development and perspectives of bacteria and viruses. In: *Rodent Pest. Control*. Ed. Prakash. Boca Raton, Floridae, CRC Press Inc., 1988, p. 378 – 405.
185. Calhoun J.B. The ecology and sociobiology of the Norway rat. Wash., Bethesda, 1963.
186. Chance M.R. Aggregation as a factor influencing the toxicity of sympathomimetic amines in mice. *J. Pharmacol. and Exper. Theriol.*, 1946, v. 87, p. 214 – 219.
187. Chambers L.K., Malcolm A.L., Hinds L.A. Biological control of rodents – the case for fertility control using contraception. In: Ecologically based rodent management. G.Singelton, L.Hinds, H.Leirs, and Z. Zhang (eds). Australian Centre for International Agricultural Research. Canberra. 1999, p. 215-242.
188. Cho W.S. Effect of rodent population following acute poisoning with emphasis on the breeding patterns of the Norway rat in Korea. In.: *Proc. Conf. “The organization and practice of vertebrate pest control”*. Ed. A.C.Dubock. Halsemere, 1984, p. 353.
189. Christian J.J. The adrenal-pituitary system population cycles in mammals. *J.Mammal.*, 1950, v. 31, No 3, p. 241 – 259.
190. Christian J.J. Effect on population size and reproductive organs of male mice in population of fixed size. *Amer. J. Physiol.*, 1955, v. 182, No 2, p. 292 – 300.
191. Christian J.J. Adrenal and reproductive response to population size in mice from freely growing population. *Ecology*, 1956, v. 37, No 2, p. 258 – 273.
192. Christian J.J., Davis D.E. Endocrines, behavior and population. *Science*, 1964, v. 146, No 3651, p. 1550 – 1560.
193. Christian J.J., Davis D.E. Adrenal glands in female voles (*Microtus pensilvanicus*) as relation to reproduction and population size. *J. Mammal.* 1966, v. 47, No 1, p. 1 – 18.
194. Colvin B.A., Swift T.B., Fothergill F.E. Control of Norway rats in sewer and utility systems using pulsed baiting methods. In: Baker R.O., Crabb A.C. eds. *Proceedings of the 18th Vertebrate pest conference*. Davis, University of California, 1998, p. 247 - 253.
195. Colvin B.A., Jackson W.B. Urban rodent control programs for 21st century. In *Ecologically based rodent management*. G.Singelton, L.Hinds, H.Leirs, and Z. Zhang (eds). Australian Centre for International Agricultural Research. Canberra. 1999. P. 243-258.
196. Cowan P.E. Systematic patrolling and orderly behavior of rats during recovery of deprivation. *Anim. Behavior*, 1977, v. 25, p. 171.
197. Crowcroft P., Rowe F.P. The growth of confined colonies of the wild house mouse (*Mus musculus* L.): The effect of dispersal on female fecundity. *Proc. Zool. Soc. London*, 1957, v. 131, No 3, p. 359 – 370.
198. Crowell K.L. Experimental zoogeography: introduction of mice to small islands. *Amer. Naturalist*, 1973, v. 107, p. 535 – 558.
199. Darwin C. The origin of species. Murray, London. 1859.
200. Davis D.E. The relation between level of population and pregnancy of Norway rat. *Ecology*, 1951, v. 32, No 3, p. 469 – 475.
201. Davis D.E. The characteristic of rat population. *Quart. Rev. Biol.*, 1953, v. 28, No 4, p. 373 – 401.
202. Davis D.E. Rodent control strategy in “Pest control strategies for future”. Wash., Nat. Acad. Sci., 1972.
203. Davis D.E. Population principles. In.: *Rodent Pest. Control*. Ed. Prakash. Boca Raton, Florida, CRC Press Inc., 1988, p. 171 - 179.
204. Dickman C.R. Rodent-ecosystem relationships: a review. In.: *Ecologically based rodent management*. G.Singelton, L.Hinds, H.Leirs, and Z. Zhang (eds). Australian Centre for International Agricultural Research. Canberra. 1999. P.113 - 133.
205. Dunbar B.S. Contraception in domestic and wild animal populations using zona pellicula immunogens. In: *Contraception in wildlife management*. Technical Bull. No 1853, United States Department of Agriculture, Animal and Plant Health Inspection Service, 1997, p. 1 – 9.
206. Elton C.S. Periodic fluctuations in numbers of animals: their causes and effects. – *Brit. J. Exptl. Biol.* 1924. 11, 1, p. 119 - 163.
207. Elton C. Animal ecology. Sidgwick and Jackson. London. 1927.
208. Emlen J.T. *Ecology: An Evolutionary approach*. Addison-Wesly. Reading, Mass, 1973.
209. Fenn M.G.P., Macdonald D.W. Use of middens by red foxes: risk reverses rythms of rats. *J. Mammol.*, 1996, v. 76, p. 130 – 136.
210. Flemming T.H. Life-history strategies. In: *Ecology of small mammals*. Ed. D.M.Stoddart. Chapman & Hall, London, 1979, p. 1 – 62.
211. Fowler M.E. Plant poisoning in free-living wild animals: A review. *J. Wildlife Disease*, 1983, v. 19, No 1, p. 34 – 43.
212. Garcin H., Auter J.M. Variations du volume sanguin et de quelques constitutants du sang ches le hamster dore (*Mesocricetus aurutus* Waterhouse) expose au froid. *Rev. Cand. Biol.*, 1967, v. 26, No 3, p. 259 – 263.
213. Gavrilovskaia I.N., Apekina N.S., Bernshtein A.D., Demina V.T., Oculova N.M., Myasnikov Yu.A., Chumakov M.P. Patogenesis of hemorrhagic fever with renal syndrome virus infection and mode of horizontal transmission of hantavirus in bank voles. *Arch. Virol.* (Sppl. 1), 1990, No 1, p. 57 – 62.
214. Geisler F. Thermoregulation and torpor in kultarr, *Antechinus laniger* (Marsupialia, Dasyuridae). *J Comp. Physiol.*, 1986, v. 156, No 5, p. 751 – 757.

215. Geisler F., Bandinette R.V. Daily torpor and thermoregulation in the small dasyurid marsupials *Planigale gilesi* and *Ningau gyonneae*. *Austr. J. Zool.*, 1988, v. 36, No 4, p. 473 – 481.
216. Gosh P.K., Purohit K.G., Prakash I. Studies on the effects of prolonged water deprivation on the Indian desert gerbil, *Meriones hurianae*. *Arid Zone Res.*, 1964, v. 24, p. 301 – 306.
217. Gorman M.L., Stone R.D. The natural history of moles. London. Christopher Helm. 1990.
218. Graham N.E. Simulation of recent global temperature trends. *Science*, 1995, v. 267, p. 661 – 671.
219. Greaves J.R., Redfern R., Ayres P. et al. Warfarin resistance: a balanced polymorphism in the Norway rat. *Genetic Research*. 1977, V. 30, N. 30, p. 257-263.
220. Grinnell J. An account of the mammals and birds of the Lower Colorado Vally.- Univ. Calif. Publ. Zool. , 1914, p. 51 – 249.
221. Guilderson T.P., Schrag D.P. Abrupt shift in subsurface temperatures in the Tropical Pacific associated with changes in El Nino. *Science*, 1998, v. 281, p. 240 - 243.
222. Haeckel E. *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzuge der organischen Formen – Wissenschaften, mechanisch begrundet durch die von Charles Darwin reformierte Descendenz – Theorie*, 1866. Bd. II. *Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen*.
223. Haeckel E. *Euber Entwicklung Gung 4. Aufgabe de Zoologie Jemaische z.*, 1869, 5, p. 353-370.
224. Hamilton W.D. The genetical evolution of social behaviour. I, II. *J.Theor. Biol.*, 1964, v. 7, p. 1 – 52.
225. Hanski I. Single species spatial dynamics may contribute to long-term rarity and abundance. *Ecology*, 1985, v. 66, p. 335 – 343.
226. Hanski I. Population dynamics of shrews on small islands accord with the equilibrium model. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1986, v.28, p. 23 – 36.
227. Hanski I. Methapopulation dynamics: does it help to have more of the same? *Trend Ecol. Evol.*, 1989, v. 4, p. 113 – 114.
228. Hanssen I., Pedersen H.Chr., Lundh T. Does intense herbivory from microtine rodents induce production of plant estrogens in the spring food plants of willow ptarmigan *Lagopus l. Lagopus*? *Oikos*, 1991, v. 62, p. 77 - 79.
229. Haukioja E., Hakala T. Herbivore cycles and periodic outbreaks. Formulation of general hypothesis. *Rep. Kevo Subarctic Res.Stat.*, 1975, v. 12, p. 1 – 9.
230. Haukioja E., Suomela J. Long-term inducible resistance in birch foliage: Triggering cues and efficacy on a defoliator. *Oecologia*, 1985, v. 65, No 3, p. 363 - 390.
231. Hiemae K.M., Ardan G.M. A cinefluorographic study of mandibular movement during feeding in the rat (*Rattus norvegicus*). *J. Zool.*, 1968, v. 154, No 2, p. 139 – 154.
232. Hutchinson G.E. Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symp. Quant. Biol.*, 1957, 22, p. 415-427.
233. Jackson W.B., Brooks J.E., Bowerman A.M. et al. Anticagulant resistance in Norway Rat as found in U.S. Cities. *Pest control*, 1975, Vol. 43. N 4, p. 12-16, N. 5, p. 14-24.
234. Jarvis J. U.M., O’Rain M. J., Bennett N.C., Sherman P.W. Mammalian eusociality: a family affair. *TREE*, 1994, v. 9, No 2, p. 47-51.
235. Jelkman W., Oberthuer W., Klinshid T., Brownitzer G. Adaptation of hemoglobin function to subterranean life in the mole *Talpa europaea*. *Respir. Physiol.*, 1981, v. 46, p. 7 – 16.
236. Johansen W. *Uber Erbllichkeit in Populationen und in reinen Linen.* – Jena 1903.
237. Jones G.G., Lawton J.H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 1994, v. 69, p. 373 – 386.
238. Jones G.G., Lawton J.H., Shachak M. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 1997, v. 78, p. 1946 – 1957.
239. Jorgesen S.E., Bernard C.P., Straskraba M. Ecosystems emerging: Toward an ecology of complex systems in a complex future. *Ecological modelling*, 1992, v. 62, p. 1 - 27.
240. Kessler V., Baldwin I.T. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emission in nature. *Science*, 2001, v. 291, No 5511, p. 2141 – 2144.
241. Kiesecker J.M., Blaustein A.R., Belden L.K. Complex causes of amphibian population declines. *Nature*, 2001, v. 410, p. 681 – 684.
242. Klimpstra W.D. House mouse behavior and its significance to control. *Proc. V vertebrate pest conf. Devis (Calif.)*, 1972, p. 149.
243. Klironomos J.N., Hart M.M. Animal nitrogen swap for plant carbon. *Nature*, 2001, v. 410, p. 651 – 652.
244. King D.R., Oliver A.J., Mead R.J. The adaptations of some Western Australian mammals to food plants containing fluoracetate. *Austr. J. Zool.*, 1978, v. 26, p. 699 – 712.
245. Knipling E.F., McGuire J.U. Potential role of sterilization for suppressing populations: A theoretical appraisal. *Techn. Bull. Us Dep Agr.*, 1972, No 1455, p. 1 – 27.
246. Koskela E., Yononen H. Suppressed breeding in the field vole (*Microtus agrestis*): an adaptation to cyclically fluctuating predation risk. *Behav. Ecol.*, 1995, v.6, p. 311 – 315.
247. Krebs C.J. The lemming cycle at Baker lake (1964). In: *Population ecology*. Ed. L. Adams. Belmont, 1970, p. 8 – 13.
248. Krebs C.J. *Ecology*. Harper and Row. N.Y. 1972.
249. Krebs C.J. Current paradigms of rodent population dynamics – what we are missing? In: *Ecologically based rodent management*. G.Singelton, L.Hinds, H.Leirs, and Z. Zhang (eds). Australian Centre for International Agricultural Research. Canberra. 1999. P. 33-49.
250. Lack D. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford, Oxford Univ. Press, 1954.
251. Lang A. (ed). *The effects of herbicides in South Vietnam*. Washington. US Nat. Ac. Sci., 1974.
252. Leirs H. Populations of African rodents: Models and real world. In: *Ecologically based rodent management*. G.Singelton, L.Hinds, H.Leirs, and Z. Zhang (eds). Australian Centre for International Agricultural Research. Canberra. 1999. P. 388 - 408.
253. Lotka A.J. *Elements of physical biology*. Baltimore, Williams & Wilkins, 1925.
254. MacArthur R.H., Wilson E.O. *The theory of island biogeography*. Princeton, N.Y., Princeton Univ. Press, 1967.
255. Macdonald D.W., Mathews F., Berdoy M. The behaviour and ecology of *Rattus norvegicus*: From opportunism to kamikaze tendencies. In: *Ecologically based rodent management*. G.Singelton, L.Hinds, H.Leirs, and Z. Zhang (eds). Australian Centre for International Agricultural Research. Canberra. 1999. P. 49 - 80.
256. Malchow H., Feistel R. Polarity, symmetry and gradients in reaction – diffusion system. *Studia Biophys.*, 1982, v. 88, p. 125 – 130.
257. Marks C.A., Nijk M., Gigliotti F., Busana F., Short R.V. Preliminary field assessment of a cabergoline baiting campaign for reproductive control of the red fox (*Vulpes vulpes*). *Wildlife Research*, 1996, v. 23, p. 161 – 168.
258. Marsh R.E. Chemosterilants for rodent control. *Rodent pest management*. Ed. I. Prakash. Boca Ratoon, Florida, CRC Press Inc., 1988, p. 353 – 364.
259. Marsh R.E., Hovard W.E. New perspectives in rodent and mammal control. In: *Proc. III Intern. Bidegrad. Symp.*, Kingston, 1976, p. 317 – 329.
260. Marsh R.E., Hovard W.E. Pheromones (odours) for rodent control. *Pest contr. technol.*, 1979, v. 7, p. 22.
261. Martinsen G.D., Cushman J.H., Whitham T.G. Impact of the pocket gofer disturbance on plant species diversity in a short-grass prairie community. *Oecologia*, v. 83, p. 132 – 138.
262. Mannion A.M. *Global environmental change*. Longman Sci. Tecn., Hong Kong, 1991
263. Michaelis A.R. Environmental warfare. *Interdisciplinary Sci. Biol.*, 1991, v. 16, No 2, p. 97 – 102.
264. Millar J.S., Hicking G.J. Body size and the evolution of mammalian life histories. *Functional ecology*, 1991, v. 5, p. 588 – 593.
265. Mills J.N. The role of rodents in emerging human disease: examples from the Hantaviruses and Arenaviruses. In: *Ecologically based rodent management*. G.Singelton, L.Hinds, H.Leirs, and Z. Zhang (eds). Australian Centre for International Agricultural Research. Canberra. 1999. P. 134-160.
266. Mooney H.A., Chapin III F.S. Future directions of global change research in terrestrial ecosystems. *TREE*, 1994, v. 9, No 10, p. 371-372.

267. Moore B. The scope of ecology. *Ecology*. 1920. V. 1. P. 1-3.
268. Moshkin M.P., Dobrotvorskyy A.K., Mak V.V., Panov V.V., Dobrotvorskaya E.A. Variability of immune response to heterologous erythrocytes during population cycles of red (*Clethrionomys rutilus*) and bank (c. *glareolus*) voles. *Oikos*, v. 82, p. 131 – 138.
269. Murua R.M., Rodrigue L.J. An integrated control system for rodents in pine population in Central Chile. *J. Appl. Ecol.*, 1989, v. 26, No 1, p. 81 – 88.
270. Myers K. Morphological changes in the adrenal glands of wild rabbits. *Nature*, 1967, v. 213, No 2, p. 147 – 150.
271. Nagel A. Sauerstoffverbrauch, temperaturerregulation und herzfrequenz bei eurapaishen spitsmouzen (Sorociae). *Ztschr. Saugtierk*, 1985, v. 50, No 5, p. 249 – 266.
272. Nicolson A.J. The balance of animal populations. *J. Anim. Ecol.*, 1933, v. 2, No 1, p. 132 – 178.
273. Note D.L., Mason J.R., Epplé G., Aronov E., Campbell D.L. Why are predator urine aversive to prey? *J. Chem. Ecol.*, 1994, v. 20, p. 1505 – 1516.
274. Odum E.P. *Fundamentals of Ecology*. 3-rd ed. Saunders, Philadelphia, 1981.
275. Oliver A.J., King D.R., Mead R.H. Fluoroacetate tolerance, a genetic marker in some Australian mammals. *Austr. J. Zool.*, 1979, v. 27, p. 363 – 372.
276. Pearl K., Reed L.J. On the arte of the growth of the population of the US since 1870 and its mathematical representation. *Proc. Natur. Acad. Sci.*, 1920, No 6, p. 275 – 288.
277. Peltonen A., Hanski L. Patterns of island occupancy explained by colonization rates in shrews. *Ecology*, 1991, v. 72, No 5, p. 1698 – 1708.
278. Petruszewicz K. An increase in mice population induced by disturbance of the population. *Bull. Acad. Polon. Sci. Ser., sci. Biol.*, 1960, v. 8, No 7, p. 301 – 304.
279. Pianka E.R. *Evolutionary ecology*. 3-rd ed. Harper and Row. N.Y., 1978.
280. Pitelka F.A. The nutrient recovery hypothesis for arctic microtinae cycles. In: *Grassing Terrestrial and Marine Env.* Oxford, Blackwell sci. publ., 1964.
281. Post E., Peterson R.O., Stenseth N.Chr., MacLaren B.E. Ecosystem consequence of wolf behavioural response to climate. *Nature*, vol. 401, 1999, p. 905-907.
282. Prakash I. Introduction. *Rodent pest management*. Ed. I. Prakash. Boca Ratoon, Florida, CRC Press Inc., 1988.
283. France G.T. Rates of loss of biotic diversity: a global view. In: *The scientific management of tropical communities for conservation*. Ed. Spellerberg I.F., Goldsmith F.B., Morris M.G. Oxford, Blackwell sci. publ., 1991, P. 27 - 44
284. Purohit K.G. The Great Indian Desert. Perspectives in the ecology and physiology of small mammals. *Mammalia*, 1967, v. 31, No 1, p. 28 – 29.
285. Quy R.J., Shepard D.S., Inglis I.R. Bait avoidance and anticoagulant resistance against warfarin and difenacum-resistant populations of Norway rat (*Rattus norvegicus*). *Crop Protection*, 1992, N. 11, p. 14-20.
286. Reich P.B., Knops J., Tilman D., Crain, J., Ellsworth D., Tjoelker M., Lee T., Wedin D., Naeem Sh., Bahaiddin D, Hendrey G., Shibu Jose, Wrage Keith, Goth J., Bengston W.. Plant diversity enhanced ecosystem responses to elevated CO₂ and nitrogen deposition. *Nature*, 2001, v. 410, p. 809 - 812.
287. Repenning Ch.A. Mandibular musculature and the origin of the subfamily Arvicolinae (Rodentia). *Acta Zool. Cracov*, 1968, v. 13, No 3, p. 29 – 72.
288. Richards C.G.J. Field traits of bromadiolone against infestations of warfarin-resistant *Rattus norvegicus*. *Journal of Hygiene*, 1981, V. 86, p. 363 - 367.
289. Robinson P.F. Metabolism of the gerbil *Meriones unguiculatus*. *Science*, 1959, v. 130, p. 502 – 503.
290. Rosenthal D.F., Janzen D.H. Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites. Academic Press, N.Y., 1979.
291. Ross B.A., Tester J.R., Breckenridge W.J. Ecology of mima-type mounds in north-western Minnesota. *Ecology*, 1968, v. 49, p. 172 – 177.
292. Rowe F.P., Swinney T. The efficiency of two permanent poison-baiting mesures against *Mus domesticus* living in farm building in the UK. *Bull. OEPP*, 1988, v. 12, No 2, p. 229 - 235.
293. Rozin P., Kalat I.W. Specific hungers and poison avoidance as adaptive specialization of learning. *Psychol. Rev.*, 1971, v. 78, p. 459 – 486.
294. Rubenstein D.I., Wrangham R.W. Socioecology: origins and trends. In: *Ecological aspects of social evolution: Birds and mammals*. Ed. D.I. Rubenstein, R.W. Wrangham. 1996, p. 3 – 17.
295. Sankai T., Endo T., Kanayama K., Sakuma Y. Antiprogesterone compound RU486 administration to terminate pregnancy in dogs and cats. *Journal of Vet. Med. Sci.*, 1996, v. 53, p. 1069 – 1070.
296. Saxena Y., Kumar D., Singh R. Assessment and control of rodent population in houses of rural areas. *Proc. Indian natn. Sci. Acad. B*. 56. 1990, No 5&6, 403 – 406.
297. Schade R. Literaturbericht zum Resistenzmechanismus der Wanderratte gegenuber indirecten Anticoagulanten. *Angew. Parasitol.*, 1974, bd. 15, No 4, s. 201 – 212.
298. Schaefer V.N., Sadlier R.M.F.S. Concentration of carbon dioxide and oxygen in mole tunnels. *Acta Theriol.*, 1979, v. 24, p. 267 – 276.
299. Shaffer M.L. Minimum population size for species conservation. *Bioscience*, 1981, v. 31, p. 131 – 134.
300. Shaffer M.L. The methapopulations and species conservation: The special case of the Northern Spotted Owl. In: *Ecological and Management of Spotted Owl in the Pacific Northwest*. Gen. Techn. Rep., PWN – 185, Portland. Ed. R.J. Gutierrez, A.B. Carey, 1985, p. 86 – 99.
301. Shilova S.A. Ecological consequence of disturbance in the population structure of small mammals. *Bioindication of chemical and radioactive pollution*. M., Mir, 1990, p. 107 – 129.
302. Shmidt-Nielson K., Shmidt-Nielson B. Evaporative water loss in desert rodents in their natural habitats. *Ecology*, 1950, v. 31, p. 75 – 85.
303. Shutt D.A. The effects of plant estrogens on animal reproduction. *Endeavour*, 1976, v. 35, p. 110 – 113.
304. Singelton G.R. Population dynamics of an outbreak of house mice (*Mus domesticus*) in the mallee whetlands of Australia – hipotesis of plague formation. *J. Zool*, v. 219, p. 495 – 515.
305. Singelton G.R., Spratt D.M. The effects of *Capillaria hepatica* (Nematoda) on natality and survival to weaning in BALB/c mice. *Austr. J. Zool.*, 1986, v. 34, p. 677 – 681.
306. Singelton G.R., Leirs H., Hinds L.A. and Zhibin Zhang. Ecologically-based management of rodent pests – Re-evaluating our approach to an old problem. In: *Ecologically based rodent management*. G. Singelton, L. Hinds, H. Leirs, and Z. Zhang (eds). Australian Centre for International Agricultural Research. Canberra. 1999. P. 17 - 29.
307. Smith H.S. The role of the biotic factors in the determination of population densities. *J. Ecol. Entomol.*, 1935, v. 28, No 6, p. 873 – 898.
308. Smith R.L. *Ecology and field biology*. Fourth edition. Harper Collins Publishers, Inc., N.Y. 1990
309. Spratt D.M., Singelton G.R. Studies on the life cycle, infectivity and clinical effects of *Capillaria hepatica* (Bancroft) (Nematoda) in mice, *Mus musculus*. *Austr. J. Zool.*, 1986, v. 34, p. 633 – 675.
310. Stearns S.C. Life-history tactics: a review of ideas. *Quart. Rev. Ecology and Systematics*, 1976, No 8, p. 145 – 171.
311. Stearns S.M. The evolution of life-history traits. *Ann. Rev. Ecol. Systematics*, 1977, No 8, 145 – 171.
312. Stenseth N.C. How to control pest species: application of models from the theory of island biogeography in formulating pest control strategies. *J. Applied Ecology*, 1981, v. 18, p. 773 – 794.
313. Stoddart D.M. *The ecology of vertebrate olfaction*. Chapman and Hall, N.Y. 1980.

314. Tansley A.G. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 1935, v. 16, p. 284 - 307.
315. Terborgh J., Petren K. Riparian primary succession in upper Amazonia: an overview. In: *Habitat structure: The physical arrangement of objects in space*. Ed. S.S.Bell, E.D.McCoy, H.R.Mushinsky. London, N.Y., Chapman & Hall, 1991, 28 – 46.
316. Tevis L. Behaviour of a population of forest-mice when objected to poison. *J. Mammal.*, 1956, v. 37, No 3, p. 385 – 370.
317. Thompson H.V. Studies of the behaviour of the common brown rat: 1. Watching marked rats taking plain and poisoned bait. *Bulletin of Animal Behaviour*, 1948. V. 6, p. 2 - 20.
318. Thompson J.N. *Interaction and coevolution*. N.Y., Wiley-Interscience. 1982.
319. Tyndale-Biscoe C.H. Virus-vectored immunocontraception of feral mammals. *Reproduction, fertility and development*, 1994, v. 6, p. 281 – 287.
320. Tkachenko E., Dekonenko A., Ivanov A. et al. Haemorrhagic fever with renal syndrome and Hantaviruses in Russia. Emergence and control of rodent-borne viral disease (Hantaviral and Arenal disease), 1999, p. 63 - 72.
321. Vasilieva N.Y. Factors influencing growth and reproductive development in cricetidae rodents: the role of nonspecific and heterospecific chemical cues. In: 7th European Ecological Congress, Budapest. Abstract, 1995, p. 201.
322. Vasilieva N.Y., Cherepanova E.V., von Holst D., Apfelbacch R. Predator odour and its impact on male fertility and reproduction in *Phodopus campbelli* hamsters. *Naturwissenschaften*, 2000, v. 87, p. 312 - 314.
323. Verboom J., Schotman A., Opdam P., Metz J.A.J. European nuthatch metapopulations in a fragmented agricultural landscape. *Oikos*, 1991, v. 61, p. 149 – 156.
324. Verhulst P.F. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corresp. mathem. physique*. 1838. V. 10, p. 113 - 121.
325. Vessey S. Effect of chlorpromazine on aggression in laboratory populations of wild house mice. *Ecology*, 1967, v. 48, No 3, p. 367 – 378.
326. Vitousek P.M. Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology*, 1994, v. 75, p. 1861 – 1876. Vogel P. Energy consumption of European and African shrews. *Acta Theriol.*, 1976, v. 21, No 12 – 13, p. 195 – 206.
327. Vogel P. Energy consumption of European and African shrews. *Acta Theriol.*, 1976, v. 21, No 12/13, p. 195 – 206.
328. Volterra V. Variations and fluctuations of the numbers of individuals in animal species living together. 1926 a, Reprinted in R.M. Chapman (1931), *Animal Ecology*.
329. Volterra V. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 1926 b, v. 188, p. 558 – 560.
330. Voznessenskaya V. The role of predator odours in the regulation of the reproductive status of rats. In: 7th European Ecological Congress, Budapest. Abstract, 1995, p. 45.
331. Vosnessenskaya V.V. The role of predator cues in reproduction of Norway rats. In: *Rodent biology and management*. Eds. Zhi-Bing Zhan, L. Hinds, G. Singelton, Zu-Wang Wang. Australian Center Int. Agr. Research, Canberra, 1999. P. 103 -104.
332. Willaman J.J. Some biological effects of the flavonoids. *J. Amer., Pharm. Ass.*, 1955, v. 44, p. 404 – 408.
333. Wilson E.O. *Sociobiology: The new synthesis*. Cambridge, Mass., Harvard Univ. Press., 1975.
334. Westing A.N. *Ecological consequence of the Second Indochina War*. Stockholm, Sipri, 1976.
335. Withittingham D.G., Wood M. J. Reproductive physiology. In: *The mouse in biomedical research. V. III – normative biology, immunology and husbandry*. Eds. Foster H.L., Small J.D., Fox J.G. N. Y., Academic press. 1983, p. 137 – 164.
336. Wynne-Edwards V.C. *Animal dispersion in relation to social behavior*. N.Y., Hafner publ., 1962.
337. Wynne-Edwards V.C. *Evolution through group selection*. Oxford, Blackwell Sci. Publ., 1986.
338. Yolonen H. Weassels surpress reproduction cyclic bank voles *Clethrionomys glareolus*. *Oikos*, 1989, v. 55, p. 138 – 140.
339. Yolonen H., Ronkainen H. Breeding suppression in the bank vole as antipredatory adaptation in predictable environment. *Evol. Ecol.*, 1994, v. 8, p. 658 – 666.
340. Zhang Z., Chen A., Ning Z., Huang X. Rodent pest management in agricultural ecosystems in China. In *Ecologically based rodent management*. G.Singelton, L.Hinds, H.Leirs, and Z. Zhang (eds). Australian Centre for International Agricultural Research. Canberra. 1999, p. 261 – 284.