

© Т.И. МОИСЕЕНКО, С.Н. ГАШЕВ

*moiseenko@geokhi.ru, gsn-61@mail.ru*

УДК 574.52: 574.58

### **МЕХАНИЗМЫ УСТОЙЧИВОСТИ И ИЗМЕНЧИВОСТИ ЭКОСИСТЕМ В УСЛОВИЯХ ИХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ\***

*АННОТАЦИЯ. В статье дается определение таких важных характеристик экосистем как их устойчивость, стабильность и изменчивость под действием антропогенных факторов (в том числе загрязнения). Описаны основные механизмы поддержания экосистемами своей стабильной структуры и их трансформации в тех случаях, когда устойчивость оказывается недостаточной при дистрессовом воздействии загрязнителей.*

*SUMMARY. The article defines such important characteristics of ecosystems as their resistance, stability and variability under the influence of anthropogenic factors (including pollution). The basic mechanisms of maintenance are described by ecosystems of the stable structure and their transformation when stability appears insufficient at superstressful influence of pollutants.*

*КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА. Устойчивость, стабильность, изменчивость, загрязнители, экосистемы*

*KEY WORDS. Resistance, stability, variability, pollutants, ecosystems*

**Введение.** Загрязнение окружающей среды в результате хозяйственной деятельности человека становится фактором, стремительно изменяющим условия жизни на планете. Не вызывает сомнения, что под воздействием антропогенных факторов изменяются геохимическое строение и энергетика биосферы, ее биогеохимические функции и круговорот веществ, происходит эволюция органического мира. Мысль В.И. Вернадского о ноосфере как о разумной коэволюции человечества с окружающей его средой опередила свое время. Несмотря на очевидный прогресс в познании природных явлений, нельзя утверждать, что все протекающие процессы в биосфере поняты до конца.

Известно, что биосфера организована биогеохимическими циклами необратимых и незамкнутых круговоротов вещества и потоков энергии сквозь ее сферы и уровни организации живого. В историческом срезе вовлечение в миграционные потоки вещества и энергии происходило путем преобразования и усвоения солнечной энергии, которое привело к эволюции биосферы, возрастанию и усложнению многообразия живых организмов. Антропогенно-обусловленные изменения в биосфере происходят под воздействием многих сопряженных факторов, наложение которых может усиливать или нивелировать действие каждого из них, к тому же развивается каскадная реакция последовательных преобразований биогеохимических циклов в биосфере, захватывающая все оболочки Земли и их население. Изменения в экосистемах в настоящее время порождают следующие

\* Исследование выполнено в рамках Проекта ТюмГУ по реализации Постановления Правительства РФ от 09.04.2010 № 220.

основные факторы: а) добыча и сжигание углеводородного топлива, приводящее к увеличению парниковых газов и нарушению цикла углерода; б) извлечение из недр, обогащение руд и выплавка металлов, приводящая к их рассеиванию в окружающей среде и выбросам кислотообразующих газов; в) синтез тысяч новых химических соединений с токсичными свойствами, которые включаются в био-геохимический круговорот; г) искусственное внесение в почву биогенных веществ в виде удобрений, приводящее к нарушению цикла фосфора и азота; д) нарушения природных ландшафтов: опустынивание из-за нерационального использования земель, расширение площади антропогенных пустошей вокруг крупных производств, ветровая и водная эрозия почв, заболачивание и вторичное засоление, отчуждение земель для строительства и других целей, активизация оползней, карста, селей, подтопления, мерзлотных и других неблагоприятных процессов.

Приведенный перечень факторов, определяющих нарушение структуры и функционирование экосистем, далеко не полон. Период индустриальной деятельности не столь длителен, чтобы в настоящий момент можно было понять все отдаленные последствия антропогенной деятельности на планете и предсказать сценарии дальнейшей эволюции биосферы.

Токсичное загрязнение является одним из наиболее опасных явлений современности. Для регионов Западной Сибири особую актуальность имеет, в первую очередь, загрязнение нефтью и нефтепродуктами (в этом регионе сосредоточено более 6% мировой добычи нефти). В этих условиях знания о воздействии нефти на экосистемы и их биотическую часть представляются наиболее важными.

Понимание механизмов антропогенной трансформации структурно-функциональной организации экосистем или, наоборот, сохранения таковой в условиях антропогенного загрязнения, которые происходят в единстве и взаимодействии всех ее элементов, является одной из актуальных задач современной экологии.

**Постановка проблемы.** Под понятием «механизм трансформаций» понимают некоторую систему причинно-следственных взаимоотношений в цепи процессов нарушений в организмах, популяциях и сообществах. Так как понятие «механизм трансформаций» традиционно связывается с процессами, проходящими, главным образом, на уровне организма, то по отношению к уровню популяций оно применяется редко. Тем не менее, именно понимание взаимосвязи процессов в системах «надорганизменного» уровня для экотоксикологии часто оказывается более важным, чем раскрытие индивидуальных нарушений, происходящих в особях, входящих в сообщество [1]. Поднимаясь на более высокий уровень организации живого — сообществ, сложнее определить ту критическую грань, при которой под действием токсичных агентов происходят качественно необратимые изменения их структурно-функциональной организации. Сложность сообществ может быть охарактеризована степенью сложности их структур. Последние, в свою очередь, определяются видовым, возрастным, размерным составом популяций, их трофическими связями и степенью разветвленности [2], [3]. Природа сообществ (соответственно — и их изменчивость) может быть истолкована, а не просто описана, из свойств ее составных частей — популяций, которые состоят из особей [4]. С.С. Шварц [5] подчеркивал значимость организменного уровня преобразований: «в эволюции особо эффективным оказался адапциогенез, связанный с увеличением потребления энергии не популяцией, а особью, активно преодолевающей экстремальные воздействия

внешней среды. Это обеспечивает интенсификацию энергетических процессов в биосфере». Эволюция реализуется через экологические взаимоотношения, в которые вступают все организмы, а ее механизмы — те же самые, которые постоянно поддерживают упорядоченность структуры и функционирования экологических систем [6]. В то же время эмерджентные свойства сообществ не выводятся из особенностей поведения их элементов, а являются результатом их взаимодействия, демонстрацией адаптаций, сформированных на уровне видов [7].

Каким образом различные состояния экосистемы принимать в качестве «нормы» или «патологии»? Какова способность экосистемы противостоять потоку загрязнений извне или их ассимилировать? По каким критериям оценивать нарушения в экосистеме? Бесспорно, что в объяснении антропогенных сукцессий экосистем ключевую роль играет экологическая теория. Принимается, что экосистема под действием возмущающего (например, антропогенного) фактора переходит из одного в качественно новое стабильное состояние через критическое [8]. Под критическим состоянием понимается такое состояние системы, в котором происходит процесс ее качественной перестройки. Качественные изменения начинаются тогда, когда происходит изменение числа элементов системы, или связей между элементами. Поэтому понятия «нормы» и «патологии» для экосистем в абсолютном значении, как в случае с индивидуумами, не имеют смысла; они приобретают значение лишь в сравнении с предшествующими состояниями или в аспекте конкретных требований, например, заданных человеком значений ее состояния. И все же анализ закономерностей сохранения прежнего состояния экосистемы и ее трансформации под действием химических агентов является целью настоящей работы.

**Понятие о стабильности и устойчивости.** Следует строго различать понятия «устойчивость» и «стабильность» экологической системы. Устойчивость экологических систем в нашей интерпретации является их внутренним свойством, тогда как стабильность системы выступает как характеристика состояния системы во времени или пространстве и является натурным проявлением свойств экосистемы (в т.ч. устойчивости, которая проявляется как способность системы сохранять стабильность) при определенных условиях внешней среды [9-11].

Сходные значения структурных и функциональных характеристик (с учетом сезонной динамики) в течение достаточно продолжительного времени характеризуют пределы стабильности экосистем. Стабильность может характеризоваться как структурная (поддержание основной структуры при изменении функции), так и функциональная (сохранение основных функций в измененной структуре). А.Ф. Алимов предлагает принимать измеряемыми параметрами стабильности сообщества или экосистемы пределы варьирования их характеристик, не выходящих за рамки среднего уровня флуктуаций, исторически сложившегося и свойственного данной системе [3], [4]. Стабильность есть функция устойчивости экосистемы к действию дестабилизирующего фактора — будь то токсичное загрязнение, эвтрофирование или изменение гидрологических характеристик.

Анализ публикаций показывает многообразие подходов и определений к оценке устойчивости экосистем противостоять потоку загрязнений. Устойчивость системы может быть оценена как ее способность противостоять пертурбациям (резистентная), так и способность возвращаться к исходному состоянию (эластичная) после снятия действия стрессового фактора. Эластичную устойчивость

часто называют упругостью экосистемы. Резерв устойчивости может рассматриваться как функциональный, так и структурный, в первом случае функция не меняется с изменением структуры, во втором — система сохраняет основные виды и исчезновение отдельных видов не приводит к изменению ее основных функций [4], [11-14].

А.Ф. Алимов [4] предлагает в качестве оценки устойчивости экосистем ввести понятие «выносливости», под которым понимается способность биологических систем противостоять изменениям внешних условий. Это определение имеет аналогичную смысловую нагрузку как с понятием ассимиляционной емкости [15], так и принятым нами определением «устойчивости» [3], [4], [10], [13], [16]. Понятие ассимиляционной емкости экосистемы [15] важно для экотоксикологии и характеризуется ее способностью утилизировать поток загрязнений без изменения структурно-функциональной организации, т.е. способность системы «перерабатывать» поступающие извне загрязняющие вещества. Ассимиляционная емкость определяется прежде всего процессами самоочищения среды, которые для воды, например, в свою очередь, зависят как от гидрологических и биогеохимических процессов, так и от видового изобилия и функционального многообразия системы.

При действии определенных факторов среды конкретная экосистема может находиться в стабильном состоянии столь долго, пока воздействия конкретных факторов находятся в пределах, к которым она исторически преадаптирована. При усилении воздействия или изменения свойств внешних факторов, например, при поступлении загрязнения или наличия других антропогенных нагрузок, не свойственных системе (или в несвойственно больших количествах), ее структура и функции изменяются и она трансформируется в другое состояние с новыми значениями структурных и функциональных характеристик. При этом она будет уже в новом качестве оставаться стабильной до тех пор, пока будут действовать данные факторы [4].

Подводя итог вышесказанному, мы принимаем, что под устойчивостью экосистемы понимается ее способность поддерживать структуру и сохранять функции под действием деструктивного фактора в пределах, характерных для ее природной вариабельности, т.е. противостоять пертурбациям или возвращаться в исходное состояние после действия стрессового фактора, к каковым относится токсичное загрязнение. При этом с термодинамической точки зрения устойчивость напрямую будет связана с биологическим разнообразием сообществ через антиэнтропийную их деятельность [17], [18], [10].

**Энергетические субсидии и траты.** Важнейшая термодинамическая характеристика организмов, экосистем и биосферы в целом — состояние низкой энтропии, т.е. способность создавать и поддерживать высокую степень упорядоченности энергии [2]. Использование энергетического критерия для оценки основных тенденций в эволюции биосферы было реализовано в работах многих исследователей [4], [19-22 и др.]. Все многообразие органических форм есть не что иное, как своеобразный способ усложнения циклов трансформации энергии на Земле и повышения энергетической эффективности живого, проявляющиеся в образовании «стойких систем энергии» и др. [23].

Потоки энергии играют определяющую роль в стабильности системы, поддерживаемой как резистентной, так и упругой устойчивостью. Эта точка зрения

порождена идеей, что все системы стремятся к минимизации энтропии и максимальному упорядочению энергии [4], [13]. Если приход энергии равен расходу с учетом рассеяния, то состояние рассматриваемой экосистемы остается стабильным во времени. Если приход превышает расход, система приспосабливается за счет возрастания численности организмов, обеспечивающих экосистеме более полное использование энергии. Это может выглядеть как усложнение. Наконец, если возникает дефицит поступающей энергии (расход превышает приход), то система упрощается [2], [4], [24]. В ходе эволюции биосферы была выработана оптимальная организация, связанная с особенностями использования ассимилированной энергии на различных уровнях жизни [6].

Ю. Одум [2] сформулировал концепцию «энергетических субсидий», под которой понимает всякий источник энергии, увеличивающий ту долю энергии, которая может пойти на продукцию. К ним он относит умеренный поток органических и биогенных веществ в экосистему, однако высокий и нерегулярный их приток он рассматривает как фактор стресса. Токсичное загрязнение — только как фактор стресса, приводящий к усиленной диссипации энергии и деградации экосистемы.

В стабильной экосистеме, характеризующейся большой сложностью и широкой амплитудой естественной вариабельности, всем видам необходима энергия. Однако виды различаются по потреблению энергии на рост, продукцию и поддержание основного метаболизма, а также — сколько ее может быть запасено в тканях, жировых отложениях или органах репродукции. Нарушение передачи энергии по трофической структуре приводит к ее неупорядоченному рассеиванию. С позиций энергетического подхода при действии деструктивного (возмущающего) фактора, например, поступлении токсичных веществ, увеличивается энтропия биологических систем, поэтому механизмы устойчивости (поддержания стабильности), как известно, будут направлены на сохранение и упорядочение энергии в экосистеме.

Антропогенные преобразования в природе развиваются сложными путями в постоянном взаимодействии процессов различной направленности: изменчивости и поддержания стабильности. Если энергетические траты будут уравновешены субсидиями, то система будет сохранять стабильность в определенном состоянии, при изменении энергетических потоков в одном из этих направлений система будет претерпевать изменения, т.е. находиться в критическом состоянии, пока не достигнет качественно нового равновесного состояния [9]. В условиях загрязнения окружающей среды на первых этапах действия деструктивного фактора, к которому относится и токсичное загрязнение, происходит увеличение интенсивности метаболизма (метаболический прогресс) с последующим снижением в крайней стадии деградации (метаболический регресс). В.А. Абакумов [25] выделяет три общих направления метаболического прогресса, связанные с тремя путями изменения структуры биоценоза и потоков энергии: с усложнением структуры (экологический прогресс), с перестройкой, не ведущей к усложнению или упрощению (экологические модуляции) и с упрощением (экологический регресс).

Феномен дополнительного неупорядоченного рассеивания энергии экосистемы в критическом состоянии (при ее реорганизации или деградации) в современной экологии получил статус «закона» [2], [4], [9]. Исходя из понимания реакции организмов и перестроек популяций в условиях хронического загрязнения, нами была сформулирована концепция дополнительной «энергетической

траты» особей на детоксикацию и выживание в субтоксичных условиях среды особей, определяющих изменения стратегии жизненного цикла популяций [26], [27]. Если исходить из того, что популяция сокращает структурные ряды на основе ключевого механизма — сокращения энергоемких функций, то очевидно, что и для сообществ механизм упорядочения энергии в экосистеме также будет определяющим. Уменьшение энтропии может достигаться как за счет усложнения структуры, так и за счет ускорения оборота биомассы организмов, которое обеспечивается короткоцикловыми и более мелкими видами (или особями одного вида). При дополнительных энергетических субсидиях продуктивность экосистем будет возрастать даже при ее упрощении. Если же суммарные дополнительные энергетические затраты на выживание в токсичных условиях превысят субсидии, то будет снижаться и численность, и продуктивность экосистемы. На рисунке схематично показана траектория изменения энергетических потоков при нарастании притока биогенных веществ и токсичной нагрузки: если энергетические субсидии превышают токсичную, то продуктивность системы увеличивается на фоне упрощения системы. При дальнейшем усилении фактора токсичного стресса продуктивность и биоразнообразие снижаются.



Рис. Схема изменения продуктивности экосистемы при сопряженном токсичном (фактор стресса) и биогенном загрязнении (фактор энергетических субсидий)

**Селективность токсичных агентов.** Токсикант, внедряясь в экосистему как селективный агент, может уничтожать те или иные виды в зависимости от их генотипической толерантности. Происходит направленная селекция наиболее устойчивых видов, как правило, космополитов и видов широкой экологической валентности. Пертурбации затрагивают как структуру (число видов, численность, размещение особей и др.) так и функции. По мере того, как одни популяции



увеличивают свою численность, а другие снижают, изменяются потоки энергии в экосистеме. Относительно высокая численность некоторых устойчивых видов будет поддерживаться большим количеством энергии, которая высвобождается вследствие разрушенных путей в исходной исторически сложившейся экосистеме. В стрессовых условиях токсичного загрязнения условия для выживания устойчивых видов улучшаются вследствие высвобождения пищевых ресурсов, тогда как на другие виды токсичный агент действует угнетающе.

Значимую роль в антропогенных сукцессиях сообществ играют различия в толерантности отдельных видов (членов сообщества). В комплексе изменений, происходящих в биологической системе при интоксикации, сочетаются как деструктивные процессы, представляющие собственно механизм токсического поражения, так и адаптивно-компенсаторные реакции, направленные на ослабление или компенсацию этого поражения [1]. Как уже было отмечено нами, среди видов близкой толерантности преимущества в конкуренции получают мелкие формы, вследствие их способности к раннему воспроизводству и более эффективного использования пищевых ресурсов.

Потеря разнообразия сообщества во многих нарушенных системах снижает их упорядоченность, повышая энтропию, что приводит к неэффективности механизмов поддержания численности отдельных популяций. Это относится к вторичным эффектам нарушений в экосистеме. Снижение размера популяций или угасание некоторых видов может быть восполнено другими видами, получающими преимущество в конкуренции за энергетические ресурсы [28-30], что отражает, например, показатель эффективности механизмов стабилизации [31]: по сути, это показатель компенсации сообщества.

Экосистемы с новыми свойствами будут иметь и другие пределы устойчивости. В упрощенных системах (из нескольких устойчивых видов) может быть больше резистентной устойчивости, но меньше упругой составляющей. В такую систему может быть приток новых видов-иммигрантов, способных выживать в токсичных условиях. Эти виды, хотя и повышают разнообразие, но вследствие более эффективной утилизации энергии по сравнению с аборигенными видами вытесняют последних. В этих случаях формирование новой структуры системы становится непредсказуемым, поскольку могут наблюдаться опосредованные вторичные эффекты реколонизации [13]. С одной стороны, вследствие элиминации наиболее уязвимых видов снижается конкуренция, с другой — способные выживать виды получают больше энергетических субсидий и имеют преимущества для роста и размножения. Это в свою очередь ведет к упрощению разнообразия системы и сохранению только нескольких путей передачи энергии. Примерами крайнего упрощения сообщества могут служить своеобразные донные биоценозы, которые сформировались в субарктическом озере Имандра в зонах влияния апатито-нефелиновых отходов из монокультуры олигохет и в зоне влияния медно-никелевого производства из монокультуры хирономид, биомасса которых превысила природные показатели в 50-200 раз [32]. Аналогичные упрощения — образование олигохетно-хирономидных донных сообществ — наблюдались в загрязняемых заливах Ладожского [33] и Онежского [34] озер в период интенсивных нагрузок (1970-1980 гг.).

Эффект снижения видового разнообразия сообществ мелких млекопитающих в пользу нескольких более приспособленных видов обнаружен нами как при

нефтяном загрязнении в нефтезагрязненных биогеоценозах Среднего Приобья, так и в условиях сильно трансформированной и загрязненной урбанизированной среды, при электромагнитном загрязнении в зонах влияния ВЛЭП или в нарушенных сельскохозяйственных экосистемах [11], [35-38 и др.]. Там же везде показано и увеличение доли мелких и молодых особей мелких млекопитающих с более высоким уровнем метаболизма.

Сокращение видового разнообразия, регрессия оппортунистических видов и подъем мелкоразмерных видов многие исследователи приводят как результат структурных изменений в сообществах под селективным действием токсичного фактора [28], [30], [39], [40].

**Нарушение межвидовых отношений.** Животные в процессе жизнедеятельности сталкиваются с такими проблемами как избегание хищников, поиск пищи и конкуренция. Взаимодействие *хищник-жертва* и конкуренция за ресурсы играют ключевую роль в межвидовых отношениях, которые могут изменяться под воздействием токсичного загрязнения. Хотя результатов исследований в этом направлении проведено не так много, но они демонстрируют, что токсикант может воздействовать на межвидовые отношения следующим образом: 1) изменением эффективности хищничества, 2) угнетением способности жертв находить убежище, 3) проявлением гиперактивности или голодания, 4) снижением способности жертв чувствовать хищника и спастись от хищника, 5) снижением эффективности обучения, бдительности жертвы и соответственно скорости реакций на другие неблагоприятные факторы среды [41]. Ученые [30 и др.] отмечают возможное негативное влияние токсичных веществ на следующие поведенческие реакции членов сообществ: миграция, обучение, поиск пищи, групповые взаимодействия, отдых, репродуктивное поведение и т.д. Потенциальный эффект ксенобиотиков на поведение и конкурентную способность видов необходимо принимать во внимание, т.к. это влияет на структуру всего сообщества. Изменения в размерах и структуре популяций одних видов неизбежно отражается на других видах внутри сообщества. Снижение численности хищников приведет к увеличению популяции жертв, и наоборот.

С одной стороны, вследствие элиминации уязвимых видов снижается межвидовая конкуренция, с другой — способные выживать виды получают больше энергетических субсидий и, соответственно, преимущества для роста и размножения. В результате пертурбаций в экосистеме под действием токсичного агента энергия будет доступна только ряду видов.

Загрязнение неизбежно отражается и на взаимоотношениях *хозяин-паразит*. В литературе приводятся примеры, когда вследствие ослабления иммунитета повышается уязвимость к инфекциям у ослабленных особей. Так, есть примеры неблагоприятного исхода инфекции у радужной форели в экспериментах с различной степенью загрязненности вод [42]. Показано, что в закисленных условиях смерть рыб происходит от микроспоридий и фунгицидной инфекции [39]. Приводятся результаты ряда исследований [43], в которых дается описание влияния загрязнения на инфекционные заболевания и отмечается повышенная смертность рыб, вызванная бактериями, простейшими и метазоа. Возможно, что в условиях хронической интоксикации организм становится уязвимым к действию инфекционных заболеваний.



В то же время работы Е.И. Богдановой [44] показали, что у сигов оз. Имандра в зонах хронического загрязнения вод инфицированность паразитами была значительно ниже, как следствие гибели промежуточных хозяев, без которых ряд паразитарных инвазий не может распространяться. В данном случае нарушение межвидовых отношений в сообществах и сокращение его биоразнообразия благоприятно отразилось на снижении инфицированности рыб вследствие высокой уязвимости промежуточного хозяина, т.е. сокращения численности или полной элиминации видов, являющихся промежуточным хозяином паразитарных инфекций, из экосистемы.

Известно, что техногенное загрязнение приводит к уменьшению экстенсивности инвазии эндопаразитами на трансформированных территориях [35], [45]. Видовое разнообразие эндопаразитов на техногенно-загрязненных территориях заметно снижается по сравнению с контрольными участками [46]. Зараженность мелких млекопитающих гельминтами в наших исследованиях на контрольных участках оказалась выше, чем на загрязненных, также там отмечены более высокие показатели индексов видового богатства и разнообразия паразитов. Так, гельминтоценозы грызунов в городской зоне менее разнообразны: индексы видового богатства (3,09) и разнообразия Шеннона (1,55) и Симпсона (0,73) для паразитов ниже в городе, чем на контрольных участках (4,80; 1,74 и 0,76 соответственно) [47]. Обнаруженные закономерности могут объясняться большей приспособленностью жизненного цикла паразитов к реализации в ненарушенных и слабо нарушенных условиях, ведь именно среда второго порядка обеспечивает существование популяции паразита в целом.

В то же время на нефтезагрязненной территории нами было обнаружено увеличение зараженности мелких млекопитающих эктопаразитами, что может быть связано с ослаблением организма грызунов в результате действия токсиантов [35].

**Заключение.** Таким образом, три ключевых фактора определяют устойчивость экосистем в условиях действия дестабилизирующего токсичного агента: 1) самоочищающая способность окружающей среды, которая, например, в водных экосистемах определяется гидрологическими (разведение, перемешивание) и биогеохимическими факторами (аккумуляция, сорбция, инактивация, седиментация и др.); 2) адаптированность к высокой вариабельности факторов окружающей среды (эластичность) и 3) структурная и функциональная избыточность в экосистемах, обеспечивающая компенсаторные механизмы (выносливость).

Толерантность, эффективность использования энергии и способность к конкуренции являются важными характеристиками приспособленности к выживанию в условиях токсичного загрязнения и способности передавать генетический материал следующим поколениям.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Филенко О.Ф., Дмитриева А.Г., Исакова Е.Ф., Ипатова В.Н., Прохоцкая В.Ю., Самойлова Т.А., Черномырдина А.В. Механизмы реагирования водных организмов на воздействие токсичных веществ // Антропогенное влияние на водные экосистемы. М.: Изд. Московского гос. университета. 2005. С. 70-93.
2. Одум Ю. Экология. Т. I. М.: Мир, 1986. 328 с.

3. Алимов А.Ф. Разнообразие, сложность, стабильность, выносливость экологических систем // Журнал общей биологии. 1994. Т. 55. № 3. С. 285-302.
4. Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 148 с.
5. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х тт. М.: Мир, 1989.
6. Шварц С.С. Эволюция биосферы и экологическое прогнозирование // Вестн. АН СССР. 1976. № 2. С. 2-8.
7. Гиляров А.М. Становление эволюционного подхода как объяснение начала в экологии // Журн. общ. биологии. 2003а. Т. 64. № 1. С. 3-22.
8. Гиляров А.М. Дарвинизм как средство ограничения плюарализма // Журн. общ. биологии. 2003б. Т.64. № 5. С. 439-448.
9. Экосистемы в критическом состоянии. Под ред. Пузаченко Ю.Г. М.: Наука, 1989. 158 с.
10. Гашев С.Н. Устойчивость экологических систем // В сб.: Региональные проблемы прикладной экологии. Белгород: БГУ, 1998. С. 32-134.
11. Гашев С.Н. Млекопитающие в системе экологического мониторинга (на примере Тюменской области). Тюмень: ТюмГУ, 2000. 220 с.
12. Гашев С.Н. Упругая устойчивость экологических систем // Сибирский экологический журнал. 2001. № 5. С. 645-650.
13. Chesser, R.K., Sugg, D.W. Toxicant as selective Agents in Population and Community Dynamics // In. Ecotoxicology: a Hierarchical Treatment (eds. Newman M.C., Jagoe Ch.H.). N.Y.: Lewis publishers Ltd., 1996. P. 293-317.
14. Odum, E.P. Trends Expected in Stressed Ecosystems // Bioscience. 1985. Vol. 35 P. 419-422.
15. Израэль Ю.А. Экология и контроль состояния природной среды. М.: Гидрометеиздат, 1984. 559 с.
16. Cains, J.Jr. The predict, validation, monitoring and migration of anthropogenic effect upon natural systems // Environ. aud. 1990. Vol. 2. P. 19-25.
17. Алимов А.Ф. Продукционная гидробиология. М., 1989. 152 с.
18. Алимов А.Ф. Биоразнообразие как характеристика структуры сообщества // Известия АН, серия биологическая. 1998. № 4. С. 434-439.
19. Завадский К.М. К пониманию прогресса в органической природе // Проблема развития в природе и обществе. М., Л., 1959. С. 78-120.
20. Хильми Г.Ф. Основы физики биосферы. Л.: Наука, 1966. 300 с.
21. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
22. Винберг Г.Г. Сравнительно-биологические исследования, их возможности и ограничения // Продукционно-лимнологические исследования на внутренних водоемах. Л.: Изд. ГосНИОРХ, 1986. С. 4-30.
23. Комаров В.Л. Смысл эволюции // Дневник I Всерос. съезда русских ботаников. Пг., 1921. № 5. 45 с.
24. Левченко Л. А., Старобогатов Я.И. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // Журнал общей биологии. 1990. Т.51. №5. С. 301-309.
25. Абакумов В.А. Экологические модификации и развитие биоценозов // Экологические модификации и критерии экологического нормирования. Л.: Гидрометеиздат, 1991. С. 18-41.
26. Моисеенко Т.И. Теоретические основы нормирования антропогенных нагрузок на водоемы Субарктики. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН. 1997. 261 с.
27. Моисеенко Т.И. Изменение стратегии жизненного цикла рыб в условиях загрязнения вод Субарктики // Экология. 2002. № 1. С.50-60.
28. Forbes, V.E., Forbes, T.L. Ecotoxicology in Theory and Practice: Ecotoxicology Series.

- London, Glasgow, N.Y., Tokyo, Melbourne, Madras: Chapman&Hall Ltd, 1994. 247 p.
29. Adams, G.F., Olver, C.H. Yeld properties and structure of boreal percid communities in Ontario // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. 1997. Vol. 34. P. 1613-1625.
30. Elliott, M., Hemingway, K.L., Krueger, D., Thiel, R., Hylland, K., Arukwe, A., Forlin I., Sayer M. From the individual to the Population an Community Responses to Pollution // Effects of Pollution on Fish (eds. Lawrence A.J., Hemingway) K.L. Blackwell Science Ltd. 2003. P. 221-255
31. Ердаков Л.Н., Рябко Б.Я. Количественная мера эффективности механизмов стабилизации сообщества // Журнал общей биологии, Т. XLII. 1981. № 4. С. 512-518.
32. Моисеенко Т.И., Яковлев В.А. Антропогенные преобразования водных экосистем Кольского Севера. Л.: Наука. 1990. 221 с.
33. Ладожское озеро: прошлое, настоящее и будущее (под ред. В.Ф.Румянцева, В.Г. Драпковой) СПб.: Наука, 2002. 327 с.
34. Онежское озеро: экологические проблемы (под ред. Филатова Н.Н.) Изд-во Карельского науч. центра РАН 1999. 398 с.
35. Гашев С.Н. Влияние нефтяных разливов на фауну и экологию мелких млекопитающих Среднего Приобья. // Экология. 1992. № 2. С.40-48.
36. Куликова Ю.А., Сорокина Н.В., Гашев С.Н. Эколого-морфологическая характеристика внутривидовых группировок домовых мышей в урбаноценозах // Бюллетень МОИП, отд. Биологический. Т.105, вып.6. 2000. С.3-10.
37. Сазонова Н.А., Гашев С.Н. Эколого-морфологические особенности сообществ мелких млекопитающих залежных земель юга Тюменской области // Вестник ТюмГУ. 2000. № 3. С. 126-135.
38. Пахомова Л.В., Гашев С.Н. Влияние воздушных линий электропередач на сообщества мелких млекопитающих / М-лы Междунар. совещания «Териофауна России и сопредельных территорий». М.: ВТО РАН, 2003. С.91-92.
39. Schindler, D.W. Effects of acid rain on freshwater ecosystem // Science. 1988. Vol. 239. P. 149-157.
40. Pratt, J.R., Cains, J. Ecotoxicology and the Redundancy Problem: Understanding Effect on Community Structure and Function // Ecotoxicology: a Hierarchical Treatment. N.Y.: Lewis publishers Ltd., 1996. P. 347-398.
41. Atchison, G.J., Sandheinrich, M.B., Bryan, M.D. Effect of Environment Stressors on Interactive Interactions of Aquatic Animals. // Ecotoxicology: a Hierarchical Treatment. N.Y.: Lewis publishers Ltd., 1996. P. 319-345.
42. Sarokin, D., Shulkin, J. The role of pollution in Large-Scale Population Disturbances, Part 1. Aquatic Population // Environ. Sci. Technol. 1992. Vol. 26. P. 1476-1484.
43. Newman, M.C., Jagoe, Ch.H. (eds.) Ecotoxicology: a Hierarchical Treatment. N.Y.: Lewis publishers Ltd., 1996. 411 p.
44. Богданова Е. И. Ихтиопаразитологическая ситуация в озерах Имандра и Умбозеро Кольской Субарктики на этапе деформации их экосистем // Проблемы химического и биологического мониторинга экологического состояния водных объектов Кольского Севера. Апатиты: Изд-во Кольского науч. центра РАН, 1995. С. 144-150.
45. Гашев С.Н., Сазонова Н.А. Эколого-морфологические особенности сообществ мелких млекопитающих залежных земель юга Тюменской области // Вестник ТюмГУ, 2002. № 3. С. 126-135.
46. Москвитина Н.С., Лукьянцев В.В., Удалой А.В. Гельминты мелких млекопитающих на техногенно загрязненных территориях юга Томской области // В сб.: Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск: ТГУ, 1998. С. 208-209.
47. Гашев С.Н., Жигилева О.Н., Сазонова Н.А., Селюков А.Г., Шаповалов С.И., Христанько О.А., Косинцева А.Ю., Буракова А.В. Методика использования зооиндикаторов в системе регионального экологического мониторинга Тюменской области. Тюмень: Изд-во ТюмГУ, 2006. 132 с.
-