

УДК 574+575.82

С.Н. Санников

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ КАТАСТРОФЫ И МИКРОЭВОЛЮЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

Со второй половины прошлого века в биологии по мере накопления, анализа и синтеза новой информации классическое дарвиновское представление об эволюции популяций как о постепенных, медленных изменениях структуры их гено- и фенотипа в процессе адаптации к среде местообитаний все более уступает место альтернативным концепциям о "квантовом", "взрывном", «импульсном» характере возникновения новых видовых форм (Симпсон, 1948; Lewis, 1962; Майр, 1974; Грант, 1984; Санников, 1991, Колчинский, 2002). В экологии также постулированы и широко подтверждены неравномерность во времени, "волновой", "осциллирующий", "пульсирующий" тип динамики популяций и сообществ (Whittaker, 1975; Уранов, 1975; Карпов и др., 1983; Дыренков, 1984; Максимов, 1988; Parpan et al., 2009). О.Л. Лукс (Loucks, 1970) пришел к выводу о том, что эволюция биологических сообществ – филоценогенез – происходит не только путем адаптации к постепенно меняющейся среде, но и за счет адаптации его видовой структуры к пертурбациям среды.

В связи с этим значительный интерес представляет проблема эволюционно-экологических последствий внезапных, резких изменений – экологических катастроф в окружающей среде и структуре природных популяций. Целью настоящей статьи является попытка эмпирического обобщения некоторые аспекты влияния экзогенных катастрофических воздействий на воспроизводство, динамику, стабильность и микроэволюцию популяций.

Циклические катастрофы как атрибут земной среды. Актуализм, сменивший теорию глобальных катастроф Кювье–Агассиса, считает, что резкие пертурбации в условиях среды на Земле, вызываемые землетрясениями, извержениями вулканов, наводнениями и т. п., случались не только в отдаленном геологическом прошлом, но время от времени повторяются и поныне и вызываются теми же космическими и геофизическими факторами, что и ранее.

В настоящее время классические гипотезы о связи пертурбаций в географической оболочке Земли (Вернадский, 1926; Чижевский, 1976) с аperiodическими циклами астрономических, гелио-, геофизических и климатических процессов находят все более разностороннее и полное междисциплинарное подтверждение (Леви и др., 2002; Хантемиров, 2009). Анализ и обобщение фактов повторяемости и экологических последствий главных видов стихийных катастроф позволяет считать, что большинство из них представляет собой не случайный эпизодический, а вполне закономерный

апериодически циклический феномен в географической оболочке Земли (Komarek, 1967; Санников, 1973, 1983, 1985, 1991; Максимов, 1988). Таким образом, экологические катастрофы как бы входят в "программу" земной среды и, следовательно, являются фактором непреходящего эволюционно-экологического значения.

Так, например, сильные засухи и речные половодья в южной части Западной Сибири повторяются почти регулярно через 10–12 лет (Байдал, 1964); пожары в сосняках-зеленомошниках таежной зоны Евразии и Северной Америки - через 40–70 лет (Zackrisson, 1977; Сwynar, 1978; Agee, 1993; Sannikov, Goldammer, 1996; Иванова, 2005) а в темнохвойных лесах запада США – через 80–220 лет (Heinselmann, 1973; Wein, MacLean, 1983; Agee, 1993); сильные ураганы и ветровалы в лесах Карпат, Урала и США – через 60–80 лет (Napier, 1977; Турков, 1979; Скворцова и др., 1983; Parpan et al., 2009); пыльные бури в Казахстане – через 5–6 лет (Байдал, 1964). Отмечена также довольно четкая цикличность схода снежных лавин, селей, оползней и наводнений в горных регионах (Алексеев, 1988). И лишь для вулканов и землетрясений, обусловленных ритмами не только геофизических, но, вероятно, и гелио-космических процессов, отчетливая цикличность пока не установлена. Между тем, сильнейшие землетрясения (мощностью свыше 9 баллов по шкале Рихтера) типа недавнего в Японии (Фукусима), по-видимому, также повторяются циклично (Кособоков, 2008), а сравнительно слабые землетрясения (около 5 баллов) в Джунгарском Ала-Тау – в среднем через 10 лет (Северский, 1978).

Можно заключить, что каждому типу природных катастроф и каждому типу ландшафта и экосистемы присуща та или иная средняя продолжительность цикла повторяемости (период оборота). Этот цикл повторяемости катастрофического агента, апериодически разрушающего экосистемы и вызывающего начало нового цикла демультиплексии сукцессий биосистем, является одним из важнейших региональных экологических параметров, во многом определяющим структуру, динамику и эволюцию всей автохтонной биоты.

Типы биологических катастроф и их экологические последствия. Экологической катастрофой следует считать внезапное, единовременное и резкое нарушение большей части экотопа (локального комплекса факторов среды), а также эколого-генетической структуры и функций популяции и биоценоза каким-либо экзогенным абиотическим или биотическим агентом, интенсивность которого превышает пределы выживаемости (толерантности) множества особей. В зависимости от биохорологического масштаба и степени нарушения экотопов, популяций, биоценозов и экосистем можно различать три типа экологических катастроф (Санников, 1991):

1. *Тотальная видовая (эволюционная).* Вызывает полную неизбирательную элиминацию всех популяций на всей площади ареала вида вследствие широкомасштабной или даже глобальной катастрофы.

2. *Неизбирательная популяционная (микроэволюционная).* Приводит к полному уничтожению всех особей локальной популяции.

3. *Избирательная популяционная (локальная экологическая).* Сопровождается частичным временным нарушением структуры и функций местной популяции на части ее экоареала, не выходящим за пределы нормы ее стабильности.

Классический пример тотальной эволюционной катастрофы – последствия вулканического взрыва на о. Кракатау в 1883 г., полностью уничтожившего все эндемичные виды биоты, населявшей этот океанический остров. Общеизвестны также факты полного истребления сотен видов животных человеком в результате охоты - «перепромысла» (Дорст, 1968). Сплошная распашка земель в семиаридных зонах земного шара или вырубка тропических лесов ныне охватывают десятки миллионов гектаров, перекрывая ареалы многих эндемичных видов, приводя к дигрессии почв, растительности и фауны, к исчезновению автохтонных и нашествию синантропных видов (Walter, 1977; Горчаковский, Лалаян, 1982). Менее часты и вероятны глобальные (биосферные) экологические катастрофы, связанные с массовым извержением вулканов (и, как след-

ствие, с резким изменением климата) или падением крупных астероидов, которые по некоторым гипотезам (Кювье, 1937; Алексеев, 1986; и др.) аperiодически случались в истории Земли и вызывали смены целых фаун и флор.

К катастрофам популяционного масштаба можно отнести наиболее сильные извержения вулканов (пепла и лавы), внезапные обширные и длительные наводнения (цунами, половодья), мощные снежные лавины, обвалы и сели в горах, а также крупномасштабные сплошные антропогенные разрушения, одновременно уничтожающие ту или иную небольшую по площади локальную популяцию. Они повторяются аperiодически-циклично, сопровождаясь коренным преобразованием экотопа и полной неизбежной элиминацией всех особей местной популяции.

К локальным (частичным) экологическим катастрофам относится подавляющее большинство пертурбаций в географической оболочке Земли: не очень сильные землетрясения и извержения вулканов, наводнения и цунами, ураганы и смерчи, ливни и град, снежные лавины, сели и оползни, пыльные бури; сильные засухи, морозы, пожары; массовые инвазии насекомых-фитофагов и другие эпизоотии; эпифитотии и эпидемии (рис. 1–6). В отличие от тотальных неизбежных летальных катастроф они обычно действуют более "мягко", селективно и хорологически мозаично, но сравнительно часто и регулярно, иногда неоднократно на протяжении жизни одного поколения популяции, охватывая обширные территории. Так, например, низовые пожары в сосновых лесах Западной Сибири, через каждые 30–60 лет мозаично изреживают древостой и популяции растений и животных нижнего яруса биоценоза, вызывая вспышки их обильного возобновления и возрастных сукцессий (Чижов, Санникова, 1978; Санников, Санникова, 1985; Sannikov, Goldammer, 1996).



Рис. 1. Верховой пожар в сосняке лишайниковом в подзоне средней тайги Средней Сибири. Фото И.Г. Гольдаммера.

Рис. 2. «Окно» ветровала в девственном буковом лесу (*Fagus sylvatica*) в Украинских Карпатах, тип леса – «влажная бучина». Фото В.И. Парпана.



Рис. 3. «Повальная» гарь 15-летней давности в кедровнике нагорном на Северном Урале. Фото Н.В. Танцырева.



Рис. 4. «Шелкопрядник» (*Dendrolimus sibiricus*) в лиственничном лесу (*Larix sibirica*) Северной Монголии. Фото J.H. Ghent, Forest Service, USA, Bugwood. org.



Рис. 5. Сплошная вырубка, захламленная порубочными остатками, в темнохвойном лесу Средней Сибири (Валендик и др., 2000).



Рис. 6. Древостой, затопленные и погибшие в зоне водохранилища гидроэлектростанции

Важно подчеркнуть, что многие локальные экологические катастрофы, например половодья, ливни, засухи, пожары, ураганные ветры, нашествия животных с завидной регулярностью повторяются в тех или иных регионах и типах экосистем и притом в определенные сезоны (Лэк, 1953; Байдал, 1964; Скворцова и др., 1983), Поэтому в целом их экологические и эволюционные последствия могут быть очень значительными. Популяции большинства видов в биоценозах, извечно подверженных таким циклическим стихийным пертурбациям, более или менее адаптировались к их воздействию. Более того, популяции многих видов, длительно существующие в режиме резких аперiodических нарушений среды, обладают наибольшей стабильностью, доминируя в составе ценозов именно при условии повторных деструкций экосистем.

Экологические катастрофы и импульсная стабильность популяций. Понятие и принципы стабильности надорганизменных биологических систем и экосистем еще недостаточно разработаны и дискуссионны. Существует множество истолкований этого термина (Одум, 1986; Бигон, Харпер, 1989), но его достаточно обоснованное разностороннее и общепринятое, хотя бы «рабочее» определение, в явной форме отсутствует.

Обобщая современные представления, под стабильностью надорганизменной природной биосистемы (популяции или биоценоза) можно понимать их способность в течение многих поколений непрерывно сохранять и изменять естественную (эволюционно выработавшуюся) структуру и функции в относительном соответствии с изменениями внешней среды и самовосстанавливаться после их резких экзогенных нарушений (Санников, 1991).

К числу главнейших факторов (принципов) стабильности биосистем, на наш взгляд, следует отнести следующие:

- 1) полночленность и сбалансированность (гомеостаз) структуры и функций;
- 2) гетерогенность и многократное дублирование ("биологическое перекрытие") элементов структуры во времени и пространстве;
- 3) резистентность и толерантность к экстремальным экзогенным факторам на уровне как особей, так и сообщества, на всех стадиях их развития;
- 4) способность к самовоспроизведению – размножению и возобновлению;
- 5) генетическая изменчивость популяций и сукцессионная динамичность и вариабельность биоценозов как факторы оперативной лабильной адаптации к изменениям среды.
- 6) преемственная координированная передача (наследование) элементов генетической структуры популяций и ценогенетической структуры биоценозов от поколения к поколению;
- 7) способность к расселению (миграциям) и освоению новых адаптивных зон.

Таким образом, стабильность биосистемы – весьма широкое биологическое понятие, отражающее ее способность к воспроизведению, выживанию и длительному существованию в непрерывно изменяющихся условиях среды, адаптивную стратегию и эволюционное совершенство.

По определению, сформулированному выше, можно различать два альтернативных типа динамики и стабильности лесных биосистем:

1. *Флюктуационный*, характерный преимущественно для видов пациентной конституции, или К-стратегов (Раменский, 1971; Grime, 1979), и разновозрастных сообществ климаксового типа (например, темнохвойных и буковых лесов). Их популяции и биоценозы способны относительно непрерывно, но асинхронно и хорологически мозаично возобновляться, в общем постепенно перестраивая свою структуру и функции под влиянием относительно плавных эндо- и экзогенных изменений среды или ее небольших локальных «гэп-нарушений» (Whittaker, 1975; Vormann, Likens, 1979; Дыренков, 1984; Kogpel, 1995; Parpan et al., 2009).

2. *Импульсный* (Loucks, 1970; Санников, 1985; Одум, 1986), присущий видам и сообществам эксплерентной конституции, или R-стратегов (Раменский, 1971; Grime, 1979), способным устойчиво доминировать или участвовать в составе ценоза лишь при условии циклически повторяющихся одновременных резких возмущений внешней среды и крупноплощадных нарушений структуры экосистем.

Типичным примером импульсной стабильности является «импульсная пирогенная стабильность» популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и многих других видов рода *Pinus* в лесах умеренной зоны Евразии и всего северного полушария (Санников, 1981, 1983, 1985), подверженных циклически повторяющимся пожарам. В сосновых лесах этой зоны пожары в зависимости от региона и типа биогеоценоза повторяются с интервалом от 20 до 110 лет. Как показали наши исследования, сосна обыкновенная в итоге эволюции в циклически пожарной среде разносторонне адаптировалась к возобновлению, выживанию и доминированию на гарях, получив статус ярко выраженного растения гарей – пирофита. Улучшая субстрат и эоклимат для появления и развития всходов, снижая конкуренцию всех ярусов фитоценоза и подавляя численность животных, потребляющих семена, пожар создает среду, благоприятную для самосева *Pinus sylvestris*, главнейшие факторы которой близки к его предпочитаемой экологической нише. При этом их сезонная и многолетняя динамика вполне соответствует ритму онтогенеза самосева.

Повторные пожары индуцируют циклические вспышки возобновления популяций сосны (рис. 7), прерывая ее возрастные смены конкурентными темнохвойными видами и приводя к формированию ступенчатой возрастно-высотной структуры древостоя. Под его сомкнутым пологом вследствие сильной корневой конкуренции деревьев и дефицита света массовое поселение подроста сосны через 20–30 лет сменяется его

быстрым отпадом. При этом по мере увеличения возраста и семеношения древостоя и снижения его корневой и «световой» конкуренции высота пирогенных «волн возобновления» закономерно возрастает. Аналогичным образом "осциллирует" и общая численность популяции, равная сумме численности подроста и всех взрослых поколений деревьев.

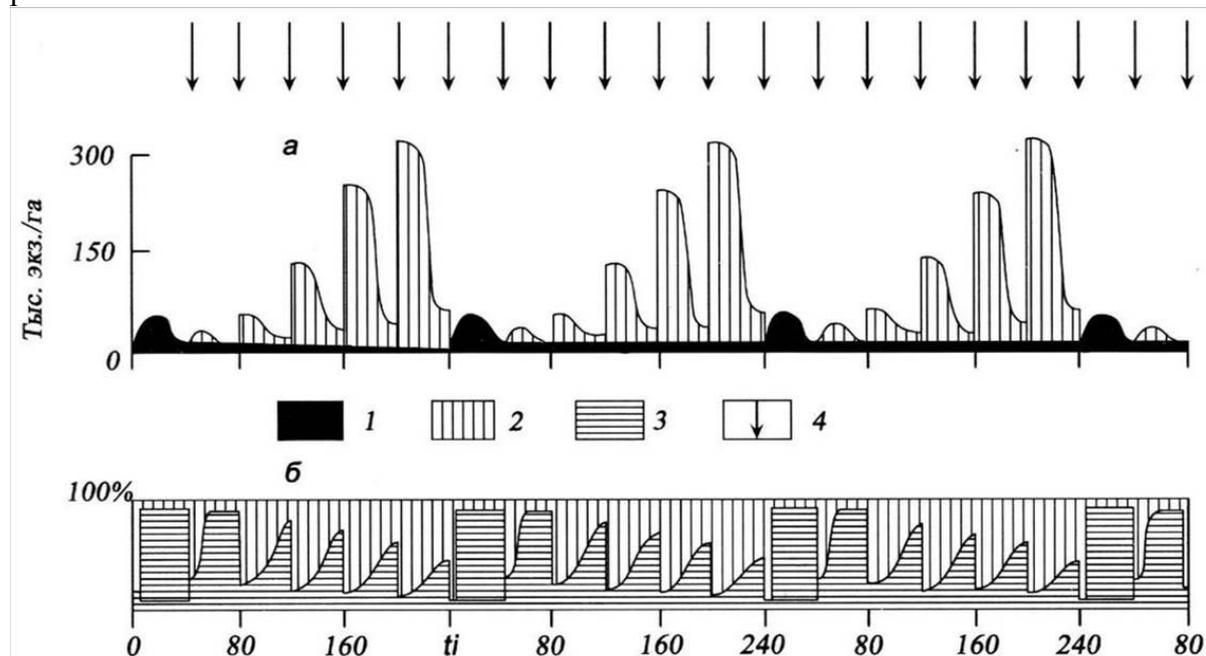


Рис. 7. Модель циклической пирогенной индукции «волн возобновления» ценопопуляций сосны обыкновенной (а) и чередования смен сосны и ели (*Picea obovata*) в составе подроста (б) при среднем межпожарном цикле 40 лет.

1 – древостой сосны, 2 – подрост сосны, 3 – подрост ели, 4 – повторные пожары.

Для изучавшихся нами девственных сосновых лесов на необитаемых человеком островах среди озер и болот бассейна р. Конды в Западной Сибири, подверженных пожарам исключительно от молний (в среднем через 63 года), характерна мозаично-ступенчатая возрастно-высотная структура древостоев (рис. 8, 9). Она представляет собой случайное чередование в плане сравнительно небольших (от нескольких десятков до десятков гектаров) куртин древостоя, ступенчато различающихся по возрасту и высоте. Такая дискретная в плане и профиле структура дендроценоза в большинстве случаев (93–97%) предотвращает переход низового пожара в верховой, гарантируя локальную сохранность источников диссеминации и непрерывную способность популяций к самовоспроизводству при условии, что пожары повторяются не чаще чем через 20–30 лет – период, в течение которого полог крон нового поколения деревьев "отрывается" от зоны низового огня.

Описанная гетерогенность пространственно-временной структуры популяции сосны обусловлена естественной мозаичностью ландшафта и парцеллярной структуры биогеоценозов. Она закономерно воспроизводится после повторных пожаров благодаря специфичному механизму "пирогенного наследования" горизонтальной структуры фитоценозов (Санников, Санникова, 1985). Установлено, что плотность поселения самосева *Pinus sylvestris* находится в тесной гиперболической зависимости от толщины недогоревшего слоя подстилки. Мозаичный характер ее выгорания, детерминированный парцеллярностью исходной "матрицы напочвенного слоя топлива" в биогеоценозе, приводит к мозаичности возобновления ценопопуляции этого вида-эдификатора ценоза. Максимум выгорания органического субстрата и, как следствие, возобновляемости сосны наблюдается на повышенных элементах нанорельефа – под группами ее деревьев с хвойной подстилкой, а минимум – в его понижениях, под группами деревьев березы (*Betula pendula*) с лиственно-войлочной подстилкой. Таким образом, огонь, подобно

РНК хромосомам, "считывает" и передает новому пирогенному фитоценозу главные черты хорологической структуры допожарного ценоза.



Рис. 8. Чересполосно-мозаичная возрастно-высотная структура сосняка бруснично-зеленомошного после пожара 24-летней давности в междуречьях Иртыша и Конды.

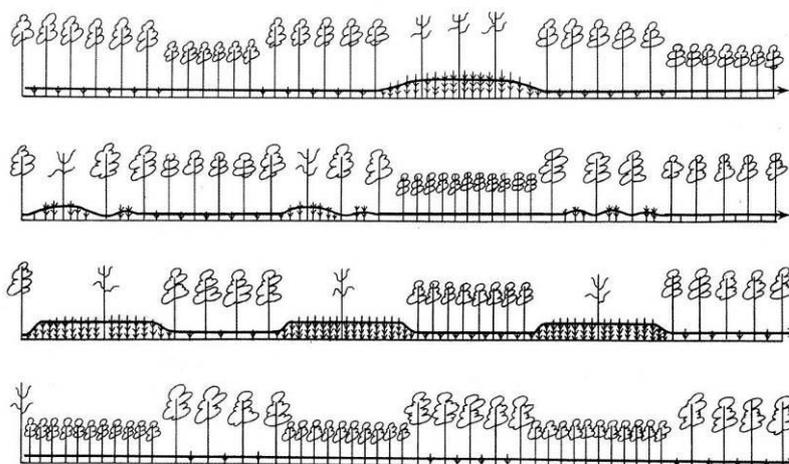


Рис. 9. Мозаично-ступенчатая возрастно-высотная структура древостоев как фактор циклически импульсной пирогенной стабильности популяций *Pinus sylvestris*.

I, II, III – повторные пожары соответственно через 20, 40 и 60 лет после предшествующего пожара. Стрелкой показан пожар, уничтожающий подрост.

Мозаично-ступенчатая структура естественных древостоев сосны, из поколения в поколение воспроизводимая пожарами, благодаря волновому возобновлению и пирогенному наследованию горизонтальной структуры популяций, представляет собой основной механизм их "импульсной пирогенной стабильности". Под последней мы понимаем способность популяций наиболее успешно возобновляться, выживать и доминировать в течение многих поколений в циклически пожарной среде.

Обзор литературы по пирозологии свидетельствует, что популяции не только сосны обыкновенной, но и многих других видов древесных и травянистых растений в различных типах растительности, в частности, в светлохвойных, дубовых и эвкалиптовых лесах, не могут достаточно успешно возобновляться и длительно существовать без повторяющегося воздействия пожаров (Mutch, 1970; Heinselman, 1973; Swynar, 1978; Trabaud, Lepart, 1980; Gill, 1981; Комарова, 1986). В качестве наиболее ярких примеров импульсной пирогенной стабильности можно привести послепожарные вспышки численности и доминирования *Pinus banksiana*, *P. ponderosa* в США и Канаде, *P. halepensis* и *Quercus coccifera* в Средиземноморье, *Calluna vulgaris* в Шотландии и на Русской равнине и *Chamaenerion angustifolium* и *Vaccinium vitis idaea* в бореальных лесах северного полушария.

Примерами импульсной динамики и стабильности под влиянием других типов природных экологических катастроф могут служить долгосрочная стабильность популяций *Abies balsamifera* в Канаде, подверженных аperiodическим инвазиям листовёртки-почкоеда елового (MacLean, 1983), а в антропогенных сообществах – обширные инвазии рудеральных сорняков. В мире животных хорошими примерами импульсной стабильности являются послепожарные вспышки численности насекомых-ксилофагов (Исаев, Гирс, 1975) или майского хруща; циклически стабильная динамика численности популяций гидробионтов в биоценозах болот, лиманов и озер (Одум, 1986).

Во всех этих случаях в зависимости от типа, интенсивности и частоты воздействия деструктивного агента в популяциях более или менее резко изменяются все демо-

графические параметры: репродукция, расселение, выживание, численность, возрастная, половая и пространственная структура. При этом у эксплерентных видов, адаптированных к таким циклическим нарушениям среды и ценотической структуры, происходит всплеск численности ювенильного поколения на месте погибших взрослых в результате возобновления популяции *in situ* или инвазии особей извне. Впоследствии по мере нарастания конкуренции, угнетения и смертности особей обычно наблюдается спад "волны жизни", но ценотическая роль и стабильность популяции сохраняются или даже возрастают (Чижов, Санникова, 1978; Trabaud, Lepart, 1980).

Обильная международная литература свидетельствует о том, что подобная динамически равновесная импульсная стабильность и характерная для нее "пульсирующая", "волновая", "осциллирующая" динамика возобновления и численности популяций широко распространены в сообществах растений, животных и микроорганизмов (Наумов, 1963; Одум, 1986; Whittaker, 1975; Pielou, 1977; Карпов и др., 1983; Kimmins, 1987). По-видимому, в несколько иной, чем у эксплерентов, хорологически асинхронно-мозаичной форме она присуща и многим патиентным видам, например, *Picea abies*, *Pinus sibirica*, *Fagus sylvatica*. (Bormann, Likens, 1979; Дыренков, 1984; Parpan et al., 2009). Эти теневыносливые виды в разновозрастных климаксовых лесах успешно возобновляются не только в "окнах" пологога крон древостоя (см. рис. 2), образующихся на месте отпада сенильных деревьев, но и после довольно обширных ветровалов и буреломов на "ветроударных" местообитаниях как в горах, так и на равнине (Whittaker, 1975; Скворцова и др., 1983; Дыренков, 1984).

Гипотеза импульсной микроэволюции популяций. В соответствии с постулатами синтетической теории эволюции локальные экологические катастрофы, вызывающие радикальные изменения в эколого-генетической структуре популяций (Mayr, 1963; Dobzhansky, 1970; Тимофеев-Ресовский и др., 1977), должны одновременно и резко усиливать действие всех элементарных эволюционных факторов – волн численности, мутаций и рекомбинаций, изоляции, миграции и отбора (рис. 10).

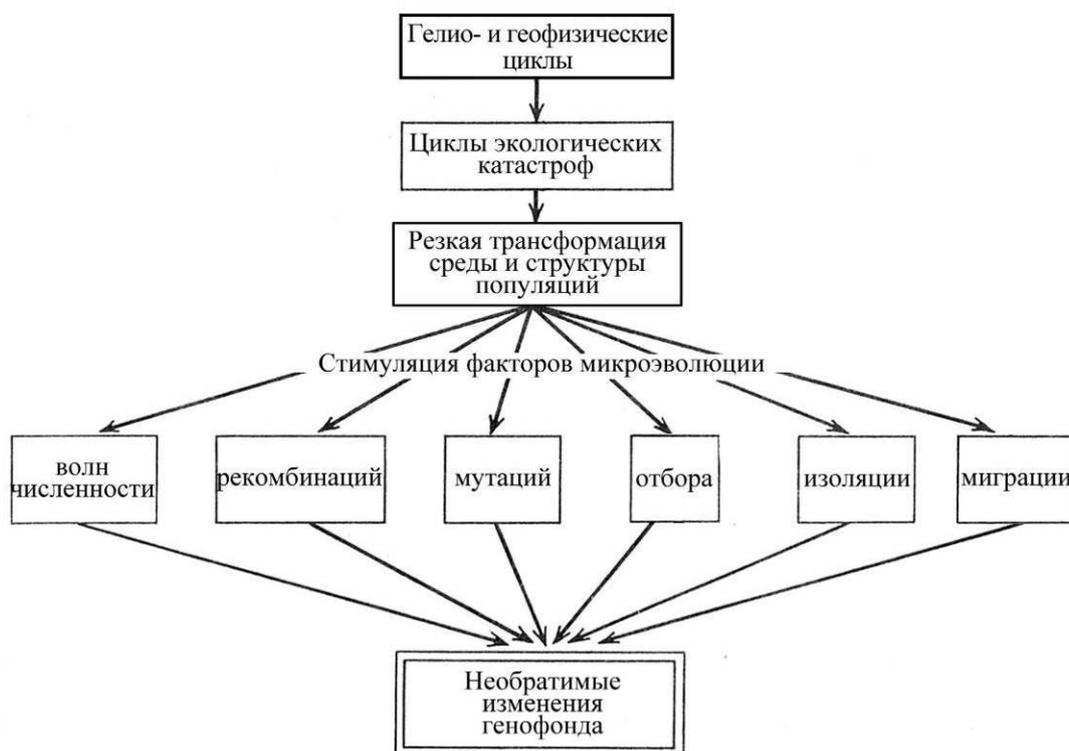


Рис. 10. Логическая схема импульсной стимуляции действия факторов микроэволюции популяций.

Резкие изменения среды, выходящие за рамки обычных сезонных и погодичных флюктуаций, изменяя векторы отбора и другие элементарные факторы микроэволюции, должны приводить с той или иной скоростью, зависящей от структуры популяций, к переходу их генофонда из одного состояния равновесия в другое, качественно новое, т.е. к элементарному эволюционному явлению (Тимофеев-Ресовский, 1958).

В периоды же обычных медленных флюктуаций среды и структуры популяций, когда факторы микроэволюции действуют сравнительно слабо, генофонд находится в состоянии относительного гомеостаза. Таков постулат, высказанный Н.В. Тимофеевым-Ресовским (1971). Если принять также и другой постулат о том, что циклически-апериодично повторяющиеся многообразные локальные экологические катастрофы представляют закономерный феномен в географической оболочке Земли, обусловленный циклическостью гелио- и геофизических процессов, то как логическое следствие можно сформулировать следующую общебиологическую гипотезу (Санников, 1991):

Вследствие закономерной циклической смены постепенных и резких катастрофических изменений во внешней среде и эколого-генетической структуре популяций микроэволюционный процесс представляет собой апериодическое чередование во времени двух фаз – относительно медленных динамически равновесных флюктуаций и скачкообразных, при сильных катастрофах необратимых преобразований генофонда. Графически это можно представить в виде логической схемы (рис. 11).

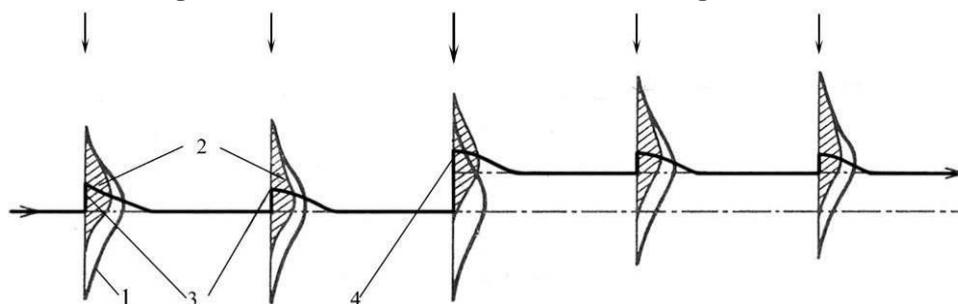


Рис. 11. Гипотетическая схема процесса импульсной микроэволюции популяций.

1 – гистограмма исходных частот генов, 2 – гистограмма частот генов после катастрофы, 3 – обратимые отклонения частот генов (после обычных катастроф), 4 – необратимые отклонения частот генов (после экстремальной катастрофы). Стрелками показаны циклические катастрофы.

Таким образом, постепенная и импульсная микроэволюция популяций представляют не альтернативные взаимоисключающие процессы, а лишь различные стадии единого непрерывного процесса эволюции организмов, протекающие под влиянием смены обычных медленных и катастрофических изменений среды и эколого-генетической структуры популяций.

Многие факты, касающиеся темпов, ритма и модуса микроэволюции микроорганизмов, растений и животных, вполне соответствуют схеме апериодически импульсного хода этого процесса. Так, широко известно образование новых штаммов бактерий под действием высоких доз радионуклидов и быстрое появление ДДТ-устойчивых рас насекомых. В результате сильной засухи, "катастрофического отбора" и почти сплошной гибели маргинальных популяций *Clarkia biloba* у немногих особей этого вида, переживших засуху, возникают множественные хромосомные aberrации и тетраплоидные особи новой видовой формы *C. lingulata* (Lewis, 1962). Последняя репродуктивно изолирована от исходного вида и, будучи более засухоустойчивой, захватывает его местообитания, а под давлением повторных засух, шлифуясь отбором по мелким мутациям, по-видимому, постепенно доводится до состояния "молодого вида".

Повышение частоты хромосомных мутаций у многих видов мелких млекопитающих в высокосейсмичных регионах отмечено Н.Н. Воронцовым и Е.А. Ляпуновой (1982), а вспышки мутабельности в природных популяциях дрозофил, связанные с резким повышением радиоактивного фона, – М. Д. Голубовским (1999).

Эти и многие другие аналогичные факты свидетельствуют о стимуляции и ускорении микроэволюционных процессов природными и антропогенными катастрофами. Однако требуется самая разносторонняя и тщательная экспериментальная проверка предложенной гипотезы на различных объектах с особым акцентом на возможную обратимость изменений генофонда популяций.

Заключение. Для географической оболочки Земли характерны многообразные типы биологических катастроф, большинство которых представляет не случайный эпизодический, а закономерный циклически повторяющийся феномен непреходящего эволюционно-экологического значения.

В зависимости от биохорологического уровня и степени деструкции среды и структуры биосистем целесообразно различать три типа экологических катастроф: 1) тотальная видовая (эволюционная); 2) неизбирательная популяционная (микроэволюционная); 3) избирательная популяционная (локальная экологическая).

Главную роль в динамике и микроэволюции популяций играют локальные избирательные экологические катастрофы, аperiodически повторяющиеся в определенных типах экосистем с той или иной циклическостью, к которым автохтонные популяции и биоценозы относительно адаптированы. Для популяций многих видов в экосистемах, подверженных экологическим катастрофам, характерна импульсная стабильность, под которой можно понимать способность наиболее успешно воспроизводиться, выживать и устойчиво доминировать в ценозе при условии циклических катастроф.

Локальные экологические катастрофы, радикально трансформирующие эколого-генетическую структуру популяций, могут одновременно и резко усиливать действие всех элементарных эволюционных факторов и приводить к качественным необратимым изменениям генофонда. Можно предположить, что вследствие циклической смены постепенных и резких катастрофических изменений во внешней среде и структуре популяций микроэволюционный процесс представляет собой аperiodическое чередование во времени фаз медленных флуктуации и скачкообразных преобразований генофонда.

Список использованной литературы

- Алексеев А.С.* Вымирание на рубеже мезозоя и кайнозоя // Природа. 1986. № 1. С. 57–60.
- Алексеев Н.А.* Стихийные явления в природе: проявление, эффективность защиты. М.: Мысль, 1988. 256 с.
- Байдал М.К.* Долгосрочные прогнозы погоды и колебания климата Казахстана. Л.: Гидрометеиздат, 1964. 447 с.
- Вернадский В.И.* Биосфера. Очерки I и II. Л.: Науч. хим.-тех. изд-во, 1926. 126 с.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А.* Хромосомные видообразования в сейсмически активных зонах // Млекопитающие СССР: Тез. докл. III съезда Всес. териол. о-ва. М., 1982. Т. 1. С. 20–21.
- Голубовский М.Д.* Эволюция представлений о наследственности. Старые и новые дискуссии // Эволюционная биология: история и теория. СПб., 1999. С. 13–27.
- Горчаковский П.Л., Лалаян Н.Т.* Сосновые леса и аридопетрофитные редколесья Центрального Казахстана, их особенности и антропогенная динамика // Экология. 1982. № 2. С. 6–18.
- Грант В.* Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.
- Дорст Ж.* До того, как умрет природа. М.: Прогресс, 1968. 405 с.
- Дыренков С.А.* Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 182 с.
- Иванова Г.А.* Зонально-экологические особенности лесных пожаров в сосняках средней Сибири: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Красноярск, 2005. 40 с.
- Исаев А.С., Гире Г.И.* Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов. Новосибирск: Наука, 1975. 344 с.

Карпов В.Г., Пугачевский А.В., Трескин П.П. Возрастная структура популяций и динамика численности ели // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. С. 35–54.

Колчинский Э.И. Неокатастрофизм и селекционизм – вечная дилемма или возможность синтеза. СПб: Наука, 2002. 554 с.

Комарова Т.А. Семенное возобновление растений на свежих гарях. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 224 с.

Кособоков В.Н. Землю ждет катастрофическое землетрясение // Путешествия. 2008. (<http://travel.mail.ru/news/47310/>).

Кювье Ж. Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара / Перевод с французского Д.Е. Жуковского. М.: Биомедгиз, 1937. 368 с.

Леви К.Г., Язев С.А., Задонина Н.В., Бердникова Н.Е. и др. Современная геодинамика и гелиодинамика. Кн. 1. Иркутск: Изд-во ИрГТУ, 2002. 182 с.

Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: Прогресс, 1957. 403 с.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 464 с.

Максимов А.А. Механизмы повторяемости экологических процессов в природе // Экология популяций: Тез. докл. Всесоюзн. совещ. (Новосибирск, 4–6 окт. 1988 г.). М., 1988. Ч. 1. С. 43–44.

Наумов Н.П. Экология животных. М.: Высшая школа, 1963. 618 с.

Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. 350 с.

Работнов Т.А. О значении пирогенного фактора для формирования растительного покрова // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 1. С. 1605–1611.

Раменский Л.Г. Избранные работы. Л.: Наука, 1971. 334 с.

Санников С.Н. Лесные пожары как эволюционно-экологический фактор возобновления популяций сосны в Зауралье // Горение и пожары в лесу. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1973. С. 236–277.

Санников С.Н. Лесные пожары как фактор преобразования структуры, возобновления и эволюции биогеоценозов // Экология. 1981. № 6. С. 10–20.

Санников С.Н. Циклически-эрозионно-пирогенная теория естественного возобновления сосны обыкновенной // Экология. 1983. № 1. С. 10–20.

Санников С.Н. Гипотеза импульсной пирогенной стабильности сосновых лесов // Экология. 1985. № 2. С. 13–20.

Санников С.Н. Импульсная стабильность и микроэволюция популяций // Экология популяций. М.: Наука, 1991. С. 128–142.

Санников С.Н., Санникова Н.С. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса. М.: Наука, 1985. 149 с.

Санников С.Н., Санникова Н.С. Эволюционные аспекты пироэкологии светлохвойных видов // Лесоведение. 2009. № 3. С. 3–10.

Северский И.В. Снежные лавины Заилийского и Джунгарского Ала-Тау. Алма-Ата: «Наука» Каз.ССР, 1978. 120 с.

Симпсон Д. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит., 1948. 358 с.

Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Балевиц В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 187 с.

Смаглюк К.К. Девственные леса Украинских Карпат // Лесоведение. 1969. № 2. С. 3–9.

Тимофеев-Ресовский Н.В. Микроэволюция, элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 3. С. 317–336.

Тимофеев-Ресовский Н.В. Внутрипопуляционные генетические равновесия и их нарушения как основные элементарные явления, лежащие в основе эволюционного процесса // Философские проблемы эволюционной теории. Материалы к симпозиуму. М.: Наука, 1971. Ч. 1. С. 41–42.

- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В.* Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 407 с.
- Турков В.Г.* О вывале деревьев ветром в первобытном лесу как биогеоценотическом явлении на примере горных пихтово-еловых лесов Среднего Урала // Темнохвойные леса Среднего Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 121–140.
- Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Хантемиров Р.М.* Динамика древесной растительности и изменения климата на севере Западной Сибири в голоцене: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2009. 43 с.
- Чижевский А.Л.* Земное эхо солнечных бурь. М.: Мысль, 1976. 367 с.
- Чижев Б.Е., Санникова Н.С.* Пожароустойчивость растений травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов Зауралья // Лесоведение. 1978. № 5. С. 68–76.
- Agee J.K.* Fire ecology in Pacific Northwest forests. Washington, D.C.: Covelo, California: Island Press, 1993. 493 p.
- Bormann F.Y., Lickens G.E.* Pattern and process in forested ecosystem study. New York: Springer-Verlag, 1979. 253 p.
- Сwynar L.C.* Recent history of fire and vegetation from laminated sediment of Greenleaf Lake, Algonquin Park, Ontario // Canad. J. Bot., 1978. Vol. 56. No 1. P. 10–21.
- Dobzhansky Th.* Genetics of the evolutionary process. New York: Columbia Univ. Press, 1970. 505 p.
- Gill A.M.* Adaptive responses of Australian vascular plant species to fires // Fire and Australian biota. Canberra: Austr. Sci., 1981. P. 243–272.
- Grime J.P.* Plant strategies and vegetation processes. N.Y.: John Wiley & Sons, 1979. 222 p.
- Heinselman M.L.* Fire in the virgin forests of the boundary waters Canoe Area, Minnesota // Quatern. Res. 1973. Vol. 3. No 3. P. 339–383.
- Harper J.L.* Population biology of plants. L. etc.: Acad. Press, 1977. 892 p.
- Kimmins J.P.* Forest ecology. N.Y. – L.: Macmillan, 1987. Т. 12. 531 p.
- Komarek E.V.* The nature of lightning fire // Proc. Ann. Tall. Timbers Fire Ecol. Conf., (Fla.), 1967. Vol. 7. P. 5–43.
- Korpel S.* Die Urwälder der Westkarpaten. Stuttgart: Fischer Verl., 1995. 310 S.
- Lewis H.* Catastrophic selection as a factor in speciation // Evolution. 1963. Vol. 16. P. 357–371.
- Loucks O.L.* Evolution of diversity, efficiency and community stability // American Zoologist. 1970. No 10. P. 17–35.
- MacLean D.A.* Effects of spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) outbreaks on the productivity and stability of balsam fir (*Abies balsamea*) forests // Productivity and stability of forest ecosystems. Krasnoyarsk: Institute of Forest SB USSR Acad. of Sc., 1983. P. 131–133.
- Mayr E.* Animal species and evolution. N.Y.: Harvard Univ. Press, 1963. 797 p.
- Mutch R.W.* Wild fires and ecosystems – a hypothesis // Ecology. 1970. Vol. 51. No 6. P. 1047–1051.
- Parpan V.I., Sannikov S.N., Parpan T.V.* The hypothesis of the pulsed dynamics of virgin forests // Russ. J. of Ecology. 2009. Vol. 40. No 7. P. 10–14.
- Pielou E.C.* Mathematical ecology. N.Y., etc.: Acad. press, 1977. 378 p.
- Sannikov S.N., Goldammer J.G.* Fire ecology of pine forests of Northern Eurasia // Fire in ecosystems of boreal Eurasia (eds. J.G. Goldammer, V.V. Furjaev). Dordrecht, Boston, London: Kluwer Acad. Publish., 1996. P. 151–176.
- Swain A.M.* A history of fire and vegetation in Northeastern Minnesota as recorded in lake sediments // Quatern. Res. 1973. Vol. 3. No 3. P. 383–397.
- Trabaud L., Lepart J.* Diversity and stability in garrique ecosystems after fire // Vegetation. 1980. Vol. 43. P. 49–57.

Zackrisson O. Influence of forest fires on the North Swedish boreal forest // *Oikos*. 1977. Vol. 29. P. 22–32.

Walter H. Vegetationszonen und Klima. Stuttgart: Ulmer, 1977. 309 S.

Wein R. W., MacLean D. A. An overview of fire in Northern ecosystems // The role of fire in Northern Circumpolar ecosystems. Chichester etc.: Wiley, 1983. P. 1–18.

Whittaker R.H. Communities and ecosystems. 2nd ed. N.Y.: MacMillan, 1975. 387 p.

Рецензент статьи: зав. лабораторией Ботанического сада Уральского отделения РАН, доктор биологических наук И.В. Петрова.