

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
У РАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 21

ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ

1960

С. С. ШВАРЦ

ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ
СОВРЕМЕННОЙ ЭКОЛОГИИ
ЖИВОТНЫХ

СВЕРДЛОВСК

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 21

ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ

1960

С. С. ШВАРЦ

ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ
СОВРЕМЕННОЙ ЭКОЛОГИИ
ЖИВОТНЫХ

(*Расширенный доклад на философском семинаре
по вопросам биологии 25 мая 1960 г.*)

СВЕРДЛОВСК

ОТ АВТОРА

Экология — одна из самых молодых биологических наук и, вместе с тем, одна из наиболее интенсивно развивающихся.

Интерес к экологии определяется ее большим и непосредственным значением для практики многих отраслей народного хозяйства, имеющих дело с использованием биологических природных ресурсов.

Большое практическое значение экологии заставляет с особым вниманием отнестись к определению ее основных теоретических понятий. Между тем в этом отношении далеко не все обстоит благополучно. Не случайно на III экологической конференции (Киев, 1954) развернулась дискуссия о самостоятельности экологии как науки, о ее содержании и методах исследования. Такое положение отчетливо проявляется и при анализе современных учебников и пособий по экологии. Создается впечатление, что они написаны не только с разных позиций и теоретических установок (это было бы вполне естественным и оправданным), но и на основе совершенно разных представлений о предмете экологии и ее задачах.

Если пособия Н. П. Наумова, F. S. Bodenheimer, A. Macfadyen¹ посвящены анализу современных представлений о природе популяций и путях изучения их развития, то в учебниках Д. Н. Кашкарова, Б. Г. Иоганзена² и некоторых других экология представлена как наука о путях приспособления животных к среде обитания и в них видное место занимает описание физиологических по своему существу опытов, выясняющих характер реакций животных на изменение условий среды. Наконец, в ряде американских и английских учебников (A. M. Woodbury³ и др.) экология преподносится как современная «естественная история», и ее специфика как науки утрачивается.

¹ Наумов Н.П. Экология животных. М., Изд. «Советская наука», 1955; Bodenheimer F. S. Animal ecology to-day, Den Haag, 1958; Macfadyen A. Animal ecology, Aims and methods, London, 1957.

² Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. М.—Л., Учпедгиз, 1945; Иоганзен Б. Г. Основы экологии. Изд. Томск. гос. ун-та, 1959.

³ Woodbury A. M. Principles of General ecology. New York-Toronto, 1954.

Такое положение не может не привести к существенным расхождениям в понимании основных задач экологии даже между очень близкими по специализации исследователями.

Лаборатория зоологии Института биологии Уральского филиала АН СССР в течение последних 10 лет ведет исследования по различным вопросам экологии. В соответствии с профилем Института, лаборатория зоологии ставила задачей разработку теоретических основ ряда практически важных для Урала вопросов (обогащение фауны, методика прогнозирования численности как вредных, так и полезных видов, пути распространения зоонозов и т. п.). Поскольку теоретическое обоснование практических проблем требует комплексного решения, лаборатория приняла участие в разработке довольно широкого круга вопросов теоретической экологии.

Среди них необходимо отметить следующие: эффективность естественного отбора в различных условиях среды, вопросы теории акклиматизации, учение о популяциях, морфо-физиологические пути приспособления наземных позвоночных к условиям существования, вопросы экспериментальной экологии, экологические проблемы Субарктики, проблема вида и внутривидовой изменчивости.

В процессе исследований сотрудниками лаборатории разработан ряд новых методических принципов, методик и технических приемов (метод морфо-физиологических индикаторов, новая техника определения возраста ряда видов грызунов и хищных, уточнение методики оценки действия голодания на организм животных, объективная фотоколориметрическая методика определения различий в окраске млекопитающих, новый принцип расчета абсолютной численности промысловых животных, техника колцевания некоторых видов и др.).

При лаборатории создан виварий диких грызунов, позволяющий моделировать некоторые экологические процессы в экспериментальных условиях и проводить опыты по гибридизации и метизация. Это создало предпосылки для развития в лаборатории экспериментально-экологического направления.

Совершенно естественно, что в процессе разработки большого круга частных проблем теоретической экологии выкристаллизовались известные общие представления о задачах и методических принципах экологии как науки.

Учитывая большую актуальность для дальнейшего развития экологии широкого обмена мнениями по основным проблемам этой науки, нам казалось целесообразным синтезировать эти представления в настоящем докладе, в значительной степени отражающим теоретическое кредо нашей лаборатории. Конкретные исследования, на которых он основан, приведены в списке работ лаборатории по различным вопросам экологии, приводимом в дополнении.

ЭКОЛОГИЯ — НАУКА О ПОПУЛЯЦИЯХ

1. Интенсивное изучение животных и растений в естественных условиях существования привело к убеждению о существовании общих закономерностей, управляющих взаимоотношениями живых организмов со средой их обитания. Особено много в этом отношении было сделано экологией. Ранние экологи видели в своей науке комплекс знаний о взаимоотношениях организмов со средой, учение о приспособлениях, процесс познания природных связей.

Эта точка зрения была почти безраздельно господствующей до конца сороковых годов нашего века и нашла наиболее полное отражение в трех изданиях «Экологии» Д. Н. Кашкарова, учебниках, на которых выросло современное поколение советских экологов.

Д. Н. Кашкаров¹ видел задачу экологии «в изучении приспособлений морфологических, физиологических, приспособлений поведения, а также и противоречий между организмом и средой, изучение истории жизни вида (или комплекса)». Это представление по ряду причин, на которых мы подробно останавливаемся ниже, не соответствует уровню развития биологии (именно биологии, а не только экологии) наших дней.

Н. П. Наумов² справедливо замечает, что «это определение, широко распространенное в настоящее время, неверно, так как изучение взаимоотношений среды и организма в их историческом развитии не является привилегией экологии, а составляет основное содержание всей советской биологии». Он видит главную задачу экологии в изучении «выживания и его зависимости от условий существования» и в качестве объекта экологии рассматривает популяций.

Этой или очень близкой к ней точки зрения на экологию как науку о популяциях придерживаются в настоящее время многие советские экологи, она нашла отражение в Резолюции III экологической конференции (Киев, 1954) и является руководящей в

¹ Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. М.—Л., Учпедгиз, 1945.

² Наумов Н. П. Экология животных. М., Изд-во «Советская наука» 1955.

большой серии работ, посвященных решению крупных практических задач.

Однако Н. П. Наумов был, по-видимому, первым, положившим это определение экологии в основу учебного пособия, сделав тем самым решающий шаг в распространении новых представлений.

Взгляд на экологию как на науку о популяциях не является и в настоящее время общепризнанным. Это проявляется, во-первых, в том, что и после выхода в свет «Экологии животных» Наумова делались и делаются попытки теоретически обосновать экологию как особую науку о взаимоотношениях организмов и среды¹, во-вторых, в том, что представление о популяции как основном объекте экологических исследований не стала еще руководящим принципом в практической работе экологов при решении как частных, так и общих проблем, в-третьих, в том, что даже в работах исследователей, понимающих под экологией науку о популяциях (в том числе и в «Экологии» Н. П. Наумова), эта основная и безусловно прогрессивная идея не доведена до конца и не стала основой соответствующих методических требований.

2. При обосновании экологии как науки о популяциях очень часто, если не в большинстве случаев, исходят не столько из позитивных, сколько из негативных предпосылок. Их существование может быть сведено к следующему. Поскольку классическое определение экологии как науки о взаимосвязях организма со средой перестало удовлетворять современным требованиям, вследствие трудностей ограничения ее от биологии вообще, необходимо дать экологии новое определение, полнее отражающее ее специфику. Этим новым определением и явилось данное в «Экологии» Н. П. Наумовым.

Поэтому нужно помнить, что необходимость создания экологии в современном понимании диктуется логикой развития всей биологии (а не только экологии) как науки о жизни во всех ее проявлениях.

Полнота познания явлений жизни требует изучения ее на различных уровнях. Этому требованию отвечает современный комплекс биологических наук. Цитология и гистология изучают явления жизни на уровне клеток и тканей, анатомия и физиология — на уровне отдельных организмов, биогеография и биогеоценология — на уровне биосферы.

Однако жизнь, во всяком случае в ее высших проявлениях, невозможна не только в форме клеток и тканей, но и в форме отдельных особей. Невозможна жизнь и непосредственно в форме

¹ Б. Г. Иоганzen. «Экология — общебиологическая наука о закономерностях отношений организмов и среды, изучающая образ жизни животных и растений, их продуктивность, динамику численности популяций и природу биоценозов». 1959.

биоценозов, т. к. биоценотические связи — это связи между видовыми популяциями, а не связи между отдельными особями¹.

Экология как наука о популяциях заполняет существующий пробел в полноте познания жизни на земле.

Популяция — основная, а для высших животных — единственная форма существования вида. Так же как существование клетки многоклеточного организма немыслимо вне организма, так и немыслимо существование особи вне популяции. Это не значит, конечно, что популяция — это организм высшего порядка, но это значит, что она — определенная организация (структурное целое) особей, вне которой они существовать не могут. Этим подчеркивается не только особое значение экологии как науки, но и ее полная равноправность с основными биологическими науками — морфологией, физиологией, биогеографией.

3. Возникает законный вопрос, не ведет ли такое понимание экологии к ограничению ее задач, к отказу от каких-то областей и объектов исследования. Вероятно, именно это опасение и приводит к известной доли компромисса в определении экологии большинством исследователей: наряду с признанием популяции основным объектом экологии, указывается на изучение взаимоотношений организма со средой, как на ее главную задачу. При этом забывается, что поскольку взаимосвязь организма и среды — основной закон жизни, то всякое крупное исследование в любой отрасли биологии, если только оно выходит за рамки частных проблем, неминуемо связано с различными проявлениями этого основного закона.

Любое обобщение, касающееся морфологии дыхательного аппарата, является по существу изучением морфологических путей приспособления животных к газовому составу среды, а любое обобщение, касающееся механизмов транспорта кислорода в организме — это подход к той же проблеме с физиологической точки зрения.

Любое биохимическое обобщение, касающееся закономерностей превращения определенного класса химических веществ в организме в конечном итоге говорит о путях осуществления обмена веществ, т. е. об одной из основных форм связи организма с окружающей средой, а любое обобщение, касающееся морфологии желудочно-кишечного тракта рассматривает ту же проблему с морфологической точки зрения.

Если признать за экологией науку о формах связи организма со средой, то, по крайней мере, в принципе, экологическими следует признать буквально все биологические дисциплины, и специфика экологии как науки будет неясной.

¹ В. Н. Бекемишев. «Изучение многообразных в своей противоречивости взаимоотношений популяций разных видов и составляет сущность биоценологического исследования». О классификации биоценологических (симфизиологических) связей. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. VI, вып. 5, 1951.

В первый период развития морфологии и физиологии, когда основные исследования были направлены на изучение известных морфологических и физиологических норм, существование экологии как науки, включающей в себя изучение морфологических и физиологических путей приспособления отдельных особей к среде обитания в качестве одной из главных задач, было оправданным. В настоящее же время, когда эволюционный принцип стал ведущим во всех биологических дисциплинах, задачи экологии должны быть конкретизированы. *Не изучение взаимосвязи отдельного организма со средой, а изучение взаимосвязей и приспособительных реакций популяций с условиями их существования должно стать основной задачей экологии.*

При этом изучение морфо-физиологических реакций отдельных животных по-прежнему остается в сфере внимания эколога. Но, в противоположность физиологу, эколог видит в этих исследованиях не конечную цель, а средство для познания приспособительных реакций популяций.

Под приспособительной реакцией популяции целесообразно понимать два различных, но взаимно связанных круга явлений.

Реакция популяции на изменение условий среды может проявляться в ее изменении как целого: изменении возрастно-половой структуры, характера освоения популяцией пространства, ритмики периодических явлений и т. п.

С другой стороны, изменение среды вызывает изменение направления отбора. При этом морфо-физиологическая характеристика особей, составляющих популяцию, неизбежно изменится.

Используя морфологическую и физиологическую технику для изучения отдельных особей, эколог прежде всего интересуется не средними показателями особей данной популяции, а специфичностью отдельных групп животных (разного возраста, разных поколений, находящихся на различных стадиях генеративного цикла, разных микропопуляций), создавая таким образом представление о биологической разнородности популяции и о ее динамике в пространстве и во времени.

В дальнейшем мы попытаемся показать, что такая постановка вопроса ставит перед экологом ряд не только принципиальных, но и чисто методических вопросов. Здесь же необходимо подчеркнуть, что представление об экологии как о науке о популяциях не исключает изучения отдельных особей (они составляют популяцию), но требует от этого изучения специфической направленности, содействуя тем самым более глубокому и разностороннему познанию путей приспособления животных к окружающей их среде.

4. Представление об экологии как о науке о популяциях не может не внести определенных изменений в одну из наиболее разработанных глав экологии — учение о факторах.

Эта глава экологии может быть разбита на два направления:
а) изучение влияния определенной конstellации внешних

условий (засуха, заморозки, дожди и т. п.) на организм животных и жизнь популяций отдельных видов;

б) изучение влияния на организм животных отдельных факторов среды (температура, свет, влажность и т. п.).

Первое направление безусловно экологическое в современном понимании этого слова, второе же физиологическое, определяющее главную задачу одного из разделов физиологии — экологической физиологии. Даже в тех случаях, когда второе направление разрабатывается экологами, оно остается физиологическим, хотя и представляет большой интерес для познания ряда экологических закономерностей. Отсюда название «экологическая физиология». Однако, экологическая физиология не выработала своих специфических методов исследования. Шаг, сделанный физиологической экологией в сторону экологии, заключается прежде всего в подходе к исследованиям и постановке задач.

Как правило постановка эколого-физиологических исследований вытекает из определенных представлений об образе жизни вида. Способность пустынных животных существовать при очень высокой температуре поверхности почвы ставит перед экологом задачу определить, какие физиологические механизмы лежат в основе этой способности. Естественно, что решение этой задачи возможно только физиологическими методами. Отсюда цикл исследований, ставящих задачей дать сравнительную оценку физиологических особенностей животных различных ландшафтно-климатических зон.

Однако в пустыне живут и такие виды, образ жизни которых позволяет им избегать характерных для пустыни высоких температур. Отсюда цикл работ по сравнительному изучению физиологии животных одной климатической зоны, но различающихся по образу жизни. В подобных исследованиях подопытные животные расцениваются как представители определенного вида, и их физиологические особенности рассматриваются как адаптация вида к характерным для него условиям среды.

Исследования этого типа оказались в высшей степени плодотворными. В этой связи достаточно вспомнить известные исследования Н. И. Калабухова, А. Д. Слонима, И. Д. Стрельникова и их многочисленных учеников и последователей. Установление специфики водного обмена ряда пустынных видов млекопитающих, зависимости термостабильности белков от климата области распространения вида, специфики терморегуляции некоторых поллярных форм, специфической реакции животных экваториальных зон на световые раздражители, особенностей газообмена горных видов и т. п. позволили полнее осветить закономерности приспособления животных к условиям среды.

Однако, в настоящее время становится ясным, что вскрытие подобных закономерностей — лишь первый шаг к познанию путей приспособления животных к определенным условиям существования. Известные изменения в понимании основных задач

экологии не могут не отразиться при определении задач сопряженных с экологией дисциплин — экологической физиологии, экологической морфологии и др.

Основанием к созданию таких «экологий» служит по существу стремление исследователей изучать строение или функцию изучаемого объекта с учетом его условий существования, образа жизни и интегрирующего влияния целостного организма на строение и работу его частей. Заранее оговоримся, что экологическая физиология и экологическая морфология и им подобные дисциплины не только имеют право на существование и развитие, но в ряде крупных областей знания имеют решающее значение. Однако в упомянутом понимании они лишены смысла, т. к. в XX веке изучать функцию и форму животного без учета особенностей его образа жизни невозможно. В таком понимании экологическая морфология и экологическая физиология — просто современные морфология и физиология. Между тем, процесс декларирования создания новых экологических дисциплин продолжается.

Применение методов радиоизотопов для изучения биологии живых организмов и изучение влияния радиоактивных излучений и излучателей на жизнь животных и растений получило название «радиоэкологии». Изучение клеточных и тканевых изменений в процессе приспособления животных к среде обитания — цитологической или гистологической экологии и т. п.

На наш взгляд это терминологическое закрепление неверных представлений о сущности экологии не может содействовать ни развитию экологии, ни развитию тех научных дисциплин, восприятие которыми экологического подхода к анализу явлений природы кажется в высшей степени желательным.

Физиологическая экология, морфологическая экология, цитоэкология и т. п. имеют хорошие перспективы развития, от них можно ожидать фундаментальных открытий по ведущим проблемам биологии. Однако эти открытия только в том случае будут специфически экологическими открытиями, если будут приложены усилия к созданию специфических методов, позволяющих подойти к физиологической оценке не особей, а популяций.

Нельзя не отметить, что в настоящее время к экологической физиологии относят любое исследование физиологии (даже не сопровождающееся специальным изучением физиологических изменений при изменении условий среды) необычного для классической физиологии объекта. Изучение физиологии летучей мыши, землеройки или оленя почему-то называется экологической физиологией. То же самое во многих случаях справедливо и в отношении экологической морфологии. Это в конечном итоге привело к совершенно нетерпимому положению, когда под экологией стали понимать изучение всех тех сторон жизнедеятельности животных, которые непосредственно не служат предметом изучения других биологических дисциплин, или изучение всех тех объектов, которые, как правило, не используются при изучении

общих физиологических или морфологических процессов и явлений. Достаточно вспомнить книгу С. И. Огнева «Экология млекопитающих» (1955), отдельные главы которой посвящены простому описанию физиологии размножения или анатомии генеративных органов.

Понятие «экология» очень часто применяется в качестве «научного» синонима прекрасного и хорошо всем понятного термина «образ жизни». В самом деле, в очень многих, если не в большинстве работ, в заглавии которых так или иначе фигурирует слово «экология», описывается характер распределения вида по местам обитания, его питание, сезонная цикличность жизнедеятельности, враги и паразиты, биология размножения и развития молодняка и т. д¹.

Полезно, однако, подчеркнуть, что знание образа жизни вида—необходимая предпосылка изучения его экологии, материал к экологии, но не она сама.

Знание крацинологических особенностей и их изменчивости у группы близкородственных видов — это совершенно необходимая предпосылка для разработки вопросов систематики, но не сама систематика. Работу, содержание которой сводится к описанию строения черепа определенного вида, никому не придет в голову назвать «Систематика....», совершенно на том же основании нельзя назвать работу, посвященную описанию образа жизни вида «экологией». Систематика — наука об установлении филогенетической связи между видами и их группами, отраженной в системе соподчиненных таксономических единиц—разрабатывается на основе знаний прежде всего морфологии отдельных форм; экология — наука о путях приспособления популяций вида к среде обитания — разрабатывается на основе знаний его образа жизни². Каждая из них использует материалы и других наук, но ими не исчерпывается.

Нам представляется, что эти вопросы имеют принципиальное значение. Сводя «экологию» к образу жизни мы суживаем ее задачи, создаем впечатление научной законченности, там где ее нет и тем самым тормозим развитие теоретической экологии. Понимание под экологией — науки о популяциях не только не поведет к принижению уровня исследований образа жизни отдельных видов, но будет способствовать повышению их целеустремленности и теоретического уровня.

¹ Нередко сумма подобных наблюдений объединяется словом «биология», что вносит дополнительную путаницу, так как биология включает в себя всю сумму знаний о виде, а как раз в такого рода «биологических» работах почти всегда начисто выпадает одна из основных частей этой суммы — морфология животного.

² С другой стороны, знание образа жизни любого вида является исходным материалом не только для экологии, но и для систематики. Отдельные элементы, из которых складываются наши представления об образе жизни вида, имеют часто не меньшее значение для понимания его филогенетических связей, чем анатомические особенности.

ПОНЯТИЕ О ПОПУЛЯЦИИ, ЕЕ ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ И ИХ БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Понимание под экологией самостоятельной науки о популяциях, определению самого понятия *популяция* и основных ее свойств должно быть уделено особое внимание. Каждый биолог хорошо знает, что он понимает под словом «*популяция*», но точное определение понятия часто зависит от того, какие задачи ставит себе исследователь при его изучении. Генетик, эколог, систематик подходят к определению понятия *популяция* с очень близких, но все-таки различных точек зрения.

Популяция — это группа совместно обитающих животных определенного вида, обладающих известными общими свойствами. Эти общие свойства определяются, с одной стороны, непосредственно родственными отношениями, а с другой — обитанием в сходных условиях существования.

Исходя из этого *популяция* определяется как *взаимоскрепляющееся единство* (акцент делается на генетическом родстве слагающих популяцию животных), или как население определенных стаций (Наумов, 1955; И. Я. Поляков, 1950), или как видовой компонент биоценоза (Гиляров, 1959).

Вместе с тем, как это уже было подчеркнуто ранее, с развитием ряда биологических дисциплин стало ясным, что популяция является конкретной формой существования вида. В этом биологическая сущность популяции, ее главное биологическое значение, которое и должно быть положено в основу общего определения понятия. Поэтому *под популяцией* целесообразно понимать *элементарную совокупность особей, которая обладает всеми необходимыми условиями для поддержания численности на характерном для данного вида уровне в течение длительного периода и обладает известными общими свойствами, определяющими единство жизнедеятельности слагающих популяцию особей*.

ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

Популяция сложный биологический комплекс, и особенности любой популяции, по сути дела, неисчерпаемы. Поэтому с теоретической и практической точек зрения представляется крайне

важным выделить из огромного круга явлений и процессов, создающих специфичность данной популяции — основные, определяющие ее облик и характер развития.

Из предлагаемого нами определения понятия популяции следует, что основные ее особенности — это те, которые создают предпосылки для ее самостоятельного существования и развития, и, с другой стороны, те, которые определяют ее биологическую специфичность, понимаемую как морфологическую и физиологическую специфичность слагающих популяцию особей, единство фенологических явлений в популяции и ее общие свойства, как структурного целого.

Генетическое единство

Популяция как элементарная природная совокупность особей является «взаимоскрещивающимся единством». Большинство природных популяций распадается на микропопуляции — более мелкие группы особей, временно изолированные (в отдельные сезоны года), но в силу естественной вагильности особей, миграций, расселения молодняка и т. п. связанные между собой генетически. Генетическое единство — основное свойство популяции, определяющее и другие ее особенности и пути развития. Поэтому в популяцию не могут быть объединены группы особей, генетически изолированные. Включение в популяцию таких групп особей несовместимо с представлением о ней, как об элементарной природной совокупности животных.

Однако это не означает, что любая объединяемая панмиксией группа особей — есть популяция. В большинстве случаев между соседними популяциями осуществляется постоянный обмен особями. Этим определяется их генетическая близость, но различия между ними сохраняются вследствие других особенностей.

Фенотипическое единство

Хорошо известно, что фенотипические различия животных не находятся в строгом соответствии с их различиями генотипическими, характерный фенотип животного формируется под влиянием конкретных условий существования.

В последнее время серией работ различных исследователей показано, что эта закономерность отчетливо проявляется в природных популяциях и находит свое выражение в серьезных морфологических и физиологических различиях между группами особей, поселяющихся в неодинаковых условиях. Эти различия касаются таких особенностей животных, как скорость роста и развития, общие размеры (вес), плодовитость, пропорции тела, окраска и т. п.

Поэтому даже в тех случаях, когда генетическая общность двух соседних поселений не вызывает сомнений, фенотипические

их особенности заслуживают самого большого внимания. Они являются индикаторами различий в условиях существования сравниваемых групп особей, которые определяют морфо-физиологические особенности животных и их изменчивость, обеспечивают единство сезонной цикличности их жизнедеятельности. Это, в свою очередь, определяет характерный для популяции в целом тип проявления основных жизненных явлений (ритмика размножения, линька, смена мест обитания и т. п.) и в конечном итоге определяет характерные особенности динамики ее численности. В силу сказанного не могут быть объединены в единую популяцию группы постоянных поселений, не отличающихся генетически, но отличающихся фенотипически и отличающихся закономерностями динамики численности.

Отмечая генетическую общность нескольких популяций, необходимо отметить, что специфические особенности каждой из них играют определенную роль в эволюции вида. Это вытекает из известных представлений о зависимости направления отбора от условий среды и эффективности отбора от типа динамики численности.

Тип освоения видом пространства (топографическая структура поселения)

В разных частях ареала вида его популяции характеризуются различным типом освоения территории.

В лесной зоне землеройки широко заселяют биотопы самых разнообразных типов, в лесостепной даже в годы резко повышенной численности придерживаются почти исключительно берегов водоемов, в соответствии с чем их поселения принимают мозаичный характер. Это, в свою очередь, приводит к появлению у лесостепных популяций землероек хорошо выраженных сезонных миграций.

А. А. Максимов (1959) на водяной полевке, Н. П. Наумов (1955) на песчанке и белке, Раевский (1947) на соболе, Тауринский (1950) на ряде насекомоядных птиц показали, что топографическая структура популяций различных видов стоит в тесной связи с условиями среды и является одним из важных общевидовых приспособлений к освоению территории. Ее изучение — важная задача эколога.

Характер освоения видом территории определяется не только структурой поселения, но и вагильностью животных. В этом отношении даже между близкими видами существуют серьезные различия. Для большинства видов млекопитающих характерно расселение молодняка. Однако у разных видов оно происходит в различном возрасте и в разное время; у одних расселяются только самцы, а молодые самки остаются на месте своего рождения, у других расселяются оба пола; расселение молодняка может быть связано с изменением заселяемых биотопов, вести к перемешиванию популяций и т. п.

Сезонные перемещения могут носить закономерный характер, могут быть провоцированными, вызванными определенным сочетанием внешних факторов, связанными с сужением или, наоборот, расширением числа заселенных биотопов, могут иметь направленный и ненаправленный характер.

Размеры индивидуальных участков — характерный видовой признак — находятся вместе с тем в тесной зависимости от условий существования данной популяции, которая обычно легко устанавливается. Однако индивидуальные участки различных групп особей (самцы, самки, кормящие самки, молодые и т. п.) различны, и их зависимость от изменений условий среды неодинакова. Наконец, в зависимости от размеров индивидуальных участков находятся некоторые существенные физиологические особенности животных. Более того, имеются данные, показывающие, что реакция особей различных фаз (физиологический полиморфизм) на изменение плотности популяций специфична. Все эти и другие особенности популяции, определяющие характер освоения видом территории, стоят в определенной зависимости от условий среды, определяют тип динамики численности вида и являются в силу этого характерным свойством популяции.

Возрастная и половая структура популяции и ее динамика

Возрастная структура — одна из основных характеристик популяции. Она отнюдь не исчерпывается соотношением различных возрастных групп и животных разного пола, но включает в себя, по крайней мере, следующий круг явлений: изменение возрастного состава популяции в различные сезоны года в зависимости от конкретного сочетания погодных условий; биологическая специфика разновозрастных животных и особенности их реакции на изменение внешних условий; скорость обновляемости популяции (отдельно самцов и самок) в различных условиях среды; закономерности подбора пар в естественных условиях (возрастный баланс производителей), биологическая специфика животных, родившихся в различное время года, и их роль в поддержании численности популяции и т. д. Поскольку эти и ряд других особенностей популяции, которые могут быть объединены понятием «возрастная структура», находятся в тесной зависимости от условий существования, а с другой стороны, обусловливают характерный тип динамики популяции, они также должны быть отнесены к числу ее основных особенностей.

Биологическая разнородность популяции

Представление о разнородности популяции имеет, как известно, большое значение при разработке проблемы микроэволюции. В связи с этим разнородность популяции оценивалась именно с такой точки зрения, а ее экологическое значение оставалось по сути дела без внимания, вне поля зрения экологов, за

исключением некоторых специальных работ, имеющих частный характер. В тех случаях, когда это служило предметом специального анализа, было показано, что различные фазы (типы) животных в полиморфных или диморфных популяциях отличаются такими особенностями, которые определяют их различную выживаемость в различных условиях среды. С этим связаны колебания относительной численности различных фаз при изменении внешних условий, в том числе и закономерных, сезонных.

Однако современный уровень техники исследований позволяет проводить подобного рода наблюдения только в тех случаях, когда различные отношения животных одной популяции к среде обитания коррелированы с их внешними морфологическими особенностями. Тем не менее, уже сейчас имеются данные, показывающие, что неоднородность популяций имеет очень широкое распространение и охватывает самые различные признаки животного. В популяции есть животные медленно и быстро растущие, медленно и быстро развивающиеся, более или менее плодовитые, более или менее чувствительные к количеству и качеству корма (в частности, к недостатку определенных витаминов), отличающиеся потребностью к воде и влажности корма, обладающие различной устойчивостью к изменениям температурных условий или различной сопротивляемостью к болезням и паразитам и т. д. В зависимости от этих свойств выживаемость и способность животных к репродукции в различных условиях будет неодинаковой, в соответствии с чем будет изменяться и их роль в поддержании численности популяции. Важно подчеркнуть, что физиологическая разнородность популяции не есть простой результат широкого варьирования физиологических признаков¹, а отражает наличие в популяции генетически различных групп. При этом она касается и полифакториально обусловленных признаков, что говорит о роли естественного отбора в поддержании определенного типа полиморфизма в популяции.

Есть серьезные основания полагать, что физиологическая разнородность популяции играет очень большую роль в поддержании ее численности, обеспечивая выживаемость отдельных групп особей в постоянно изменяющихся условиях внешней среды.

Реакция популяции на изменение внешних условий

Периодические (сезонные) и непериодические изменения внешних условий вызывают ряд сложных изменений в организме жи-

¹ В нашей лаборатории проведены специальные наблюдения, показывающие, что варьирования физиологических и морфологических признаков животных в природных популяциях — величины одного порядка. Иного и трудно было бы ожидать, так как физиологические особенности животных имеют, по меньшей мере, не меньшее селективное значение, чем их особенности морфологические; поэтому отбор будет поддерживать оптимальные физиологические свойства животных.

вотных. При наступлении холодов изменяется характер обмена как в количественном, так и в качественном отношении; начинаяется энергичное накопление резервных питательных веществ и витаминов; происходит изменение активности гонад и желез внутренней секреции; наступает линька; у многих видов происходит смена предпочитаемых мест обитания, нередко проявляющаяся в форме выраженных миграций.

Изучение совокупности подобных явлений, происходящих в ответ на изменения во внешней среде, во многих случаях сопряжено со значительными трудностями. Тем не менее, уже сейчас накоплено значительное количество фактов, показывающих, что комплекс реакций на изменение внешних факторов в различных популяциях вида протекает по-разному. Нередко именно в реакциях на изменение условий среды и проявляется специфика популяций. Однако и в пределах одной популяции различные группы животных ведут себя по-разному. Из совокупности реакций отдельных групп (возрастных, половых и др.) и складывается общая реакция популяции как целого.

Динамика численности

Изучение закономерностей динамики численности вида конечная теоретическая и практическая задача экологии, распадающаяся на ряд подчиненных частных вопросов: наличие или отсутствие периодических колебаний численности; причины периодичности — внешние (периодические изменения во внешней среде или изменение среды самими животными при достижении определенной численности) и внутренние (изменение жизнеспособности популяции при увеличении плотности поселения); зависимость численности вида от изменений во внешней среде и специфики структуры популяции; изменение интенсивности рождаемости и смертности в зависимости от различных факторов.

Это показывает, что изучение динамики популяций — не только основная, но и наиболее сложная, комплексная экологическая проблема. Ее решение зависит от полноты изученности важнейших свойств популяции и не может основываться только на эмпирических данных, характеризующих внешние закономерности колебаний численности вида.

Фиксируемая статистикой многолетних наблюдений (чаще статистикой заготовок) периодичность максимума и минимума численности вида — лишь чисто внешнее отражение сложных процессов, протекающих в популяции, и в силу этого не могущее служить основой ни при разработке теории вопроса, ни для практики.

Никак нельзя считать случайностью, что одни и те же данные, характеризующие динамику численности и динамику заготовок ряда видов (грызуны, промысловые млекопитающие и птицы) с одинаковым успехом привлекаются для обоснования самых

различных теорий цикличности численности животных: от влияния космических факторов (солнечные пятна, фазы луны) до полного отрицания реальности периодики изменений численности, которые рассматриваются как проявление простейших математических, а не биологических закономерностей.

Конкретная периодичность численности популяции должна рассматриваться как одна из ее существенных особенностей. Ее анализ в совокупности с анализом других особенностей может служить основой для выяснения законов динамики численности вида. Однако изучение конкретной периодичности численности популяции — начало, а не конец изучения ее динамики.

ГРАНИЦЫ ПОПУЛЯЦИЙ

Исходя из определения популяции и основных ее особенностей следует подходить и к определению ее границ. Нам представляется, что границы популяции вида определяются:

- 1) однородностью условий существования и связанной с ними синхронностью основных периодических явлений в жизни вида;
- 2) панмиксией, в результате которой рассматриваемое поселение представляет собой взаимоскрещивающееся единство.

3) биоценотическими связями.

Если данное поселение осваивает территорию, специфичную по своим условиям (отличающуюся от соседних территорий); если обмен особями между ними и соседними поселениями исключен иливеден к минимуму и, наконец, если это поселение является частью специфического биоценоза, то ясно, что такое поселение есть популяция.

Но как следует рассматривать поселения, являющиеся частью единого биоценоза, постоянно обменивающиеся особями с другими поселениями, но заселяющими территорию со специфическими условиями существования?

Мы полагаем, что главным критерием при решении этого вопроса должно служить основное свойство популяции: способность поддерживать свое существование, по крайней мере, в течение нескольких годовых циклов.

Поселения мышей на посевах зерновых — это не популяции, а микропопуляции, несмотря на то, что поселяющиеся на посевах в середине лета мыши образуют поселения, обладающие рядом специфических особенностей.

В противоположность этому, поселения мышей на посевах многолетних трав — это популяции.

Поселения мышей на многолетниках характеризуется высокой численностью, их рост и размножение идут интенсивнее. В связи с этим, особи этих поселений обладают определенными морфологическими особенностями. Посевы многолетних трав заезжаются мышами круглый год и поселения мышей могли бы существовать здесь даже и в том случае, если бы на соседних участках

они бы полностью вымерли, что в действительности имеет место в отдельные годы.

Существование подобных поселений (в противоположность поселениям мышей на посевах) не зависит от соседних поселений, поэтому есть основания считать их популяциями, в том случае, конечно, если они не настолько малы, чтобы создались предпосылки для вредного действия близкородственного скрещивания или полной гибели всего поселения в результате случайных причин.

Однако, в этом случае популяция не является взаимоскрещивающимся единством, а только частью такого единства, и не является видовым слагающим определенного биоценоза, а только его частью.

Такое понимание вопроса содействует более пристальному вниманию к отдельным самостоятельным частям видовых элементов биоценоза, и в силу этого нам представляется оправданным.

Несомненно, что наиболее часто популяция представляет собой видовую часть биоценоза, однако возможность существования внутри биоценоза нескольких популяций одного вида должно быть отмечено.

Таким образом, границы популяций естественно определяются границами биоценозов или отдельными участками, условия которых создают предпосылки для формирования поселений отдельных видов, обладающих известной самостоятельностью и специфическими особенностями.

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ВИДА

Подобно любым другим признакам животных, их экологические особенности подвержены географической изменчивости. Нельзя сказать, чтобы ее изучению не уделялось достаточно внимания. Однако большинство исследований этого направления имеют целью установление географических различий в образе жизни отдельных видов. Так как познание образа жизни вида еще не означает познания его экологии, то изучение географической изменчивости образа жизни еще не означает изучения географической изменчивости экологических признаков вида. Только в последнее время появились исследования, посвященные географической изменчивости одной из важнейших особенностей популяции — динамики численности. Понимание экологии как науки о популяциях заставляет признать в этих исследованиях зачаток самостоятельного и, вероятно, одного из ведущих направлений в экологии.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В соответствии с задачами настоящего доклада мы не стремимся к описанию конкретных методик и приемов экологических исследований. Наша цель заключается в определении методических принципов экологии популяций.

При этом мы сознательно опускаем три крупнейших раздела экологических методик, связанных с изучением образа жизни животных, анализом биоценотических взаимоотношений и с изучением среды обитания животных. Этим сторонам вопроса уделено очень большое внимание как в специальной методической литературе, так и в отдельных исследованиях, посвященных частным проблемам. Мы уделяем главное внимание тем методическим вопросам, которые, несмотря на то, что они связаны с коренными проблемами современной экологии, являются вместе с тем наименее разработанными, а в отдельных случаях еще отстаивают свое право на существование. *Если экология — наука о популяциях, то и методы исследования экологии должны быть прежде всего методами исследования популяций.*

Одна из важнейших характеристик популяции — ее численность. Поэтому понятно, что методам учета численности популяции должно уделяться особое внимание. Однако комплекс методик, служащих для определения численности популяций, отнюдь не является единственным специфическим методом экологии. Это вытекает из современных представлений о предмете и задачах экологии как науки.

Конкретные определения специфики экологии, даваемые различными авторами, различаются в некоторых существенных деталях. Однако все они видят главную задачу экологии не только в изучении динамики численности популяций, но и в изучении ее причин. Изучение же причин динамики численности популяции невозможно без изучения ее основных особенностей: генетической и фенотипической характеристики, характера освоения видом пространства, возрастной структуры, характера проявления физиологической неоднородности, специфической реакции на изменение внешних условий. Отсюда следует, что экология должна обладать методами, позволяющими ей оценить морфологическую и физиологическую специфику популяций, их структуру и динамику численности.

На одном важном положении следует остановиться особо. Поскольку суждение об экологических особенностях вида невозможно без знания условий его существования, их изучению всегда уделялось большое внимание. Известное изменение в понимании основных задач экологии в этом отношении ничего не меняет; для того, чтобы изучать жизнь популяции, надо знать среду, частью которой она является.

В изучении среды обитания животных экология последних десятилетий сделала большие успехи. Благодаря применению физических и химических методов исследования, стало возможным дать точную количественную оценку условиям развития и существования многих видов животных. Разработка учения о микро- и мезоклимате, в которой активное участие приняли экологи, позволила лучше понять многие важные закономерности, касающиеся структуры ареала вида, распределения животных по биотопам, причин периодических и непериодических миграций, изменения сезонной ритмики различных проявлений жизнедеятельности. Переоценить значение работ, связанных с изучением среды обитания животных, невозможно.

Однако в настоящее время создалось положение, когда описание среды, в которой живет животное, стало занимать непропорционально большое место. Изучение среды проводится с большой детализацией, с применением новейшей техники исследования, а изучение самого животного, ради которого проводятся все эти наблюдения, длительное время оставалось по существу без изменений.

С величайшей точностью описываются, например, изменения температуры приземного слоя воздуха в разных условиях микрорельефа в зависимости от интенсивности солнечной радиации, а реакция животного на изменение температуры в природных условиях оценивается по чисто внешним проявлениям жизнедеятельности, а часто вообще остается без внимания. Почти в любом экологическом исследовании много внимания уделяется описанию кормов животного. Это оправданно и закономерно. Но как влияет качество корма на жизнедеятельность животных в природных условиях — это в большинстве случаев остается неизученным.

Мы умеренно несколько утрируем создавшееся положение, так как считаем его в известной степени опасным. Достаточно просмотреть любую работу по методике экологических исследований, чтобы убедиться в том, что *техника изучения среды обитания животных обгоняет развитие техники изучения их реакции на изменение условий среды в природных условиях*. Поэтому этой стороне вопроса мы уделяем наибольшее внимание.

МЕТОДЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ОЦЕНКИ ПОПУЛЯЦИИ

Задача экологии — изучение жизни популяции, проведенное с целью определения основных закономерностей динамики их численности.

Изучить жизнь популяции — это значит определить фенологию основных проявлений ее жизнедеятельности, изучить скорость роста молодняка в разных условиях среды, изучить изменения характера жизнедеятельности организмов в процессе сезонной смены условной среды, вынашивания и выкармливания молодняка, дать анализ специфических реакций на изменение внешних условий животных различного возраста, пола, находящихся на различных стадиях генеративного цикла, в состоянии линьки, разной упитанности, прошедших свое развитие в разных условиях и т. д.

В исследовании всех этих вопросов применение физиологической и морфологической техники играет очень большую роль. Это не значит, однако, что для оценки физиологических и морфологических особенностей популяции достаточно применить технику морфолога или физиолога к объекту эколога.

Морфологическая и физиологическая техника исследований должна стать элементом экологического метода изучения морфологических и физиологических особенностей популяции.

Специфичность этого метода заключается в том, что эколог должен дать оценку не единичным особям, а характеризовать физиологические особенности определенной группы особей.

Метод группового анализа

Эколог постоянно сталкивается с необходимостью оценки состояния животного по таким показателям, которые по самой своей природе определяются множеством факторов, часть которых не поддается точному учету. Это приводит к тому, что при выборе путей оценки определенного явления в жизни животных эколог прежде всего обязан руководствоваться не столько точностью отдельных определений, сколько точностью характеристики группы особей. Это положение может быть проиллюстрировано путем анализа некоторых принципиальных положений методики определения возраста животных.

Известно, что у животных, рост зубов которых к определенному возрасту прекращается, происходит их стирание. Это создает предпосылки для разработки метода определения возраста животных по степени стертости зубов. Но скорость стирания зубов зависит от характера потребляемой пищи. Поэтому между животными одного возраста даже из одной популяции не могут не наблюдаться различия в степени стертости зубов. Это определяет пределы точности определения возраста отдельно взятой

особи. Однако точность определения возраста группы особей значительно выше.

Возраст ондатр хорошо определяется по высоте коронки зуба или длине корня; чем старше ондатра, тем ниже у нее коронка и тем длиннее корень. Этот признак позволяет безошибочно определять возраст отдельно взятых ондатр с точностью до 2—3 месяца. Если пользоваться материалом из одной популяции, то точность значительно повышается (до 1 месяца). Даже в пределах одной популяции индивидуальное варьирование в скорости снашивания зубов таково, что определить возраст отдельной особи с точностью меньше 1 месяца оказывается практически невозможным. Если же сравнивать группы особей, то этот же метод определения позволит с полной достоверностью определить возраст группы с точностью до 10 дней: различия средней длины корня или средней высоты коронки зубов животных, отличающихся в 10 дней, статистически достоверны.

Средний показатель группы (группы, а не популяции) представляет для эколога наибольший интерес. В разобранном нами примере он создает возможность оценить скорость роста животных обследуемой популяции; обнаружить различия в скорости роста животных, выросших в разных условиях; установить корреляцию между скоростью роста и скоростью развития различных физиологических систем (прежде всего — скоростью полового созревания); определить ретроспективно время рождения не только первого, но и второго поколения животных, и установить различия в характере их развития и т. п.

Метод группового анализа создает предпосылки для использования в целях характеристики популяции таких признаков животных, которые, в силу относительно высокого варьирования, для оценки отдельных особей не могут найти себе широкого применения.

Эта особенность метода определяется подходом к анализирующему материалу. *Оценка признака производится путем изучения кривых его распределения в популяции.*

Для примера воспользуемся тем же случаем с определением возраста. Можно изучить скорость стирания зубов в условиях эксперимента и на этой основе создать эталоны — установить соответствие между высотой коронки зуба и возрастом животных. Однако, так как в разных популяциях скорость снашивания зубов различна (так же, как и в пределах одной популяции, но в разные годы), то фактически для каждой популяции надо было бы создавать свою школу эталонов. В большинстве случаев это практически невозможно.

Построив кривую распределения признака (в данном случае высоты коронки), мы легко обнаружим, что она распределяется на группы. Соответствие этих групп возрастным группам легко может быть установлено. Зная начало размножения, выход молодых из нор и некоторые другие детали из жизни популяции,

которые без особого труда могут быть установлены, можно с очень большой точностью определить конкретное значение избранного показателя в данной популяции.

Сознательное использование метода группового анализа значительно расширяет возможности изучения природных популяций животных.

О допустимой точности отдельных определений и о создании специфических методов оценки физиологических и морфологических особенностей животных в природных условиях

Необходимость дать характеристику группе животных не может не отразиться и на методических требованиях, предъявляемых при изучении отдельных особей.

При этом особо важным представляется следующее:

1. Обследование отдельных особей в преобладающем числе экологических исследований не самоцель, а средство познания особенностей определенной группы животных. Отсюда специфические требования эколога к точности отдельных определений.

2. Для эколога представляют ценность только такие наблюдения, которые правильно отражают особенности животных в их естественной среде обитания.

Эти положения влекут за собой принципиальные соображения, касающиеся техники эколого-физиологических исследований. Допустимая ошибка при характеристике отдельной особи определяется ее возможным влиянием на характеристику группы. Это очень важно и заслуживает некоторого внимания. Определение (измерение) признака, изменяющегося в течение короткого периода под влиянием самых разнообразных причин, с точностью, допускаемой современными приборами, часто бессмысленно.

Большинство рептилий растет со скоростью около 2 см в год. Для того, чтобы уловить сезонные колебания скорости роста отдельных особей, необходимо проводить измерение с максимальной точностью (до долей миллиметра), но для характеристики группы особей из природных популяций такая точность ни к чему.

У большинства видов грызунов наблюдается сезонная изменчивость скорости роста. Для ее изучения в условиях эксперимента периодические измерения животных должны проводиться с величайшей точностью, но в иных условиях в этой точности нет необходимости.

В условиях неволи начало беременности самок грызунов улавливается по незначительному, но очень равномерному увеличению веса. Более того, остановка в прибавке в весе говорит о нарушении нормального процесса беременности. Поэтому беременных самок в условиях эксперимента имеет смысл взвешивать с точностью до долей грамма, но для взвешивания грызунов из природных популяций это лишено смысла. Подобных примеров можно было бы привести много, они известны каждому зоологу.

Приведенные здесь соображения могут вызвать серьезные возражения. Не есть ли эта попытка теоретического обоснования неточности в работе? Это серьезное возражение, и должны быть основательные причины для того, чтобы пойти на риск его получить.

Мы настаиваем на отсутствии необходимости проводить отдельные измерения (определения) с точностью, допускаемой современными приборами и современной техникой исследования, не для того, чтобы освободить исследования от ненужной работы (с этим можно было бы мириться), а потому, что она закрывает многочисленные пути анализа популяций, в некоторых случаях оказываясь вредной.

Это положение, дискуссионность которого мы отлично сознаем, попытаемся проанализировать на ряде конкретных примеров.

Когда мы имеем дело с определением простейших (преимущественно морфологических) характеристик животного, различная степень точности наблюдений связана только с несколько различной затратой времени. Измерить ли длину тела с точностью до 1 мм или до 5 мм — это вопрос времени.

Совсем иначе обстоит дело в тех случаях, когда речь идет об определении некоторых физиологических, биохимических и т. п. характеристик животного.

Содержание витамина А в органах животных — важнейший показатель их физиологического состояния. Однако точное определение содержания витамина А в тканях требует настолько сложного оборудования и настолько продолжительного времени обработки отдельных проб, что его применение для анализа природных популяций полностью исключается. Если же по роду работы определение содержания витамина в тканях совершенно необходимо, исследователь будет поставлен перед неизбежностью доставки материала в лабораторию и ограничиться обследованием небольшого количества животных.

Есть, однако, и другой путь — воспользоваться упрощенным методом количественного определения витамина. Метод этот менее точен, он дает вполне надежные результаты, но в пределах ошибки до 10%. Пользуясь им, мы получаем возможность обследовать большое количество животных, позволяющее сравнивать содержание витамина у различных видов, у разных популяций, в различном возрасте, в разные сезоны года и т. д.

Таким образом, возможности для исследования неизмеримо расширяются, а зная погрешность методики, нетрудно определить достоверность наблюдаемых различий между сравниаемыми группами животных. Если же следовать по линии использования наиболее точного метода, то число обследованных животных будет до минимума сокращено (тем самым сокращен и круг вопросов, который может быть исследован), и, что самое главное, исследоваться будут животные, перенесенные из естественной среды обитания в лабораторию, а предвидеть происходящее при этом

изменении в большинстве случаев совершенно невозможно. Таким образом, стремление к максимальной точности отдельных определений может привести к крайней неточности характеристики группы животных.

Возьмем другой пример. Для решения ряда экологических вопросов крайне важным бывает изучить влияние различных условий на температуру тела животных, например, птиц. Безупречное определение температуры тела птиц возможно только в лабораторных условиях (с предварительным приучением птицы к новым условиям). Ясно, что изучение суточной динамики температуры тела птицы в естественных условиях при таком подходе к делу невозможно. Измерять температуру тела у птиц пойманых (немедленно после поимки) также нельзя, так как совершенно невозможно учесть, как отражается нервное возбуждение птицы на температуру ее тела.

Остается последнее — измерять температуру тела убитых птиц. На первый взгляд такое предложение кажется невероятным, ведь температура тела убитого животного быстро падает. Более глубокое изучение вопроса показало, что это не так. Оказалось, что в течение 2 минут температура тела даже мелких птиц падает только на доли градуса, а этой точности оказывается достаточно для того, чтобы уловить суточные колебания температуры тела птиц, ее зависимость от деятельности птицы (постройка гнезда, выкармливание птенцов, поиски корма и т. п.), от влажности и температуры потребляемого корма и т. д.

Получение такого рода данных значительно расширяет наши возможности изучения экологии птиц, и вопрос в целом значительно упрощается. Вместо решения очень сложной и технически, и биологически задачи — как создать птице в неволе такие условия, которые позволили бы на основе изучения динамики температуры ее тела в эксперименте судить о том, что происходит в природе — надо решить задачу более простую: какую технику следует применить для измерения температуры тела мертвой птицы в течение 2 минут после отстрела. Такая техника действительно была очень быстро разработана (M. Yozefik, 1959)¹, и таким образом открыт путь к решению нового и очень интересного круга вопросов. Мы умышленно задержались на этом примере, ибо он иллюстрирует интересную подробность в развитии экологических методов исследования.

Начало изучению температуры тела птиц было положено уже более 30 лет тому назад. Казалось бы, чего уж проще — измерять температуру тела убитых птиц. Этого, однако, не было сделано (если не считать нескольких попыток, носивших случайный характер). Почему? Нам кажется, потому, что экологи находились в плену чисто физиологических представлений о необходимой точности отдельных определений, а физиологи работали своими

¹ M. Yozefik. Metodyka pomiarow termicznych u ptakow w ich naturalnym srodowisku. Ekologia polska, B. 5, №. 1, 1959.

методами и не могли, естественно, учесть специфические интересы экологов.

Развитие экологической физиологии требует разработки специальных методов оценки физиологического состояния животных в природе, методов, допускающих сбор массового материала, позволяющих дать популяции столь же разностороннюю физиологическую оценку, какая сейчас может быть ей дана только с морфологической точки зрения.

Важной предпосылкой к созданию такого рода методик являются разумные представления о необходимой точности отдельных определений, сознательный подход к оценке достоверности полученных данных, учитывающий, что точность отдельных измерений — лишь один из элементов, определяющих эту достоверность.

Мы позволим себе упомянуть некоторые вопросы, решение которых значительно продвинулось бы вперед в результате создания новых методов исследования.

Нет сомнения, что разработка точной методики определения гемоглобина и эритроцитов у убитых животных возможна. В зависимости от способа умерщвления и последующего содержания трупа кровь животных изменяется с различной скоростью. Эти изменения можно учесть, и использовать для гематологической характеристики популяций животных богатый материал, взятый непосредственно в природе. При этом (подчеркнем особо) характеристика популяции будет более точной, чем та, которая может быть ей дана на основе суждения по наблюдениям, проведенным в условиях эксперимента.

Очень многое может дать разработка приспособленных к запросам экологии методик определения содержания различных витаминов и микроэлементов в тканях животных. Возможно, что здесь встретится необходимость консервации тканей животных, добывших в природе, откладывая их анализ на период камeralной обработки. То же самое справедливо и в отношении таких крайне важных для оценки экологических особенностей животных показателей, как содержание гликогена в печени, активность деятельности важнейших желез внутренней секреции, интенсивность жирового или минерального обмена, потребность в различного типа кормах.

Развитие экологической физиологии требует разработки специальных методов оценки физиологического состояния животных. Тогда она станет экологической не только по своей направленности, но и по подходу к проблеме и по объекту изучения (популяции).

Физиологическая экология только тогда станет экологией в точном смысле этого слова, когда она будет вооружена специфическими методами исследования, позволяющими оценивать физиологические особенности природных популяций животных с уч-

том биологической разнокачественности составляющих популяцию групп животных, возрастных, стадийных (находящихся на различных стадиях генеративного цикла), генерационных (время рождения), микропопуляционных и др.

Для разработки этих методов важнейшее значение имеет преодоление определенного психологического барьера, заключающегося в неправомерном перенесении установившихся представлений о допустимой точности отдельных измерений из физиологии в экологию.

Метод индикаторов

Разработка специфических эколого-физиологических методик даст возможность оценить физиологическую специфику популяций, что обычными методами физиологии сделать невозможно. Однако столь же несомненно, что существует ряд важных показателей физиологической специфики организма, которые не могут быть определены в природе во время обычной для вида деятельности.

К числу таких показателей относится, например, интенсивность газообмена — признак, наиболее часто используемый в эколого-физиологических исследованиях. Можно очень точно определить основной обмен определенного вида, изучить изменение интенсивности газообмена в зависимости от температуры, от возраста и пола животного, от предшествующего содержания животного и его физиологического состояния (с любой степенью детализации). Однако определить непосредственно интенсивность газообмена птицы в полете, оленя на бегу, ондатры при нырянии, волка, преследующего добычу, крота во время рытья ходов и т. п. практически невозможно, в особенности, если помнить, что оценка всех этих показателей должна проводиться с учетом возраста, пола и других особенностей животных. Моделирование же всех этих условий очень сложно и всегда оставляет место для сомнений.

В условиях эксперимента мы устанавливаем, что в равных условиях обский лемминг характеризуется более низким уровнем газообмена, чем узкочерепная полевка (*Microtus gregalis major*), и легко связываем эти их отличия с особенностями их шерстного покрова. Но привычными методами физиологии невозможно установить, у кого из этих видов газообмен выше в природе: у узкочерепной полевки в ее глубоких, сухих и теплых норах, или у леммина, прокладывающего свои ходы во влажной моховой подстилке. Отсюда следует, что необходима методика, которая давала бы возможность оценки интенсивности важнейших протекающих в организме процессов по косвенным показателям. Такого рода методику мы предложили называть методом морфо-физиологических индикаторов. Дальнейшие исследования показали, что принцип индикаторов может быть применен и для

изучения ряда других вопросов. Очень трудно, а часто просто невозможно непосредственными наблюдениями в природе характеризовать такие стороны жизнедеятельности животных, как скорость роста, напряженность жизнедеятельности организма в связи с сезонными изменениями во внешней среде, обеспеченность животных основными и дополнительными питательными веществами и т. п. Посмотрим, в какой мере метод индикаторов может быть полезен для изучения некоторых важнейших сторон жизни животных в природных условиях.

Скорость роста. Важнейший показатель условия существования животных. Приблизительная оценка его у животных-эфемеров может быть произведена путем сопоставления размеров и возраста. Для животных со строго фиксированными наследственностью размерами (большинство крупных млекопитающих, птицы), а также для ряда групп, рост которых подвержен резким колебаниям в зависимости от условий среды, этот метод, естественно, непригоден. Основой для более точного представления о скорости роста животных обследуемой популяции могут служить закономерности соотносительного роста частей тела. Изменения абсолютной скорости роста животного сопровождаются изменением относительных размеров отдельных частей тела (даже при сравнении животных строго одинаковых размеров) — черепа, лап, хвоста, некоторых дименсий черепа и т. п. Зная возраст животного, его размеры и пропорции, можно с большей точностью определить скорость его роста, а следовательно и условия развития. Для хорошо изученных групп этот метод может быть использован даже в суждении о скорости роста в разные периоды жизни животных.

Общее физиологическое состояние животных. Для суждения об общем физиологическом состоянии животных может быть использовано много различных показателей, более или менее сложных и точных. Здесь надо отметить особое значение одного из них — общего веса. При прочих равных условиях, *вес — лучший показатель состояния животных*, о чем свидетельствует и относительно незначительное варьирование его во вполне однородных группах животных из природных популяций. Между тем, определение веса еще не стало обязательным элементом экологических исследований, а весы — столь же обычным элементом научной экипировки эколога, как штангенциркуль.

Для того, чтобы полноценно использовать данные, характеризующие вес животных определенной популяции, для оценки их физиологического состояния, необходимо изучение сезонной изменчивости веса.

У одних видов наибольший вес наблюдается ранней весной перед размножением, у других — осенью перед уходом в спячку, у третьих — в начале зимы и т. п. У ряда форм изменчивость веса носит сезонный циклический характер: минимум и максимум веса падает на определенный период года.

В условиях лаборатории легко показать, что малейшее нарушение в условиях освещенности или обеспеченности кормами влечет за собой хорошо заметное нарушение нормальной кривой изменчивости веса. В природных условиях такие нарушения могут служить серьезным сигналом определенных нарушений в ритмике сезонных изменений условий существования или физиологического состояния животных.

Другим важным показателем общего физиологического состояния животных является их упитанность. Общая упитанность определяется обычно на глаз по наличию и обилию подкожного и внутреннего жира. При известном опыте оценка эта производится быстро и точно. Однако и в этом случае ее невозможно выразить в мере и числе, а следовательно, получаемый материал не может быть подвергнут биометрической обработке. Целесообразно, поэтому, в качестве показателя упитанности избирать признак, который может быть выражен количественно. Взвесить живородные запасы невозможно, но количество жира в определенных органах легко поддается точному определению. Установлено, например, что количество жира вокруг почек млекопитающих находится в соответствии с общими запасами резервного жира. Поэтому количество жира, окружающего почки, может быть использовано для этой цели. При этом сразу расширяются возможности для характеристики общей упитанности животных. Можно определить различия в упитанности самцов и самок, самок в состоянии беременности и лактации, в разные периоды линьки, перед и после миграции и т. п. Конечно, общее впечатление обо всем этом можно составить и на основе глазомерной оценки, но для более тонкого анализа популяций она уже непригодна. На глаз, например, невозможно определить, как отражается беременность на упитанности животных разного возраста и т. д.

Значительно труднее, чем резервы жира, определить резервы углеводов, концентрирующихся в мышцах и печени. Хорошим показателем их может служить вес печени (для сравнения могут быть использованы только животные одного пола и возраста). Показано, например, что у перелетных птиц максимальный вес печени наблюдается перед отлетом на зимовку. По мере продвижения к местам зимовок вес печени закономерно падает. Зная конкретное выражение этой закономерности для определенного вида, вес печени может быть использован в качестве показателя условий питания птицы во время перелета.

Обеспеченность витаминами. Обеспеченность животных витаминным кормом определяет их способность к интенсивному росту и размножению, определяет жизнеспособность популяции. Прямое определение обеспеченности животных витаминами в природных условиях невозможно. Даже анализ содержания витаминов в основных кормах мало чем может помочь в этом отношении, так как потребность в витаминах животных различного физиологического состояния неодинакова.

Для тех витаминов, которые резервируются в организме, метод индикаторов может дать хорошие результаты. Определяя содержание, например, витамина А в печени животных, мы получаем материал для точного суждения об удовлетворении потребности в нем животных различного возраста, находящихся на различных стадиях генеративного цикла, разных микропопуляций и т. п.

Поиски простых методов определения обеспеченности животных различными витаминами и в особенности микроэлементами обещают быть чрезвычайно перспективными.

Напряженность жизнедеятельности организма в связи с сезонной сменой условий среды. Исследования группы английских и немецких зоологов показали, что повышение напряженности жизнедеятельности животного влечет за собой ряд характерных изменений в составе крови, деятельности эндокринных желез (надпочечников), содержания сахара в крови, запасов гликогена в печени. Изменение этих показателей может служить сигналом неблагоприятного изменения условий существования вида и подсказать дальнейшие пути изучения его особенностей.

Оценка кормовой базы. Недостаток корма далеко не всегда может быть установлен непосредственно, а оценка полноценности кормовой базы по ходу размножения животных запаздывает и в силу этого не может иметь практического значения. Изменение веса животных, как уже указывалось,— хороший показатель изменения в обеспеченности кормами, но часто оказывающийся недостаточным при качественном обеднении кормовой базы, а главное, он обычно обнаруживается при далеко зашедшем недоедании. При этом оценить влияние данной кормовой базы на различные группы животных прямым методом совершенно невозможно.

Недоедание животных сказывается на их морфо-физиологических показателях. Примером может служить падение некоторых гематологических показателей (гематокрит, количество гемоглобина и эритроцитов, содержание протеинов в плазме и др.). Таким путем голодание животных может быть обнаружено на самых первых этапах, и, что самое важное, полученный материал даст основание для суждения о влиянии определенного сочетания факторов на животных разного возраста, пола, генеративного состояния и т. п.

Отметим, что недостаток влаги в корме, также ведущий к понижению количества эритроцитов и гемоглобина, (в тех пределах, конечно, когда он не ведет к обезвоживанию организма) может быть легко установлен, так как низкая концентрация красной крови сочетается в этом случае с относительно высоким содержанием протеинов в плазме. С другой стороны, анемия, вызванная инфекционными факторами, исключается изучением скорости оседания эритроцитов и количеством лейкоцитов.

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ

Методы изучения возрастной структуры популяции естественно разбиваются на две группы: методы определения возраста и методы количественной оценки соотношений различных возрастных групп в популяции.

Определение возраста не может считаться специфически экологической задачей, но имеет для развития экологии особое значение. С другой стороны, даже крупные возрастные этапы в развитии отдельных видов не находят освещения ни при характеристике их морфологических особенностей, ни в фаунистических сводках.

Ограничимся одним примером. При характеристике видов в основных руководствах по фауне нашей страны мы найдем указания на совершенно второстепенные детали их образа жизни, но не сможем узнать, когда происходит смена зубов даже у самых обычных форм. Уже поэтому разработка методов определения возраста животных становится важной задачей экологии.

Нам нет здесь нужды останавливаться на многочисленных специальных методах определения возраста различных групп и видов. Подчеркнем лишь одно принципиальное обстоятельство. Любая методика определения возраста должна учитывать изменчивость возрастных показателей животных в зависимости от внешних условий. Поэтому наиболее пригодными для экологических целей следует признать такие методики, которые не требуют эталонов, а дают возможность оценить возрастный состав популяции исходя из кривых распределения признака (подробнее см. выше).

Из требования равномерного представительства различных возрастных групп в популяции вытекает необходимость применения разнообразных орудий лова для сбора материала, так как животные разных возрастов попадают в ловушки различных типов по-разному. Наибольшее значение имеет это обстоятельство при изучении мелких млекопитающих, так как при сборе крупных млекопитающих, амфибий, рептилий и птиц, когда основной метод сбора материала — активный отлов или отстрел животных, нарушение естественного соотношения различных возрастных групп — явление несравненно более редкое.

При сборе грызунов и мелких насекомоядных необходимо применение возможно более разнообразных методов отлова: раскопка нор, отлов в ловчие канавки, ловчие сосуды, применение капканов (№ 00 и 0), давилок и т. п. С другой стороны, необходимо строить отлов таким образом, чтобы он давал представление о популяции, а не об отдельных микропопуляциях.

Эта мысль может быть легче всего понята на простом примере. В конце лета в сельскохозяйственных районах страны многие виды грызунов сосредоточиваются на посевах зерновых культур. Здесь их численность значительно выше, чем в других биотопах. Однако выселяются на поля преимущественно молодые особи

(у разных видов и в разных районах в различном соотношении). Поэтому суждение о возрастном составе популяции на основании облова преимущественно этих угодий даст совершенно искаженную картину соотношения различных возрастных групп в популяции.

Мы остановились с некоторой подробностью на этом вопросе, так как уверенность в объективном отражении возрастного состава популяции в пробе открывает пути для решения очень важных и весьма мало изученных вопросов. Важнейшее из них: изучение смертности животных в различном возрасте; число поколений в популяции; скорость полового созревания и плодовитость животных, родившихся в различное время года, скорость роста в разные периоды года и др. Все эти и ряд других вопросов сделались доступными для изучения в последние годы благодаря совершенствованию техники обследования животных, позволяющих восстановить «биографию» отдельных особей с очень большой степенью точности.

Установленный возраст говорит о времени рождения животного; в сопоставлении с размерами и пропорциями тела, позволяет судить о скорости роста в отдельные периоды жизни. Эмбрионы и пятна в матке свидетельствуют о характере участия в размножении, сопоставление числа темных тел с количеством эмбрионов различных размеров позволит составить представление о смертности на различных стадиях развития, а данные, характеризующие изменение соотношения полов у эмбрионов разных размеров (при определении пола эмбрионов на ранних стадиях развития используется гистологическая техника), — о дифференциированной смертности животных разного пола. Размеры органов, некоторые гематологические показатели, состояние надпочечников, содержание витамина А и гликогена в печени (а также и вес самой печени), позволяют с очень большой степенью точности оценить условия, в которых проходит развитие животных.

Все эти методы, которые мы, в соответствии с нашей задачей, лишь упоминаем, а не описываем, позволяют составить более полное представление об образе жизни животных определенного вида. Однако, будучи спроектированными на определенные возрастные группы животных, они помогают воссоздать биографию популяции, восстановить динамику возрастной структуры популяции и, что самое главное, изучить причины, ее определяющие.

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ТОПОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ

Суждение о распределении вида по территории создается на основании визуальных наблюдений, пробных отловов или отстрелов.

Структура поселений имеет очень большое значение и при использовании запасов полезных животных и при борьбе с вре-

дителями. Это уже давно было понято специалистами в области охотоведения и защиты растений, что имело следствием хорошо и подробно разработанную методику изучения топографической структуры популяций большинства видов, основанную на непосредственных наблюдениях. Однако любая степень разработанности и совершенствования этих методик не может дать точного представления о величине индивидуальных участков в ее зависимости от внешних условий, о характере миграций животных, о формировании так называемых брачных групп у полигамов и других вопросов, связанных с анализом распределения животных по территории.

В последнее время эти вопросы начали успешно разрабатываться при помощи маркировки животных и последующего их отлова. Эта методика позволила установить новые закономерности в характере распределения животных по местности. Даже в том случае, когда вторичный отлов производится не живоловушками, метод может дать очень много. Маркировка крота, например, позволила установить размер индивидуальных участков зверька в зависимости от пола и возраста, степень использования ходов различных типов, значение различных преград при расселении животных и некоторые другие вопросы.

Недостаток методики заключается в том, что суждение о характере освоения животными территории и их передвижениях создается на основе повторных отловов. Это ограничивает методику группой видов, хорошо идущих в живоловушки и заставляет сопровождать проводимые наблюдения контрольными экспериментами, позволяющими установить, как влияет знакомство с ловушкой на повторный отлов. Поскольку результаты этих опытов находятся в зависимости от вида животных, типа ловушек и условий наблюдений, для получения вполне достоверных результатов этот метод оказался достаточно трудоемким и, несмотря на его очевидную перспективность, не нашел применения к большой группе животных, изучение закономерностей распределения которых по местности особенно важно (различные куницы, лисица, песец, землеройки, косуля и другие копытные и т. д.).

Возможности метода могут быть в значительной степени расширены, если в целях маркировки пользоваться радиоактивными изотопами. Первые опыты в этом направлении дали обнадеживающие результаты. Преимущество маркировки изотопами заключается в том, что для самой маркировки нет нужды отлавливать животное, достаточно, чтобы животное взяло подкормку, меченую изотопами. Наблюдение за передвижением животных (по крайней мере, в первый период) проводится путем определения радиоактивности экскрементов. Преимущества применения радиоизотопов становятся, таким образом, совершенно очевидными.

Разработка метода находится еще в самом начале. Необходимо подобрать изотопы с достаточно большим периодом полу-

распада, длительное время выделяющиеся через кишечник. При этом маркировка должна проводиться таким образом, чтобы обеспечить не только полную безопасность для человека, но и полную безвредность для животных. Большие перспективы метода заставляют думать, что его разработка совместными усилиями радиобиологов и экологов в высшей степени целесообразна.

МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ АБСОЛЮТНОЙ ЧИСЛЕННОСТИ

Методам определения численности животных (учеты численности) и изучению ее динамики посвящено очень много работ. Поэтому остановимся здесь лишь на некоторых принципиальных сторонах этого вопроса.

Относительное обилие вида почти всегда может быть определено с желательной степенью точности, абсолютное же его количество на больших площадях, как правило, не может быть оценено даже с очень большим приближением. Между тем определение абсолютной численности имеет исключительное практическое и теоретическое значение. Оно является главной предпосылкой научного планирования промысла любого вида и дает возможность оценить роль отдельных видовых популяций в обмене энергии в биоценозе.

Все методы абсолютного учета имеют в своей основе один принцип: прямо или косвенно определяется число особей вида на небольшой площади и полученные данные экстраполируются на территории целых районов и областей. Этот принцип и в дальнейшем будет играть очень существенную роль при решении отдельных вопросов, но с каждым годом становится яснее, что в основу определения численности большинства видов он не может быть положен.

Несколько утрируя, следует сказать, что он совершенно не пригоден для определения подавляющего числа промысловых видов, т. е. как раз тех, изучение динамики численности которых особенно важно в хозяйственном отношении и, поскольку промысловые виды в преобладающем большинстве случаев являются доминирующими членами биоценозов, представляет наибольший интерес в теоретическом отношении. Не случайно, конечно, оценки абсолютной численности отдельных видов, проведенные различными лицами, отличаются на порядок величин, и еще не редки случаи, когда объем планируемых заготовок вида во много раз превосходит его общую численность. Поэтому поиски новых, более совершенных и менее трудоемких методов абсолютного учета численности важнейших видов — одна из первоочередных задач экологии.

Один из таких методов, нашедших уже применение в рыбном хозяйстве, основан опять-таки на применении маркировки. Суть его заключается в следующем. Маркируется определенное число животных (a) и выпускается. Через определенный промежуток

времени каким-либо неизбирательным методом проводится вторичный отлов. При этом вылавливается какое-то число (n) особей, среди них маркированных — r . На основании простейших логических построений заключаем, что общее число животных в районе облова во столько раз больше отловленных животных, во сколько a больше r .

В настоящее время этот метод подвергся уже значительному совершенствованию и детализации, что дает возможность (по крайней мере, для ряда видов) применять его с учетом естественной смертности маркированных животных и их возможной эмиграции. Нет сомнения, что применение методов учета абсолютной численности животных, основанных на указанном принципе, является существенным шагом вперед в развитии экологических методов исследований. Он, однако, не свободен от ряда недостатков, связанных с трудностью маркировки и повторных отловов в условиях, позволяющих сделать поправку на исчезновение животных из района выпуска. Поэтому крайне важным является разработка метода, в основу которого положены результаты относительного учета численности (материалы промысла) и основные сведения, характеризующие биологические особенности популяции.

Реальность такой постановки вопроса доказывается следующими соображениями.

Промысел понижает численность популяции на какую-то определенную и известную нам величину (c). Если естественная смертность животных в период промысла низка, то эта величина c равна разности исходной и конечной численностей опромыщляемой популяции ($c = x - y$). С другой стороны, соотношение абсолютных численностей в начале и конце промыслового периода равно отношению относительных численностей

$$\left(\frac{x}{y} = \frac{x_1}{y_1} \right),$$

где x и y — абсолютные численности,

x_1 и y_1 — относительные.

После ряда преобразований получаем

$$x = \frac{c}{1 - \frac{v_1}{x_1}}.$$

Биологический смысл этой формулы ясен без всяких пояснений. Обладая совершенными методами относительного учета численности, абсолютную численность промысловых животных можно легко определить. Так как разработка методов относительного учета — задача несравненно более простая, чем разработка методов абсолютного учета, то и вся задача в целом значительно упрощается.

Более того, так как производительность труда охотника (с учетом конкретных условий промысла) также является своеобразным методом относительного учета, то данные, характеризующие производительность промысла в начале и в конце периода, и общая сумма заготовок за этот период вполне могут быть использованы для вычисления абсолютной численности животных.

Реальность такой постановки вопроса проверена нами на батом материале В. Н. Павлинина (рукопись, 1950) по кроту Урала. Проводим несколько вариантов расчетов абсолютной численности кротов на основе анализа их промысла.

Первый вариант. Охотник Попов добыв с 21 июля по 15 августа 1946 года в районе речки Шайтанки (Средний Урал) 1372 крота. В начале промысла имеющимися у охотника капканами он добывал 135 кротов в сутки (среднее за 5 дней), в конце — 52 крота (среднее за 5 дней). Пользуясь нашей формулой, вычисляем численность кротов в начале и конце периода.

$$x = \frac{1372}{1 - \frac{52}{135}} = 2210; \quad y = 838.$$

Мы имеем возможность проверить степень достоверности полученных величин. Для этого необходимо вычислить численность популяции, исходя из числа добытых кротов и их попадания в капканы в различные календарные сроки.

Второй вариант. С 21. VII по 5. VIII охотник добыв 839 кротов. В конце периода он добывал ежедневно 78 кротов.

$$x = \frac{839}{1 - \frac{78}{135}} = 2000; \quad y = 1161.$$

Третий вариант. С 5. VIII по 15. VIII охотник добыв 429 кротов. В конце периода он добывал ежедневно 52 крота.

$$x = \frac{429}{1 - \frac{52}{78}} = 1210; \quad y = 781.$$

Сопоставим полученные данные в виде таблички.

Численность опромышляемой популяции в разные сроки	Варианты вычислений		
	первый	второй	третий
21.VII—25.VII	2210	2000	—
1.VIII—5.VIII	—	1160	1210
11.VIII—15.VIII	838	—	781

Мы видим, что различные варианты вычислений дают весьма близкие результаты, а это свидетельствует о возможности использования метода расчетов абсолютной численности животных на практике.

В том случае, когда период промысла совпадает с периодом активизации молодых животных, метод расчетов по понятным причинам не может быть применен, но он может быть использован для определения численности взрослых животных.

Тот же охотник Попов в том же районе добыв с 29. VI по 8. VII 1946 г. 226 взрослых кротов. Ежедневная добыча их на 100 капканов составляла 29—30. VI—13,5; 4—5. VII—6,5; 7—8. VII—3,3.

Пользуясь нашей формулой, получаем следующие данные по указанным в первом примере вариантам вычислений.

Численность взрослых кротов в разные сроки	Варианты вычислений		
	первый	второй	третий
29—30. VI	298	278	—
4—5. VII	—	131	161
7—8. VII	72	—	82

Как видим, и в этом случае результаты различных вариантов расчетов оказались очень близкими.

На результатах расчетов может отрицательно сказаться повышенная естественная смертность и миграции животных. Поэтому желательно пользоваться данными за относительно незначительные отрезки времени (порядка нескольких недель); за этот период естественная смертность существенно повлиять на результаты расчетов не может. Для того, чтобы избежать влияния миграций, необходимо, чтобы данные, характеризующие производительность труда охотника, относились бы к возможно большей территории. Организация подобных наблюдений связана с известными затруднениями, но вполне возможна.

Совершенно естественно, что для сознательного применения методов расчетов (как, впрочем и любых других методов учета численности) необходимо знание биологии вида, в том числе и таких ее особенностей, как динамика возрастного состава популяций, интенсивность смертности животных разного возраста в разные сезоны и т. д. При этом условии создаются возможности для использования и менее полных материалов промысла для определения абсолютной численности вида.

Иллюстрировать подход к этому типу определения может конкретный пример из работы нашей лаборатории (В. С. Смирнов, 1959).

Изучалась абсолютная численность песцов на Ямале. Маркировка не производилась. Ее заменила естественная разбивка популяции на возрастные группы — прибыльных животных и их родителей.

Число «маркированных» животных неизвестно, но известна плодовитость (по пятнам в матках взрослых самок), известно,

следовательно, количественное соотношение молодых и взрослых перед промыслом (I_0). Анализ возрастных соотношений добываемых охотниками песцов показывает, что молодняк попадает в промысел в значительно большей пропорции по сравнению со взрослыми, чем рождается (I_{np}). Констатируется закономерная избирательность добычи молодых песцов. Ее результатом является относительное обеднение младшей возрастной группы к концу промысла (I_1). Поэтому в следующий промысловый сезон эта возрастная группа добывается уже в меньшем количестве, чем следовало ожидать, исходя из плодовитости ее родителей. Поскольку известно общее число добытых в сезон охоты животных и возрастной состав их, может быть вычислено количество избыточно (избирательно) добытых молодых. Степень же обеднения этой возрастной группы к концу промысла (или, в данном случае, к началу следующего промыслового сезона), по сравнению с первоначальной относительной численностью ее, а также абсолютное количество избирательно добытых животных, позволяют вычислить абсолютную численность как этой возрастной группы, так и группы родителей, т. е. абсолютную численность промыслового стада как перед промыслом, так и после него. Приведенные примеры показывают, что анализ материалов промысла может быть использован для определения абсолютной численности животных, содействуя тем самым более глубокому изучению экологии популяций наших важнейших видов.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Термин «экспериментальная экология» часто применяется в качестве синонима «физиологической экологии». Это обусловлено тем, что взаимосвязь физиологических особенностей животных с их образом и условиями жизни с наибольшей полнотой может по понятным причинам быть изучена в условиях эксперимента. Мы уже упоминали, что перспективы развития экологической физиологии заключаются в изучении физиологической разнородности популяций (включая и сезонную изменчивость физиологических признаков животных), создающем основу для правильного понимания собственно экологических явлений и процессов. Под экспериментальной экологией целесообразно понимать их моделирование в условиях эксперимента в целях изучения причинной связи между экологическими явлениями.

Полевая экология показывает, что у целого ряда видов, дающих несколько пометов в год, число молодых в помете закономерно падает от весны к осени. Феноменология этой закономерности для целого ряда видов изучена очень полно, но безупречное ее объяснение не может быть дано только на основе наблюдений в природе, так как от весны к осени происходит закономерное изменение целого ряда факторов (длина светлого времени суток, состав кормов, содержание в них витаминов, влажность корма

и т. д.). В условиях эксперимента на животных, разводимых в вивариуме, действие каждого из этих факторов может быть изучено изолированно, и их роль в развитии интересующей нас закономерности соответственно оценена.

Из многочисленных наблюдений известно, что некоторые виды мелких млекопитающих достигают половой зрелости не раньше первой зимовки. Имеются косвенные данные, позволяющие думать, что это связано с гонадостимулирующим действием низких температур. Проверить это принципиально важное положение может только эксперимент.

На севере метаморфоз лягушек, несмотря на низкие температуры, происходит в очень сжатые сроки. Только экспериментальным путем можно решить, связано ли это со специфическими особенностями северных популяций, или вызывается специфическими особенностями условий существования на севере.

Перенаселенность в природе связана с рядом морфо-физиологических изменений животных, известных под названием синдрома адаптации (гиперфункция надпочечников, изменения в содержании лейкоцитов и сахара в крови, истощение запасов гликогена и т. п.). Однако наблюдениями в природе практически невозможно установить, связано ли это с увеличением внутривидового контакта, или истощением кормовой базы, или с воздействием комплекса факторов. Экспериментальное изучение всех этих вопросов поможет лучше понять явления, происходящие в природе, и, следовательно, создает предпосылки для управления ими, что и является в конечном итоге основной задачей экологии. Более того, в условиях эксперимента удается показать, что сложнейший комплекс реакций, связанный с синдромом адаптации при одних и тех же условиях протекает по-разному в зависимости от генетических особенностей обследуемой группы животных. Подобные обобщения, безусловно, поднимают экологию на более высокий уровень, связанный с более глубокой оценкой специфичности популяции.

В развитие этого положения следует отметить, что не только для систематики, но и для экологии представляет исключительный интерес знание факторов, формирующих фенотип животных определенных видов, и умение оценить роль внешних условий и генетических особенностей данной популяции в формировании ее характерного облика. Все эти важнейшие вопросы — область экспериментальной экологии.

Как уже подчеркивалось, новейшие наблюдения показывают, что, наряду с хорошо изученным генетически обусловленным полиморфизмом, для популяций характерна и генетически обусловленная физиологическая разнокачественность животных. Ее изучение без помощи экспериментальных методов практически невозможно.

Сказанное здесь, конечно, ни в коей мере не претендует на исчерпывающий перечень специфически экологических вопросов,

подлежащих изучению в условиях эксперимента. Мы показываем лишь, что имеется целый ряд разнообразных вопросов, имеющих для развития экологии принципиальноё значение, которые без помощи экспериментальных методов решены быть не могут. Более того, причинный анализ большинства принципиальных проблем экологии требуют комплексного решения: полевого и экспериментального. Для экспериментальной экологии характерна постановка проблем, непосредственно вытекающих из наблюдений в природе, чем определяется их жизненность и практическая направленность.

Развитие экспериментально-экологического метода требует хороших вивариумов, позволяющих моделировать основные экологические явления, наблюдающиеся в природе. Это не только условие для нормальной экспериментальной работы эколога, но и критерий нормального состояния вивария.

Если плодовитость животных в вивариуме соответствует плодовитости животных в природе и ее сезонная цикличность совпадает с тем, что наблюдается в природе, если рост молодняка и его развитие существенно не отличается от его роста и развития в природных условиях — это может служить гарантией того, что лабораторная колония действительно может служить моделью природной популяции.

О ЗНАЧЕНИИ НОВЫХ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О НАУЧНОЙ СПЕЦИФИКЕ ЭКОЛОГИИ ДЛЯ ПРАКТИКИ И ТЕОРИИ

В предыдущих разделах мы стремились показать, что известные изменения в понимании основных задач экологии вытекают из логики развития комплекса биологических дисциплин.

В заключение необходимо подчеркнуть, что эти изменения диктуются и потребностями практики, и задачами развития теоретических разделов биологии.

Любая отрасль народного хозяйства, имеющая дело с животными в природных условиях, связана с воздействием человека на их популяции. Это проявляется в тех случаях, когда конечной задачей хозяйственного мероприятия является воздействие на численность вида, и когда ставится задача изменить качество животных на определенной территории.

Численность вида данной территории — это численность его популяций, специфические особенности вида — это особенности его конкретных популяций. Поскольку хозяйственный эффект воздействия на популяцию прямо определяется ее специфичностью, практическая значимость ее изучения становится совершенно очевидной.

Воздействие на численность водяной крысы в условиях Западной Сибири, где в осенний период происходит массовый отход животных от водоемов и поселение их в самых разнообразных биотопах, и в условиях лесостепного Зауралья (географически соседние группы популяций), где отход от водоемов — крайне редкое явление, имеет в своей основе комплекс совершенно различных мероприятий.

Прогнозирование численности узкочерепной полевки в степной зоне (длительный период размножения, резко отрицательные влияния засух) и прогнозирование численности того же вида в тундре (подснежное размножение, более раннее половое созревание, повышенная плодовитость, отрицательное влияние летних заморозков и переувлажнения почвы) базируется на различных принципах.

Воздействие на качество соболя в условиях изолированной Пуровской популяции и соболя Среднего Урала может идти только принципиально различными путями.

Эти примеры, число которых могло бы быть бесконечно умножено, показывают, что воздействие на животных в природных условиях может быть эффективным только при учете специфики конкретных популяций.

В приведенных примерах сравниваемые популяции географически изолированы, их различия в значительной степени определяются географической изменчивостью животных. Та же закономерность проявляется, однако, и при сравнении локальных популяций в пределах одного физико-географического района.

Борьба с вредными видами полевок на посевах многолетних трав и на посевах зерновых ведется принципиально различными методами. В последнем случае особое значение имеет, в частности, система агротехники и проведение истребительных мероприятий в местах резерваций грызунов на неокультуренных землях.

Рациональное использование запасов белки в островных лесах лесостепной зоны и в лесах аналогичных типов, связанных со сплошными лесными массивами, основано на различных принципах.

Принципиально различны системы использования запасов песца в районах, в которых его благополучие всецело зависит от численности грызунов, и в тех, где его кормовая база в значительной степени пополняется выбросами моря. Более того, планирование заготовок песца в тех районах, где среди мышевидных грызунов резко доминируют лемминги, должно отличаться от принципов их планирования в тех районах, где в рационе песца серьезное место занимают другие виды: полевка Миддендорфа, узкочерепная полевка и др.

Отсюда можно сделать только один вывод: любое воздействие со стороны человека на животных в природных условиях — это воздействие на популяции.

В последние годы все чаще приходится слышать о необходимости управлять развитием животных в их естественной среде обитания. Это требование в значительной степени связано с перенесением некоторых понятий зоотехнии на те или иные отрасли промыслового хозяйства. Однако управлять развитием животных в природе можно только путем воздействия на популяцию.

Такая постановка вопроса подчеркивает необходимость точного определения и самого понятия *популяция* и разработки методов изучения конкретных популяций и определения их границ.

Первые два вопроса составили существо настоящего доклада. На третьем надо немного остановиться. Любое исследование животных в природе в какой-то степени основано на экстраполяции. На основе изучения животных в определенной точке судят об их биологических особенностях на большем или меньшем участке ареала вида. Представление о популяции как об элементарной природной совокупности животных создает научные основы для определения границ возможности экстраполяции. Мы убеждены в том, что экстраполяция любых особенностей животных (морфо-

логических, физиологических, экологических) возможна только в пределах популяции. Поэтому определение границ популяции приобретает первостепенное практическое значение. Руководящим принципом при этом мы считаем отмеченные выше основные особенности популяции.

Не меньшее значение имеет представление о популяции как о центральном объекте экологии, для разработки ведущих проблем теоретической биологии.

В настоящее время кажется общепризнанным, что основной (элементарной) единицей микроэволюционного процесса является популяция. В центре ряда исследований теоретической биологии находится изучение путей распространения признака в популяции. При этом учитывается, что тип динамики численности популяции в значительной степени определяет пути ее эволюционных преобразований. Однако этим, по существу, исчерпывается использование экологической характеристики популяции для анализа путей ее развития.

Между тем, можно быть уверенным, что все основные особенности популяции определяют возможности и перспективы ее эволюционных преобразований. Нельзя не помнить, что основная движущая сила эволюционного процесса — естественный отбор — работает не в аморфной массе особей, а в определенном структурном комплексе, особенности которого определяют и его эффективность, и направление. Поэтому изучение популяций имеет не только специальное, но и общебиологическое значение.

**СПИСОК НАУЧНЫХ РАБОТ СОТРУДНИКОВ
ЛАБОРАТОРИИ ЗООЛОГИИ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ
УФАН СССР ПО ВОПРОСАМ ЭКОЛОГИИ**

УЧЕНИЕ О ПОПУЛЯЦИИ

- Павлинин В. Н. О продолжительности жизни крота в естественных условиях по данным кольцевания. Природа № 12, 1949.
- Павлинин В. Н. Размножение и сроки промысла крота на Урале. Зоол. ж., т. XXXV, вып. 4, 1956.
- Павлинин В. Н. Первое совещание по охране природы Башкирии. Зоол. ж., т. XXXIX, вып. 4, 1960.
- Павлинин В. Н. О некоторых вопросах прогнозирования численности и планирования заготовок крота на Урале. Ж. «Охота и охотничье хозяйство» (в печати).
- Павлинин В. Н., Шварц С. С. Мышевидные грызуны Урала. вердлгиз, 1953.
- Павлинин В. Н., Шварц С. С. Теоретические основы построения прогнозов численности мышевидных грызунов. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 7, Свердловск, 1957.
- Павлинин В. Н., Шварц С. С. Указания по учету и прогнозу численности мышевидных грызунов в условиях лесостепного Зауралья. Изд. УФАН СССР, Свердловск, 1957.
- Павлинин В. Н. Совещание по вопросам повышения численности и рациональном использовании запасов важнейших видов промысловых пушных зверей. Зоол. ж., т. XXVI, вып. 9, 1957.
- Смирнов В. С., Шварц С. С. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 18, Свердловск, 1959.
- Смирнов В. С. Белка-телеутка лесостепного Зауралья. Зоол. ж., XXXVI, вып. 6, 1957.
- Смирнов В. С. Определение возраста и возрастная структура популяции песца на Ямале. Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959.
- Смирнов В. С., Определение возраста и возрастные соотношения у млекопитающих на примере белки, ондатры и пяти видов хищников. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 14, Свердловск, 1960.
- Шварц С. С. Биология землероек лесостепного Зауралья. Зоол. ж., XXXIV, вып. 3, 1955.
- Шварц С. С., Павлинин В. Н. О поддержании жизненности у млекопитающих в природных условиях. Ж. общ. биологии, № 4, 1955,
- Smirnoff V. S., Schwarz S. S. Zur Physiologie und Population — dynamik der Bisamratte in der Wald-Steppe und in Hohem Norden. Zool. Lehrbücher, bd. 87, H. 4/5, 1959.
- Шварц С. С., Смирнов В. С. Сезонные изменения относительного веса надпочечников у млекопитающих в природных условиях. Докл. АН СССР, т. 115, вып. 6, 1957.

Шварц С. С. Биология размножения и возрастная структура популяций распространенных видов полевок на Крайнем севере. Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959.

Шварц С. С. Некоторые биологические особенности арктической бурозубки. Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959.

Шварц С. С. К экологии полевки Миддендорфа. Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959.

Шварц С. С., Покровский А. В., Копейн К. И. Сравнительное изучение некоторых биологических особенностей *Microtus gregalis*, M. g. таюг и их помесей. Зоол. ж., т. XXXIX, вып. 6, 1960.

Шварц С. С. Возрастная структура популяций млекопитающих и их динамика. Тр. Урал. отд. МОИП, вып. 2, 1960.

Шварц С. С. Роль желез внутренней секреции в приспособлении млекопитающих к сезонной смене условий существования. Тр. Урал. отд. МОИП, вып. 2, 1960.

ВОПРОСЫ АККЛИМАТИЗАЦИИ

Павлинин В. Н. Характеристика волосяного покрова тобольских соболей в связи с оценкой результатов выпусков восточных соболей в Свердловской области. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 18, Свердловск, 1959.

Павлинин В. Н. Очерк акклиматизации млекопитающих на Урале. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 18, Свердловск, 1959.

Павлинин В. Н. О путях реакклиматизации бобра на Урале. Сб. «Материалы 2-го совещания по охране природы на Урале», Пермь, 1960.

Павлинин В. Н. Расселение новых видов зверей на Урале. Сб. «В лесу», Свердловское книжное издательство, 1953 б.

Павлинин В. Н. Совещание по вопросам повышения численности и о рациональном использовании запасов важнейших видов пушных зверей Урала. Зоол. ж., т. XXXVI, вып. 9, 1957.

Павлинин В. Н. Целесообразно ли расселять баргузинских соболей. Ж. «Охота и охотничье хозяйство» (в печати).

Смирнов В. С. Притобольская белка-телеутка и возможности ее акклиматизации в лесах Урала. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 18, Свердловск, 1959.

Шварц С. С. Некоторые вопросы теории акклиматизации. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 18, Свердловск, 1959.

МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПУТИ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ К УСЛОВИЯМ СУЩЕСТВОВАНИЯ

Добринский Л. Н. Материалы к интерьерной характеристике птиц Субарктики. Тр. Салехардского стационара, вып. 1, Тюмень, 1959.

Ливчак Г. Б. Содержание аскорбиновой кислоты в почках полярных полевок и некоторые закономерности его изменения. Бюлл. Урал. отд. МОИП, вып. 1, 1958.

Ливчак Г. Б. Содержание аскорбиновой кислоты в почках полярных полевок. Тр. Салехардского стационара, вып. 1, Тюмень, 1959.

Ливчак Г. Б. Термотактический оптимум, химическая терморегуляция и содержание гликогена в печени полярных полевок. Тр. Ин-та биологии УФАН, вып. 14, Свердловск, 1960.

Ливчак Г. Б. Потребление кислорода, термотактический оптимум и содержание гликогена в печени полярных полевок. Тр. Урал. отд. МОИП, вып. 3 (в печати).

Смирнов В. С., Шварц С. С., Сезонные изменения относительного веса надпочечников у млекопитающих в природных условиях. Докл. АН СССР, серия биол., т. 115, вып. 6, 1957.

Шварц С. С. О значении постоянной температуры тела животных для скорости переваривания. «Природа» № 12, 1948.

Шварц С. С. Новые данные по относительному весу сердца и печени птиц. Зоол. ж., т. XXVIII, вып. 4, 1949.

Шварц С. С. Опыт экологического анализа некоторых морфо-физиологических признаков наземных позвоночных. Докторская диссертация. Фонды МГУ, 1954.

Шварц С. С. Влияние микроэлементов на животных в естественных условиях рудного поля. Тр. Биогеохимической лаборатории АН СССР, т. X, 1954.

Шварц С. С. К вопросу о развитии интерьерных признаков у позвоночных животных. Зоол. ж., т. XXXV, вып. 6, 1956.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Кротова Л. Г. Закономерности накопления аксенофотола у ондатры. Докл. АН СССР, т. 109, № 1, 1956.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Кротова Л. Г. Закономерности накопления витамина А у ондатры в природных условиях. Изв. АН СССР, серия биол., № 3, 1957.

Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных показателей особенностей наземных позвоночных Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 14, 1960.

Шварц С. С. Материалы к органометрической характеристике зародышей млекопитающих, птиц и яйцевивородящих рептилий на последних этапах эмбриогенеза. Третье совещание эмбриологов СССР, тезисы докл. Изд. МГУ, 1959.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ СУБАРКТИКИ

Добринский Л. Н. Данные о северном пределе распространения некоторых видов птиц на территории Ямало-Ненецкого нац. округа. Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959.

Копейн К. И. Материалы по биологии обского лемминга и большой узкочерепной полевки. Бюлл. Урал. отд. МОИП, вып. 1, Свердловск, 1958.

Копейн К. И. Интерьерные особенности обского лемминга и большой узкочерепной полевки. Тр. Урал. отд. МОИП, вып. 2, 1960.

Копейн К. И., Оленин В. Г. О заходах в тундру животных других ландшафтных зон. Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень 1959.

Павлинин В. Н. Заметки по изменению орнитофауны в бассейне реки Сев. Сосьва. Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959.

Павлинин В. Н. О гнездовании турпана в Челябинской области (в статье «О гнездовании птиц (обзор поступивших в редакцию статей и заметок). «Природа» № 4, 1959.

Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Ондатра и ее промысел в Ямало-Ненецком нац. округе. Салехард, 1957.

Смирнов В. С. Полевка-экономка и красная полевка в тундре. Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959.

Шварц С. С., Павлинин В. Н., Данилов Н. Н. Животный мир Урала. Свердлгиз, 1951.

Шварц С. С., Добринский Л. Н. Некоторые интерьерные особенности птиц Заполярья. Тр. II Всесоюзной орнитологической конференции, вып. 1, Изд. МГУ, 1959.

Шварц С. С. Некоторые проблемы биологии Приобской Субарктики и задачи Салехардского стационара. Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959.

Шварц С. С. О некоторых путях приспособления млекопитающих, преимущественно *Microtus* к условиям существования в Субарктике. Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959.

Шварц С. С. Биология размножения и возрастная структура популяций широко распространенных видов полевки на Крайнем Севере. Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959.

Шварц С. С. Некоторые биологические особенности арктической бурозубки. Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959.

Шварц С. С. К вопросу о биологии размножения горностая в Заполярье. Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959.

Шварц С. С. К экологии полевки Миддендорфа. Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959.

Шварц С. С. Домовая мышь в тундре. Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959.

Шварц С. С. К биологии амфибий за полярным кругом. Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959.

Шварц С. С., Добринский Л. Н. Птица и млекопитающие Хадытынского леса. «Природа», 1960 (в печати).

ВОПРОСЫ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ЭКОЛОГИИ

Покровский А. В. О сезонной изменчивости скорости полового созревания самок степной пеструшки. Тр. Урал. отд. МОИП, вып. 2, 1960.

Покровский А. В. О плодовитости самок степной пеструшки в зависимости от возраста и сезона размножения. Тр. Урал. отд. МОИП, вып. 2, 1960.

Покровский А. В. О возрастных пределах сохранения половой потенции мелких грызунов. Тр. Урал. отд. МОИП, вып. 3, (в печати).

Покровский А. В. О сезонном колебании веса тела грызунов. Тр. Урал. отд. МОИП, вып. 3 (в печати).

Павлинин В. Н., Шварц. Опыт экологической оценки действия голодаия на организм животных. Зоол. ж., т. XXX, вып. 6, 1951.

Павлинин В. Н., Шварц С. С. Звероферма колхоза имени Кирова. Свердлгиз, 1954.

Павлинин В. Н., Шварц С. С. Звероводство в колхозе имени Кирова. М., Культпросветиздат, 1954.

Павлинин В. Н., Шварц С. С. Борьба с грызунами в парниках и теплицах. Сб. «Пути повышения урожая овощей». Свердлгиз, 1954.

РОЛЬ ЗООНОЗОВ В ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

Баженов В. Е., Большаков В. Н. Опыт борьбы с грызунами в лесных стациях в очаге уральской геморрагической лихорадки. Тезисы докл. XI Научно-практической конференции врачей УРАЛВО, Свердловск, 1959.

Баженов В. Е., Большаков В. Н. Опыт борьбы с мышевидными грызунами в природном очаге уральской геморрагической лихорадки. Военно-медицинский журнал № 7 (в печати).

Большаков В. Н., Сюткин К. А. К фауне эктопаразитов мышевидных грызунов Свердловской области. Тр. Урал. отд. МОИП, № 2, 1960.

Большаков В. Н., Соломин Н. Н. К характеристике распространения и динамики численности мышевидных грызунов на территории природного очага геморрагической лихорадки в Удмуртской АССР. Материалы III совещания по естественноисторическому и экономико-географическому районированию СССР для целей сельского хозяйства. М., Изд. МГУ, 1959.

Огарков И. П., Беляев П. А., Альмашев К. Х., Большаков В. Н. К характеристике вспышек туляремии в 1957 г. на Урале и в Приуралье. ЖМЭИ (в печати).

Огарков И. П., Беляев П. А., Альмашев К. Х., Большаков В. Н. Туляремия на Урале и задача медицинской службы по ее профилактике. Тезисы докл. XI Научно-практической конференции врачей УРАЛВО, Свердловск, 1959.

Сюзюмова Л. М. Грызуны как разносчики бруцеллеза. Тр. Свердловской научно-исследовательской ветеринарной станции, вып. 4, 1954.

Сюзюмова Л. М. Материалы к распространению листереллеза, эризипелоида и бруцеллеза у грызунов Зауралья. Тезисы докладов IX совещания по паразитологическим проблемам. М.—Л., 1957.

Сюзюмова Л. М. Эпизоотологическая оценка отдельных элементов ландшафта лесостепного Зауралья. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 19, Свердловск, 1960.

Сюзюмова Л. М., Чурина Н. В. Гельминтофауна грызунов Курганской области (в печати).

Сюзюмова Л. М. Эпизоотия бронхосептикоза среди полевок вивария (в печати).

Сюзюмова Л. М. О консервации патологического материала в экспедиционных условиях (в печати).

ОПИСАНИЕ НОВЫХ ПРИЕМОВ И МЕТОДОВ РАБОТЫ

Павлинин В. Н. Вопросы кольцевания крота на Урале. Зоол. ж., XXVII, вып. 6, 1948.

Павлинин В. Н. Новые способы промысла крота. М., Заготиздат, 1949.

Смирнов В. С. Определение возраста и возрастная структура популяции песца на Ямале. Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959.

Смирнов В. С. Определение возраста и возрастные соотношения у млекопитающих на примере белки, ондатры и пяти видов хищников. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 14, 1960.

Smiгnoff V. S., Schwarz S. S. Zur Physiologie und Population-dynamik der Bisamratte in der Wald-steppe und in Hohem Norden. Zool. Jahrbücher, Bd. 87, H. 4/5, 1959.

Смирнов В. С., Шварц С. С. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 18, Свердловск, 1959.

Шварц С. С. Эффективность криптической окраски (критика теории пропорциональной поедаемости). Кандидатская диссертация. Фонды ЛГУ, 1946.

Шварц С. С. О специфической роли амфибий в лесных биоценозах, в связи с вопросом об оценке животных с точки зрения их значения для человека. Зоол. ж., т. XXVII, вып. 6, 1948.

Шварц С. С. Данилов Н. Н. Как изучать жизнь животных. Свердлгиз, 1953.

Шварц С. С. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии животных. Зоол. ж. (в печати).

Шварц С. С., Павлинин В. Н., Данилов Н. Н. Изучение животного мира родного края. М., Учпедгиз, 1959.

Шварц С. С., Покровский А. В., Копейин К. И. Сравнительное изучение некоторых биологических особенностей *Microtus gregalis gregalis, M.g. major* и их помесей. Зоол. ж., т. XXXIX, вып. 6, 1960.

ПРОБЛЕМЫ ВИДА И ВИДООБРАЗОВАНИЯ

Павлинин В. Н. Материалы по морфологии волосяного покрова соболей Тюменской области. Тр. Салехардского стационара, вып. 1, Тюмень, 1959.

Павлинин В. Н. Заметка по морфологии уральских куниц. Тр. Урал. отд. МОИП, № 2, Свердловск, 1960.

Павлинин В. Н. Ареалы хорей на Урале (преимущественно в Зауралье). Тр. Урал. отд. МОИП, № 2, 1960.

Павлинин В. Н. О диагностическом значении морфологии бакулума соболя и лесной куницы. Зоол. ж., 1960 (в печати).

Смирнов В. С. Белка-телеутка лесостепного Зауралья. Зоол. ж., т. XXXVI, вып. 6, 1957.

Смирнов В. С. Притобольская белка-телеутка и возможности её акклиматизации в лесах Урала. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 18, Свердловск, 1959.

Смирнов В. С. Новый подвид белки из лесостепного Зауралья. Зоол. ж., т. XXXIX, вып. 2, 1960.

Шварц С. С. Опыт экологического анализа некоторых морфо-физиологических признаков наземных позвоночных. Докторская диссертация. Фонды МГУ, 1954.

Шварц С. С. К вопросу о специфике вида у позвоночных. Зоол. ж., т. XXXIII, вып. 3, 1954.

Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных. Изд. УФАН СССР, Свердловск, 1959.

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ

Шварц С. С. Эффективность криптической окраски. Вестник ЛГУ, № 4 и 5, 1946.

Шварц С. С. О некоторых отличиях в поведении и питании зябликов. Зоол. ж., т. 27, вып. 3, 1948.

Шварц С. С. О специфической роли амфибий в лесных биоценозах в связи с вопросом об оценке животных с точки зрения их значения для человека. Зоол. ж., т. XXVII, вып. 6, 1948.

Шварц С. С. Специализация в отношении пищевого режима у степной пустельги. Природа № 6, 1948.

Шварц С. С. Эффективность криптической окраски. Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей, т. X, № 4, 1950.

ОГЛАВЛЕНИЕ

От автора	3
Экология — наука о популяции	5
Понятие о популяции, ее основные особенности и их биологическое значение	12
Экологические методы исследования	20
О значении новых представлений о научной специфике экологии для практики и теории	42
Список научных работ сотрудников лаборатории зоологии Института биологии УФАН СССР по вопросам экологии	45

*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Уральского филиала АН СССР*

Станислав Семенович Шварц
ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ
СОВРЕМЕННОЙ ЭКОЛОГИИ
ЖИВОТНЫХ

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР
В. Н. ПАВЛИНИН

Редактор издательства *Л. П. Ардасенова*
Технический редактор *Н. Ф. Середкина*
Корректор *Н. М. Пучкова*

РИСО УФАН СССР № 22/3(26) Сдано в набор 15/VIII-60 г.
Подписано к печати 12/XI 1960 г. НС11833 Формат 70×108 1/16
Печ. л. 3,25 Уч.-изд. л. 5,24 Тираж 1000 Заказ 111
Цена 3 р. 70 к. С 1/I-61 г. 37 коп.

Свердловская типография Металлургиздата, г. Свердловск. Дом промышленности

ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ

Страница	Строка	Напечатано	Следует читать
22	3 сверху	популяции	популяций
23	16 сверху	достоверна	достоверны
26	2 снизу	wich	w ich
49	21 снизу	в печати	т. XXXVII, в 2, 1958.