

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

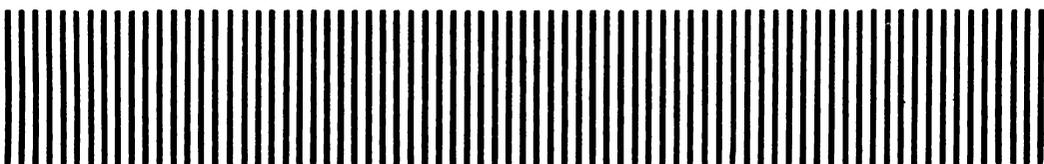
ЭКОЛОГИЯ

3

Май—июнь

1977

Издательство «Наука»



УДК 591.5

ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИИ В РАБОТАХ С. С. ШВАРЦА**(К годовщине со дня смерти С. С. Шварца)***Н. Н. Данилов, Л. Н. Добринский*

Работы С. С. Шварца занимают выдающееся место в развитии отечественной экологии. На основе развитых им идей и положений сформировались новые направления в исследовании экологических механизмов эволюции популяций животных.

С самого начала научной деятельности его внимание было сосредоточено на изучении приспособлений животных к условиям среды и эффективности этих приспособлений. Наряду с широко распространенными методами оценки приспособлений по морфологическим особенностям, размножению, жизненному циклу, пространственному распределению, им были применены показатели, которые свидетельствуют о функционировании ряда таких важных внутренних органов, как сердце, печень, почки, органы пищеварения, надпочечники и другие. Исходным положением для этого была связь их относительного веса с выполняемой ими специфической функцией. Этот метод, получивший название метода морфофизиологических индикаторов (Шварц, 1949, 1958, 1959а, б, 1960б; Шварц и др., 1968), позволяет всестороннее и глубже проанализировать приспособленность животных к условиям существования. Использовались также физиологические и биохимические показатели — количество эритроцитов и гемоглобина, интенсивность газообмена, содержание в тканях витаминов, содержание протеинов в плазме крови.

При исследовании большого числа млекопитающих, птиц, пресмыкающихся и земноводных выяснено многообразие путей приспособления, определяемых, с одной стороны, экологической спецификой видов и, с другой, своеобразием среды. Особенно детально были проанализированы пути приспособления млекопитающих (Шварц, 1963) и земноводных (Шварц, Ищенко, 1971) к условиям Субарктики. Показано, что характер, глубина и совершенство приспособлений у видов, обитающих в одних условиях, далеко не одинаковы. Начальные этапы освоения новых условий обычно сопряжены с количественными изменениями морфофункциональных показателей, сопровождаются возрастанием физиологической напряженности организма и повышением энергетической стоимости адаптаций. На последующих этапах вырабатываются более экономичные приспособления, связанные с существенной перестройкой функций.

Поскольку процессы приспособления связаны с изменением популяций, они заняли центральное место в исследованиях С. С. Шварца. Им разрабатывалось представление о популяции как элементарной единице существования вида. Популяция с экологической точки зрения — группа совместно обитающих особей, объединяемых единством жизнедеятельности. Однако далеко не каждая совместно обитающая группа животных может быть названа популяцией. Для этого она должна обладать комплексом свойств, обеспечивающих ее самостоятельное существование и развитие в течение длительного (теоретически — неограниченного) времени. «Самостоятельное существование и развитие — единственный объективный критерий, на основе которого возникает возможность принципиального различия популяций (форм существования вида!) и временных группировок животных» (Шварц, 1969, стр. 14). Единство жизнедеятельности

проявляется в тождестве реакций на изменение условий среды, в основе чего лежит генетическое единство как результат потенциальной панмиксии между особями. Популяция обладает сложной системой сигнализации и связи, информирующей отдельных особей о состоянии популяции в целом. «Эта система информации основана на экологических и физиологических реакциях животных на внешние стимулы самой различной природы (химические, изменение внешней среды, изменение частоты и степени внутривидовых контактов, звуковые и зрительные сигналы и т. п.). Совокупность этих реакций сплавляет особей популяции в единую функционирующую систему, обеспечивающую поддержание численности вида в разнообразной среде обитания» (1969, стр. 15).

Следует особо подчеркнуть, что С. С. Шварц считал популяции в первую очередь функциональными внутривидовыми единицами, а уж затем биохорологическими. Конечно, функциональное единство возникает в результате общности заселяемой территории и является ее следствием, но это не значит, что пространственная структура населения вида может быть основным критерием выделения популяций. «Популяция функционирует как единое целое, но это не означает, что она мельчайшая биохорологическая единица. Большинство (но не все!) популяции естественно подразделяются на микропопуляции, отличающиеся от популяций тем, что они не являются самостоятельными формами существования вида, но способны к длительному самостоятельному существованию и существуют лишь как части целого» (1969, стр. 15). В качестве примера приведена лесная мышь лесостепного Зауралья, которая встречается в лесных колках, по берегам водоемов и на полях. Особи из этих мест имеют экологические различия (в динамике численности, возрастном составе), подчас значительные морфологические отличия. Но группировки на полях и по берегам водоемов не способны поддерживать свою численность без притока особей из колков. Колки служат станциями переживания, но, с другой стороны, численность лесных мышей в них зависит от разномышья на полях и берегах водоемов, т. е. тоже не являются самостоятельными популяциями. Отсюда следует, что морфологические отличия или динамика численности сами по себе недостаточны для выделения популяций, хотя популяции характеризуются генетическим и фенотипическим сходством и единой реакцией на условия среды.

Для окончательного решения вопроса о выделении популяций необходимо выяснить, каким образом поддерживается численность, какую роль в этом играют связи между отдельными территориальными и биотопическими группировками. «У разных видов и у одного и того же вида в разной среде популяции могут быть существенно различны. Популяция может занимать территорию, по площади соизмеримую с материком (популяция песка или кряквы), может ограничиваться несколькими квадратными метрами (некоторые амфибии или моллюски); популяции могут объединять миллионы особей (комары) или всего несколько десятков животных (крупные хищники); популяция может быть представлена множеством микропопуляций, приуроченных к разным биотопам, но может быть в пространственном отношении единой; численность популяции может быть относительно стабильной, но может меняться в десятки тысяч раз и т. д.» (1969, стр. 17).

При конкретных исследованиях внимание было сосредоточено на изучении морфологических и морфофизиологических особенностей разных видов, их изменчивости, формировании в онтогенезе и динамике во времени. Обширные исследования были проведены на животных разных классов (млекопитающих, птицах, пресмыкающихся, земноводных, рыбах) в разнообразных по условиям районах (тундре, тайге, лесостепи). В ре-

зультате была дана морфофункциональная характеристика большого числа видов, выявлены проявления морфофункциональных особенностей в разных районах.

В ходе работ по изучению влияния условий на популяции разных видов было сформулировано представление об оптимальном фенотипе (1968). Фенотип животных формируется в соответствии с условиями среды, которые определяют развитие признаков. Однако не все возможные направления развития морфологически и энергетически равнозначны. Анализ обширного фактического материала позволил С. С. Шварцу прийти к выводу, что общий уровень энергетического обмена зависит от соотношения фенотипа с генотипом. Таким образом, один из путей развития фенотипических особенностей генотипа энергетически более выгоден, т. е. каждому генотипу соответствует оптимальный фенотип и вынужденные отклонения от оптимального пути онтогенеза оплачиваются организмом добавочной затратой энергии. Стабилизирующий отбор, устраняя энергетически менее выгодные варианты, направляет развитие по пути оптимального фенотипа. Можно видеть, что эти представления углубляют взгляды И. И. Шмальгаузена, раскрывая причины стабилизирующего отбора.

Большое значение С. С. Шварц придавал изучению возрастной структуры популяций и ее роли в популяционных процессах (1960а, 1964).

В результате исследований было показано, что любая популяция вида морфофизиологически специфична. Генетическая природа этого может быть различной (фенотипические различия, моногенная и полигенная детерминация), но в большинстве случаев различия между популяциями определяются комплексом генетических механизмов. Изменения генетических свойств популяций имеют гомеостатический характер и связаны с изменениями условий, возрастной и пространственной структуры. Специфичность популяций есть результат приспособления к конкретным условиям среды при сохранении общего для вида типа реакции на них.

С самого начала популяционных исследований С. С. Шварца интересовали эволюционные аспекты этой проблемы, проблемы вида и видообразования (1954, 1959б, 1964, 1965, 1968б, 1969). С экологической точки зрения «вид есть совокупность особей, характеризующаяся специфической морфофизиологической реакцией на внешние условия и обладающая, в силу этого, морфологической определенностью, сохраняющейся в процессе приспособления отдельных популяций вида к различным условиям существования. Из этой характеристики и вытекают его главнейшие биологические свойства, определяющие специфику вида как основной систематической категории. Процесс видообразования — есть процесс наиболее совершенного приспособления одной из популяций исходного вида к новым условиям существования, основанный на изменении взаимосвязи организма со средой. Внешним выражением нового типа взаимосвязи со средой является специфическая морфофизиологическая реакция на определенные условия существования» (1959б). Суть изменения реакции заключается в принципиально ином, чем в пределах вида, пути приспособления, обусловленного изменениями на тканевом уровне.

Цикл исследований по эволюционной экологии был обобщен в монографии «Эволюционная экология животных» (1969), в которой рассмотрены экологические механизмы эволюционного процесса, причем основное внимание сосредоточено на начальных этапах видообразования — микроэволюции. Основой микроэволюционного процесса признается необратимое преобразование генетической структуры популяций. Важнейшей движущей силой таких преобразований, наряду с естественным отбором, являются экологические механизмы преобразования генетической струк-

туры популяций. Эти механизмы заключаются в перестройке экологической структуры популяций (но не всякое изменение ее является микроэволюционным процессом, а только необратимое). С. С. Шварц считал, что выделение экологических механизмов преобразования генетической структуры в качестве особого фактора эволюции оправдано, хотя генетическая структура и определяется естественным отбором.

Экологические механизмы эволюции действуют в трех важнейших формах, основанных на изменении возрастной структуры популяций (возрастной отбор), изменении численности (неизбирательная элиминация) и изменении пространственной структуры популяций. «В результате возрастного отбора общая генетическая структура популяции резко меняется, происходит быстрая мобилизация резервов генетической изменчивости популяции, служащая предпосылкой для дальнейшего направленных преобразований популяции под действием естественного отбора» (1969, стр. 171). Существенно, что скорость изменения генетических свойств популяции при изменении возрастной структуры много больше, чем под действием естественного отбора, и они могут происходить, когда обычные формы отбора бессильны. Далее С. С. Шварц считал, что так называемая неизбирательная элиминация, вопреки общераспространенному мнению, влияя на возрастную и пространственную структуру популяций, оказывает направляющее воздействие. Изменения пространственной структуры при колебаниях численности создают предпосылки для генетической перестройки, отличий в действии естественного отбора на разные внутривидовые группы и увеличения изменчивости в результате слияния этих групп при возрастании численности.

«Сущность процесса видообразования заключается в прогрессивном приспособлении животных к условиям существования, обеспечивающем наиболее полное использование ресурсов среды при наименьших затратах энергии» (1969, стр. 173). При этом видообразование идет под действием тех же сил, что и процессы внутривидовой дифференциации. Но «в отличие от внутривидовых преобразований, в процессе видообразования естественный отбор оценивает не только морфофункциональное совершенство, но и энергетическую стоимость адаптаций животных» (1969, стр. 173). Вместе с тем механизмы макроэволюции не отличаются от микроэволюционных. Потенциальными родоначальниками макроэволюции служат виды, особенности которых открывают путь адаптивной радиации. Становление нового типа адаптаций тесно связано с возникновением преадаптаций, не дающих на первых порах ощутимого эффекта, но открывающих путь в новую среду.

В последние годы С. С. Шварца привлекло новое направление экологических исследований, которое иногда называют химической экологией. Суть его заключается в изучении химических взаимодействий между организмами в результате выделения в среду химических веществ (экзаметаболитов) разной природы. Серия работ, проведенных под его руководством на личинках земноводных, комаров и на рыбах, показала, что метаболиты животных, развивающихся в воде, оказывают большое влияние на рост и развитие как отдельных особей, так и популяции или ее группировок (Шварц, Пястолова, 1970а, б; Шварц, 1970в; Шварц и др., 1976). Эффект действия зависел от плотности экспериментальных популяций, но регулирующее воздействие метаболитов на жизненные процессы, в отличие от феромонов, проявлялось и при незначительных концентрациях их в воде (при многократном разведении в опытах). Выявлена биологически важная специфичность влияния метаболитов, состоявшая в том, что при высоких плотностях сильнее всего тормозился рост и задерживалось развитие генетически наиболее близких особей: особей,

вышедших из одной кладки яиц, больше, чем из разных, из одного водоема больше, чем из разных. На личинок других видов чужие метаболиты либо не влияли, либо действие было очень слабым. Существенным было и то, что ушедшие вперед в своем развитии особи подавляли рост и развитие отставших и более молодых, а метаболиты последних либо не оказывали влияния на них, либо даже ускоряли их рост и развитие. В ходе исследований было установлено, что метаболиты оказывают воздействие на процесс регенерации, на скорость клеточного деления, интенсивность обмена веществ.

С. С. Шварц придавал этим работам большое значение, считая, что они при расшифровке «химического кода» и синтезе аналогов соответствующих метаболитов могут быть использованы, во всяком случае у водных животных, для регулирования популяционных процессов и численности вредных животных.

В последние годы С. С. Шварц работал и над теоретическими проблемами биогеоценологии, обращался к вопросам взаимодействия человека с окружающей средой и был озабочен задачами сохранения функциональных свойств биосферы (1971, 1973а, б, 1975, 1976). Им было высказано положение о популяционной структуре биогеоценозов. Суть его заключается в том, что поскольку элементарными единицами биогеоценозов являются видовые популяции или внутривидовые группировки, то свойства биогеоценозов определяются их особенностями. В конечном итоге биологическая специфика биогеоценозов определяется функциональным единством и взаимодействием относительно немногих доминантных видов, а немногочисленные виды, которых он называл сателлитами, не изменяют положения биогеоценоза в биосфере, но в значительной мере регулируют эффективность биогеохимической работы биогеоценологического ядра доминантов. Общая продуктивность экосистем разного ранга определяется тоже доминантными видами. Устойчивость же биогеоценозов зависит от их общей структуры и поддержание этой структуры обеспечивается как биоценологическими, так и популяционными механизмами.

Была рассмотрена эволюция биосферы, изменение ее функциональных свойств в связи с эволюцией жизни. Анализ энергетических особенностей разных организмов и использования ими энергетических ресурсов в природе позволил сделать вывод о возрастании сложности структуры биосферы, интенсификации биогенного круговорота веществ.

Большинство работ С. С. Шварца имеет теоретическую направленность. Однако он всегда стремился найти развиваемым теоретическим положениям практическое применение. Ряд его работ был посвящен прогнозированию численности грызунов и совершенствованию методов борьбы с ними. Значительное внимание он уделял внедрению представлений популяционной экологии в охотничье хозяйство, подчеркивая, что оно должно опираться на знания об экологической структуре популяций охотничье-промысловых животных (1967а).

Он считал, что принципы популяционной экологии должны быть положены и в основу акклиматизационных мероприятий и показывал возможности их применения (1959в). Рассматривая теорию и практику искусственного отбора (1972б), он рекомендовал при селекции растений и животных оценивать не только морфофизиологические показатели, но и энергетическую стоимость повышения продуктивности, отдавая предпочтение более экономичным, а следовательно, более совершенным в морфофизиологическом отношении особям.

В последнее время С. С. Шварц работал над методами повышения продуктивности естественных биогеоценозов и оптимизацией взаимодей-

ствия человека с окружающей средой, начал с сотрудниками разработку методов эколого-экономической оценки природных ресурсов.

Вокруг С. С. Шварца сформировался сплоченный коллектив его учеников и сотрудников, разрабатывающих проблемы популяционной экологии и биогеоэкологии. Им был создан первый в СССР Институт экологии растений и животных. Уральская школа экологов получила широкое признание у нас в стране и за рубежом.

Институт экологии растений и животных
УНЦ АН СССР

Поступила в редакцию
22 февраля 1977 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Шварц С. С. Новые данные по относительному весу сердца и печени у птиц. Зоол. журнал, 1949, 28, вып. 4.
- Шварц С. С. К вопросу о специфике вида у позвоночных. Зоол. журнал, 1954, 33, вып. 3.
- Шварц С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии животных. Зоол. журнал, 1958, 37, вып. 2.
- Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных показателей животных. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, Свердловск, вып. 14, 1959а.
- Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, Свердловск, вып. 11, 1959б.
- Шварц С. С. Некоторые вопросы теории акклиматизации. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, Свердловск, вып. 18, 1959в.
- Шварц С. С. Возрастная структура популяций млекопитающих и ее динамика. Труды Уральского отд. МОИП, вып. 2, 1960а.
- Шварц С. С. Принципы и методы современной экологии животных. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, Свердловск, вып. 21, 1960б.
- Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения. Зоол. журнал, 1963а, 42, вып. 3.
- Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике, т. 1, Млекопитающие. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, Свердловск, вып. 33, 1963б.
- Шварц С. С. Возрастная структура популяций и проблемы микроэволюции. В сб. Современные проблемы изучения динамики численности популяций животных, М., «Наука», 1964.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных и ее задачи. Журнал общ. биол., 1965, 26, № 5.
- Шварц С. С. Экологические основы использования запасов промысловых животных Крайнего Севера. Проблемы севера, 1967а, вып. 11.
- Шварц С. С. Общие закономерности, определяющие роль животных в биогеоценозах. Журнал общ. биол., 1967б, 28, № 5.
- Шварц С. С. Популяционная структура вида. Зоол. журнал, 1967в, 46, вып. 10.
- Шварц С. С. Принцип оптимального фенотипа (к теории стабилизирующего отбора). Журнал общ. биол., 1968а, 29, № 1.
- Шварц С. С. Экологические механизмы эволюционного процесса. Вестн. АН СССР, 1968б, № 5.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, Свердловск, 1969.
- Шварц С. С. Популяционная структура биогеоценоза. Изв. АН СССР, сер. биол., 1971, № 4.
- Шварц С. С. Функциональное единство популяций. Журнал общ. биол., 1972а, 33, № 1.
- Шварц С. С. Генетико-экологические исследования и теория искусственного отбора. Вестн. АН СССР, 1972б, № 8.
- Шварц С. С. Метаболическая регуляция роста и развития животных на популяционном и организменном уровне. Изв. АН СССР, сер. биол., 1972в, № 6.
- Шварц С. С. Экологические основы охраны биосферы. Вестн. АН СССР, 1973а, № 9.
- Шварц С. С. Эволюция и биосфера. В сб. Проблемы биогеоэкологии, М., «Наука», 1973б.
- Шварц С. С. Теоретические основы и принципы экологии. Докл. V Всесоюз. экол. конф., Изд. МГУ, 1973в.
- Шварц С. С. Эволюция биосферы и экологическое прогнозирование. Докл. на юбилейной сессии АН СССР, Изд. ВИНТИ, 1975.
- Шварц С. С. Экология человека. Будущее науки, М., «Знание», 1976.

- Шварц С. С., Ищенко В. Г. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике, т. 3, Земноводные, Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск, вып. 79, 1971.
- Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. Специфичность действия. Экология, 1970а, № 1.
- Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. Разнообразие действия. Экология, 1970б, № 2.
- Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А., Рункова Г. Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология, М., «Наука», 1976.
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Труды Ин-та экологии растений и животных УФАИ СССР, вып. 58, Свердловск, 1968.
-