

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Журнал основан в 1970 году

ЭКОЛОГИЯ

№ 2

Март — апрель



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

1979

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ПРАВИЛО С. С. ШВАРЦА

К. Петрусевич

Академик Станислав Семенович Шварц был одним из выдающихся экологов мира, создателем и руководителем активного экологического центра в Свердловске. Но я хочу написать не панегирик, посвященный другу и незаурядному человеку. Лучше напомним миру одну из многих его идей.

Еще с XIX в. в Истории природы, а позднее в биологии были известны экологические правила Бергмана и Аллена. Они касаются экономии энергетического баланса в условиях низкой температуры среды (горы, Субарктика). Правило Бергмана говорит об увеличении тела, а правило Аллена — об уменьшении размеров хвоста и ушей по мере продвижения животных на север; это ведет к уменьшению соотношения между поверхностью и весом тела. Эти правила много раз подвергались критике, указывались исключения из них, многократно их уточняли, однако, пожалуй, нет учебника экологии, который бы эти правила опустил. Они стали прочным достоянием экологии.

С. С. Шварц со своими учениками в течение более чем двадцатилетних многосторонних исследований открыл и сформулировал закономерность, которая полностью заслуживает того, чтобы ее можно было возвести в ранг экологического правила Шварца. С. С. Шварц (1969) утверждает, что специализированный в определенных условиях вид лучше приспособлен к окружающей среде по сравнению с любыми специализированными внутривидовыми формами (подвидом, популяцией) широко распространенных видов. Эту закономерность он доказывает, сравнивая данные по изучению теплокровных животных (птиц и млекопитающих) районов умеренных широт с данными, полученными в Субарктике и горных районах (Шварц, 1959, 1963, 1969, 1973).

Базой для теоретических построений Шварца является давно известный тезис, что каждое изменение условий существования непосредственно или косвенно вызывает изменения способов реализации энергетического баланса организма. Так, например, Н. И. Калабухов показал, что перенос живущих в низинах представителей *Apodemus* в горы (Кавказ) приводил к тому, что в начале у них возникало ускорение дыхания. Спустя некоторое время содержание эритроцитов в крови увеличивалось до более или менее такого уровня, какой наблюдался у горных особей. Ускорение дыхания стало уже ненужным и исчезло.

Другой теоретической предпосылкой был тезис о том, что необходимость интенсификации метаболизма ведет к относительному (т. е. по отношению к весу тела) увеличению органов, которые больше всехотяжены интенсификацией метаболизма — к увеличению почек, сердца, содержания гемоглобина в крови и т. д. Поэтому можно ожидать, что у форм, живущих в экстремальных или трудных условиях, относительный вес сердца (по отношению к весу тела) будет увеличиваться.

Сравнение материалов многолетних интенсивных исследований, выполненных С. С. Шварцем и его учениками на субарктических и горных

формах, т. е. живущих в тяжелых условиях и требующих отчетливого увеличения метаболизма (терморегуляции, дыхания), с данными, полученными для умеренных широт, дало неожиданные результаты. Оказалось, что индекс сердца (вес сердца, выраженный в промиллях от веса тела) увеличивается в Субарктике или в горах только в популяциях широко распространенных видов. У видов-автохтонов (арктических или горных) индекс сердца практически не отличается от индексов сердца особей видов умеренных широт, а если и есть различия, то незначительные (табл. 1). В то же время отчетливая разница найдена у популяции

Таблица 1

Индексы сердца (в ‰ от веса тела) у видов Субарктики и у видов умеренных широт

Субарктический вид	Индекс сердца	Широко распространенный вид	Индекс сердца
<i>Aythya marila</i>	10,0	<i>Aythya ferina</i>	9,4
<i>Buteo lagopus</i>	7,9	<i>B. buteo</i>	6,8
		<i>B. ferox</i>	6,9
<i>Anthus cervina</i>	17,5	<i>A. campestris</i>	17,9
<i>Acanthis flammea</i>	17,2	<i>A. flavirostris</i>	17,2

широко распространенных видов. Индекс сердца у представителей арктических популяций отчетливо больше, чем у популяций тех же видов умеренных широт (табл. 2).

Таблица 2

Индекс сердца у широко распространенных видов субарктических популяций и у популяций умеренных широт, ‰

Виды Субарктики	Индекс сердца	Широко распространенные виды	Индекс сердца	
			в Субарктике	в лесостепи
<i>Anser albifrons</i>	10,2	<i>Anas penelope</i>	12,0	5,8
<i>Clangula hyemalis</i>	11,0	<i>A. platyrhyncha</i>	14,0	8,3
<i>Melanitta nigra</i>	10,9	<i>A. crecca</i>	13,0	8,2
		<i>A. querquedula</i>	19,0	11,3

Для иллюстрации этого, казалось бы, парадоксального тезиса из большого количества примеров (Шварц, 1961, 1969; Бирлов, 1967; Добринский, 1962) приведу три сборные таблицы. Табл. 1 хорошо иллюстрирует положение о том, что у субарктических видов птиц индекс сердца не отличается существенно от индекса близких им и схожих с ними по величине видов умеренных широт. В то же время разница в величине индекса сердца отчетливо выражена между популяциями одного вида из Субарктики и из умеренных широт. Она более отчетлива, чем разница между полярными популяциями и сопоставляемыми с ними (близкими и схожими по величине тела) популяциями субарктических видов (табл. 2).

У широко распространенных и негорных видов *Clethrionomys glareolus* и *C. rutilus* наблюдается отчетливое увеличение индекса сердца с увеличением высоты над уровнем моря (табл. 3). Однако у *C. rufocanus*, которая часто встречается на больших высотах, индекс сердца очень низкий. «Даже учитывая крупные размеры красно-серой полевки,— пишет С. С. Шварц,— можно было бы ожидать, что в горах сердечный индекс

будет у нее больше». Очевидно, в этом случае у типически горного представителя рода *Clethrionomys*, а именно у *C. frater* и у близко родственного ему горного вида *Alticola argentata*, осуществляется другой способ приспособления к большой высоте (более 2000 м).

Анализируя богатый материал, С. С. Шварц (1969) приводит примеры кажущегося несоответствия с обсуждаемым правилом. Так, например, у субарктических форм нырковых уток увеличение индекса сердца по сравнению с популяцией лесостепных районов невелико, но это только кажущееся исключение. Дело в том, что образ жизни (продолжительное ныряние) нырковых уток требует усиленной работы сердца. Поэтому в умеренных широтах индекс сердца у них значительно больше, чем у речных уток, и у более северных популяций нет необходимости в увеличении индекса сердца.

Таблица 3

Зависимость индекса сердца грызунов от высоты над уровнем моря

Местность	Вид	Высота над ур. моря, м	Индекс сердца, ‰
Средний Урал	<i>Clethrionomys rutilus</i>	Подножие гор 600—800	6,5 7,9
	<i>C. glareolus</i>	Подножие гор 600—800	6,9 7,4
Южный Урал	<i>C. glareolus</i>	100—150	5,5
		800	6,1
		800	4,9
Зайицкий Ала-Тау	<i>C. frater</i> <i>Alticola argentata</i>	2300	5,7
		2500—3000	4,9

В результате многолетнего изучения большого количества показателей органов, работа которых должна увеличиваться в экстремальных, трудных условиях окружающей среды (причем исследования проводились на многочисленных видах), С. С. Шварц (1969), сформулировал, по нашему мнению, полностью обоснованное правило: «Изменение образа и условий жизни животных вызывает значительно более резко выраженные морфофункциональные сдвиги в пределах вида, чем у разных видов». И, наконец, ставя точку над «и», он пишет: «Приспособленность специализированного вида всегда выше приспособленности любой специализированной внутривидовой формы». Возникновение нового вида является приспособительным процессом, видообразование — этап приспособления, адаптации. Подвид или популяция могут только приспособить свои уже существующие возможности к изменяющимся условиям жизни. Новый вид приспособляется по-другому, качественно изменяя тип метаболизма и химических реакций на другие, энергетически более экономные.

Любая внутривидовая форма (подвид, популяция) приспособляется к измененным условиям только в границах свойственных виду возможностей. Поэтому в более холодных зонах (Субарктика, горы) они должны увеличивать свой метаболизм, в связи с чем и наблюдается увеличение индекса сердца. Вид-автохтон адаптирован более радикально, у него свой способ жизнедеятельности, энергетически более экономный, и потому нет необходимости в интенсификации метаболизма.

С. С. Шварц со своими учениками собрал и обработал огромный материал, иллюстрирующий вышеприведенные тезисы. Обработка материа-

лов проведена очень старательно. За основу взяты многочисленные морфофизиологические показатели нескольких десятков видов. Все эти данные подтверждают тезис: видообразование является отчетливым этапом адаптации, формированием нового, энергетически более экономного приспособления, поэтому специализированные виды всегда лучше приспособлены, чем специализированные внутривидовые формы. Я считаю, что это явление имеет существенное общебиологическое значение. Поэтому оно заслуживает того, чтобы его возвести в ранг экологического правила Шварца.

Институт экологии
Польской академии наук

Поступила в редакцию
7 июня 1978 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Бирлов Р. И. О процессе приспособления к высокогорным условиям двух видов землероек.— Материалы отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных за 1966 г. Свердловск, Ин-т экологии растений и животных УФАН СССР, 1967, с. 6—7.
- Добринский Л. Н. Органометрия птиц Субарктики Западной Сибири. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1962, 14 с.
- Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, Свердловск, 1959, вып. 11, 132 с.
- Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Млекопитающие.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, Свердловск, 1963, вып. 33, 130 с.
- Шварц С. С. О путях приспособления наземных позвоночных к условиям Субарктики.— Проблемы Севера, 1961, № 4.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных. М., Изд-во АН СССР, 1969, 200 с.
- Шварц С. С. Теоретические основы и принципы экологии.— Современные проблемы экологии. Докл. V Всесоюзной экологич. конф. М., МГУ, 1973, с. 21-31.
-