

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКОЛОГИЯ

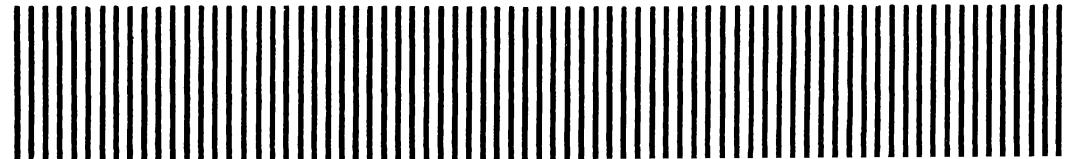
3

МАЙ—ИЮНЬ

1983



Издательство «Наука»



В ЛАБОРАТОРИИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ (о развитии идей академика С. С. Шварца)

Л. М. Сюзюмова

Обсуждается роль трудов С. С. Шварца в решении проблем популяционной экологии. Подробно освещены основные направления работ его учеников — сотрудников Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР — по динамике экологической структуры популяций, роли экологических механизмов в изменении генетической структуры популяции, морфофизиологическом своеобразии популяций и отдельных внутривидовых группировок животных, экологической обусловленности фенотипа. Подчеркивается необходимость дальнейшего развития идей С. С. Шварца в разработке проблем популяционной экологии и общей биологии.

* * *

Проблемы популяционной экологии занимают центральное место во всем теоретическом наследии С. С. Шварца. Развитие основных положений о популяционной структуре вида и закономерностях функционирования популяций было трудом всей его творческой жизни. Основные теоретические положения сформулированы С. С. Шварцем еще в конце 50-х годов в работах по проблемам вида и видообразования. Уже тогда подчеркивалось, что формирование популяций связано с процессом приспособления вида к специфическим условиям среды. Разработка метода морфофизиологических индикаторов и успешное использование его на многих видах животных в сочетании с широкими экологическими исследованиями определили основные концепции С. С. Шварца и его взгляд на популяцию «как реальную форму существования вида, обладающую специфическими особенностями, обеспечивающими возможность ее самостоятельного существования и развития в конкретных условиях среды» (Шварц, 1967, с. 364). Различия в специфичности реагирования популяций выражены в экологической и генетической структуре, морфофункциональных особенностях животных. Системные свойства популяции влияют на морфофизиологические особенности животных и, в свою очередь, по принципу обратной связи, отражаются на системах (Шварц, 1972). Эти представления о популяции легли в основу более общих, широко известных теоретических построений С. С. Шварца, таких как принцип оптимального фенотипа, положения об оптимальной структуре популяций, наличии потенциального «экологического резерва» популяции, популяции как элементарной единице промысла, элементарном очаге воспроизводства вредных форм, о популяционной регуляции биоэкологических процессов, метаболической регуляции роста и развития водных организмов и др.

Теоретические концепции С. С. Шварца всегда были ориентированы на решение больших практических проблем. На основе синтеза идей популяционной экологии и биогеоэкологии предвиделась разработка методов повышения продуктивности и устойчивости экологических систем, рационального промысла и в конечном счете направленное воздействие на природные системы — их продуктивность и устойчивость в разных условиях среды, определения «общей стратегии поведения человека эпохи всеобщей индустриализации в природе» (Шварц, 1972). Идеи С. С. Шварца нашли отражение во многих разделах биологии, например в развитии популяционной микробиологии, зоотехнической экологии. Широко известны работы С. С. Шварца в области философских проблем экологии человека. Роль трудов С. С. Шварца в развитии теоретических проблем популяционной экологии глубоко освещена в книге Г. А. Новикова (1980).

Период его творчества характеризовался широким распространением популяционных исследований и особенно в разрабатываемом им направлении. Определенная преемственность идей С. С. Шварца прослеживается в развиваемых в настоящее время перспективных направлениях изучения популяционного процесса, теориях формирования, функционирования и динамики численности популяций — эколого-физиологической, эколого-эндокринологической, фенетической и др.

Более подробно, видимо, следует остановиться на применении метода морфофизиологических индикаторов. Намечающаяся дискуссия о его использовании способствовала появлению серии работ, раскрывающих некоторые закономерности изменений ряда морфофизиологических показателей в зависимости от видовой принадлежности животного, географического распространения, биотопического распределения, хронографического порядка и пр. (Варшавский, 1980; Бердюгин, 1980; Башенина, 1980 и др.). Важные научные данные получены по изменчивости этих признаков в онтогенезе и у животных заведомо разных генотипов (Башенина, 1982; Коган и др., 1980).

Однако надо подчеркнуть, что метод морфофизиологических индикаторов — это метод экологических исследований, определения биологической специфичности в реагировании разных групп животных, популяций и видов на изменения условий существования. При его разработке органомерметрические и ряд биохимических признаков были

выбраны в связи с их жизненно важным значением для организма и высокой способностью чутко реагировать на изменения условий среды. Всегда отмечалось, что к ним нельзя предъявлять чисто морфологические или физиологические требования (Шварц, 1958; Шварц и др., 1968). Метод морфофизиологических индикаторов работает при подборе групп животных — аналогов по возрасту, весу и другим параметрам, иначе не могут быть учтены вполне разумеющиеся возрастные и весовые изменения абсолютных и относительных величин этих показателей. Индикаторы призваны раскрывать биологические особенности отдельных групп животных. Понятно, что единичные исследования небольших выборок животных без тщательного подбора групп и аналогов не могут дать достоверной информации о состоянии популяции или ее отдельных структурных единиц. Таким образом, требования к методу и смысл его применения исключает возможность его использования для популяционных исследований малочисленных, исчезающих видов животных (основной упрек оппонентов метода).

Успешность использования морфофизиологических индикаторов в популяционных исследованиях к настоящему времени подтверждена многочисленными работами на представителях разных классов позвоночных животных. Это работы Л. А. Добринской и ее сотрудников, Э. В. Ивантера, А. Т. Токтосунова и др. Несомненное значение в развитии метода имеет опубликованная монография Л. Н. Добринского (1981), подробно раскрывающая на большом материале морфофизиологические особенности популяций у птиц. Динамический подход существенно расширяет возможности использования метода в популяционных исследованиях.

Видное место в развитии идей С. С. Шварца занимают работы его учеников — коллектива созданной им лаборатории популяционной экологии животных Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР (Свердловск). Они охватывают практически все проблемы популяционной экологии, которые разрабатывались С. С. Шварцем. Широкие исследования внутри- и межпопуляционной изменчивости в пространстве и времени раскрыли ряд важных закономерностей динамики пространственной структуры популяций и ее формирования при резком сокращении численности животных в природных и промышленных ландшафтах; хромосомной и краниологической изменчивости разного уровня пространственного обособления популяций, их фенетического своеобразия; приспособления популяций к горным условиям и пр. (Большаков, 1977; Большаков, Васильева, 1978; Евдокимов, 1979; Гилева и др., 1980).

Несколько подробнее можно осветить работы, касающиеся стержневой проблемы экологии — проблемы функционирования популяций, раскрытия связей между динамикой экологической структуры популяции и динамикой ее численности и продуктивности. Организация этих исследований требует проведения многолетних наблюдений за изменениями структуры и численности популяции на стационарных участках, где непосредственное воздействие человека на популяцию сведено до минимума, а в плане работ С. С. Шварца — широкого комплекса исследований с использованием экологических, биохимических, морфологических и других методов. Наиболее интересные и глубокие материалы получены Г. В. Оленевым на рыжих полевках в Ильменском заповеднике (1979, 1981 а, б и др.). Им определена изменчивость возрастной структуры популяции, убедительно показано, как изменяется роль отдельных поколений в динамике численности популяции текущего и последующего года. Основное значение имеют условия среды и направление отбора. Получили развитие и положения С. С. Шварца (1977, 1980 и др.) об энергетической оценке в отборе и значении «ведущих» и «сопряженных» признаков в ходе приспособления организма и популяции к условиям существования. Особенности приспособления популяции рыжих полевков в период чрезвычайно засушливого года — исключение из размножения сеголеток, депрессия или приостановка роста и развития молодняка, упрощение структуры популяции, а по морфофизиологическим характеристикам — изменения индексов почек и мозга, убедительно доказывают, что в основе реакции животных на экстремальные воздействия лежат изменения обменных процессов, направленные на снижение энергетических затрат организма. Совпадение направленности реакции популяции на засуху и зимние условия, анализ которых провел Г. В. Оленев (1981), свидетельствует о стереотипности приспособительных механизмов на лимитирующие факторы среды. Подобно стрессу или воспалительной реакции, они не имеют жесткой связи с причинными факторами. При этом надо полагать, что определяющая роль в реагировании животных принадлежит «ведущим» признакам — условиям поддержания энергетического баланса, и в первую очередь скорости роста организма в первый месяц жизни (Шварц, Пястолова, 1977).

Представления о специфике сезонных поколений грызунов пополняются материалами по изменчивости мозга (относительных и абсолютных размеров мозга и его отделов) в работах В. А. Яскина (1978, 1980). Связь ее со скоростью роста полевков по полученным данным просматривается достаточно хорошо. Особенно интересен установленный феномен зимней депрессии массы мозга. Уделяя серьезное внимание изменчивости мозга, С. С. Шварц рассматривал ее с позиций изменений метаболизма организма. В этом плане, видимо, и следует рассматривать отмеченные явления — в их связи с особенностями роста и обмена у зимующих поколений грызунов.

Обнаружена относительная сложность возрастной структуры уходящих в зиму полевков. В ней обычно представлены животные разных поколений, включая и ранние — 1-ю и 2-ю поколения. Интересно, что при высокой вариабельности в разные годы

соотношение генераций в данной группе в пределах одного года остается с осени до весны относительно постоянным. Очевидно, что это может быть одним из механизмов поддержания генетической гетерогенности популяции (Оленев, 1981б). Продолжительность жизни и сроки репродуктивного цикла у перезимовавших полевков оказались связаны с условиями года. Элиминация генераций летом идет последовательно, соответственно срокам поступления их в популяцию, практически в каждый период отмирают особи одного возраста. Влияние экологических условий на продолжительность жизни полевков по этим данным становится очевидным. Исключительными «долгожителями» оказались полевки, пережившие засуху (Оленев, 1981а). Кроме того, не исключено, что годовые различия продолжительности жизни полевков являются результатом изменения генетической структуры популяции. Роль экологических механизмов при этом также может быть первичной — посредством изменения возрастной структуры и направления отбора (по Шварцу, 1980).

Для развития проблемы о роли экологических механизмов в изменении генетической структуры популяции особый интерес представляют работы И. П. Гуляевой (1981, 1982) по полиморфизму трансферринов у ряда видов полевков Среднего Урала. Ее данные показали, что при достаточно жестком закреплении в популяции узкочерепных полевков определенного соотношения частот фенотипов (при трехаллельной системе) — на протяжении двух лет отмечены лишь небольшие сезонные флюктуации — достоверные преобразования структуры отмечались у уходящих в зиму генераций в год пика численности. Однако и они были коррелированы средой и отбором в течение зимы, и к весне структура популяции полностью восстановилась. Важно, что изменения генетической структуры по жестко закрепленному гомеостатическими механизмами признаку отмечались после пика в самом начале спада численности и при деформации обычной для этого сезона возрастной структуры популяции. При высокой численности в популяции выпала четвертая многочисленная осень предшествующих лет генерация. Таким образом, изменения возрастной структуры предшествовали изменениям генетической структуры. Удачно подобранный генетический маркер позволил восполнить необходимыми фактическими данными теоретические положения С. С. Шварца о роли экологических факторов в изменении генетической структуры и численности популяции.

Большое внимание уделял С. С. Шварц (1980) вопросам экологической обусловленности фенотипа. По существу эти идеи зародились у него ранее — в период разработки проблем эволюционной экологии. Он всегда подчеркивал, что формирование конституции животных в большой степени определяется условиями существования, особенно в первый месяц жизни, когда они влияют на скорость роста и связанный с ней фенооблик. При этом указывалось, что особый интерес представляет анализ воздействия экологических механизмов становления морфофизиологического облика популяций и естественного отбора.

Популяционные следствия этого процесса С. С. Шварц демонстрировал на материалах, полученных при разработке проблемы метаболической регуляции роста и развития личинок амфибий. Отмечалось наличие в популяциях двух морфофизиологически своеобразных групп сеголеток, прошедших ускоренное и замедленное личиночное развитие. При этом предусматривалась их разная роль в популяционном процессе. Позднее значение популяционных механизмов (метаболитов — продуктов жизнедеятельности и плотности) в фенотипическом проявлении генетически индуцированных опухолей (меланом) было подтверждено на рыбах (Добринская и др., 1977). В этом эксперименте принцип экологической обусловленности фенотипа нашел полное подтверждение.

Представляет интерес изучение явления дифференциации популяции на морфофизиологически своеобразные группы (сезонные, биотопические и пр.), не связанные с проявлением генетического полиморфизма. Следует полагать, что при высокой генетической гетерогенности естественных популяций и гетерозиготности отдельных животных, о чем свидетельствует и высокая гетерогенность сибсов одного помета у грызунов и одной кладки у амфибий (Сюзюмова, 1974; Суханов, Сюзюмова, 1980), проявления морфофизиологического сходства внутри отдельных групп и различий между группами, составляющими популяцию, в основном определяются особенностями фенотипической реализации наследственной программы.

За последние годы проведены широкие экологические исследования и собран большой материал, раскрывающий разные стороны проявления на фенотипическом уровне (групповом и индивидуальном) метаболической регуляции и плотности (по существу популяционных механизмов), биотопической изменчивости и воздействия ряда абиотических факторов. Экспериментальные исследования на амфибиях установили морфофизиологические особенности постметаморфического роста разных групп (Пястолова, 1978; Пястолова, Иванова, 1979, 1980 и др.), влияния условий личиночного развития — фона метаболитов и плотности — на формирование скелета и особенности кроветворения (Сюзюмова и др., 1977).

Морфофизиологическое своеобразие отдельных биотопических внутрипопуляционных группировок особенно выражено у амфибий. Широкие обследования природной популяции остромордой лягушки, относительно слабо подверженной антропогенному прессу, устанавливают обычно определенные морфофизиологические различия по комплексу признаков между животными (в период личиночного развития, выходящими

на сушу и растущими сеголетками) как отдельных микропопуляций — водоемов, так и между экологически сходными микропопуляциями. Вполне убедительные различия наблюдаются в динамике роста и развития личинок, особенностях митотической активности клеток в разные периоды развития, характере роста и развития скелета и соотносительном росте его частей, динамике окислительных процессов и по ряду других параметров (Шупак, 1981; Хайретдинов, 1980; Гатиятуллина, 1982 и др.). Установлено также, что на групповую изменчивость накладывается и изменчивость, связанная со сроками личиночного развития. Весьма демонстративна роль экологических факторов в определении размерных характеристик животных отдельных микропопуляций (Ищенко, 1980) — они относительно совпадают в группах из года в год.

В целом все материалы по групповой биотопической изменчивости амфибий, а также отдельным морфофункциональным возрастным группировкам грызунов позволяют заключить, что в их формировании лежат особенности роста животных. Определяющее значение при этом, как подчеркивал С. С. Шварц, имеют экологические условия и характер отбора. Проблема экологической обусловленности фенотипа, естественно, нуждается в широких, разносторонних исследованиях. Она выходит за рамки популяционной экологии, охватывая проблемы эволюции, биологии развития, генетики и пр. Постановка таких глобальных проблем была характерна для трудов С. С. Шварца. Развитие его идей важно для познания закономерностей функционирования популяций и природных экосистем в целом.

Институт экологии растений и животных
УНЦ АН СССР

Поступила в редакцию
20 июля 1982 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Башенина Н. В. Закономерности географической изменчивости грызунов. — В кн.: Грызуны. М.: Наука, 1980, с. 155.
- Башенина Н. В. Экологическая обусловленность изменений пропорций внутренних органов в онтогенезе мелких млекопитающих. — В кн.: III съезд Всесоюзного териологического общества. Млекопитающие. Т. 1. М., 1982, с. 157—159.
- Бердюгин К. И. Характеристика изменчивости некоторых морфологических и морфофизиологических признаков лесных полевков. — В кн.: Грызуны. М.: Наука, 1980, с. 50—51.
- Большаков В. Н. Основные пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. — В кн.: Общие вопросы экологической физиологии. Тезисы докл. V Всесоюз. конф. Л., 1977, с. 193—194.
- Большаков В. Н., Васильева И. А. Эпигенетический полиморфизм популяций рыжей и красной полевков с разной степенью пространственной изоляции. — В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Межвуз. науч. сб., вып. 5. Саратов, 1978, с. 110—116.
- Варшавский А. А. К изучению географической изменчивости интерьерных признаков грызунов. — В кн.: Грызуны. М.: Наука, 1980, с. 52—53.
- Гатиятуллина Э. З. Изменчивость митотической активности и размеров клеток эпителия роговицы в процессе метаморфоза остромордой лягушки в природных условиях. — В кн.: Вопросы внутривидовой изменчивости роста и развития амфибий. Свердловск, УНЦ АН СССР, 1982, с. 20—55.
- Гилева Э. А., Бененсон И. Е., Большаков В. Н., Прушинская Н. М. К вопросу об интегральной оценке меж- и внутривидовой изменчивости крапивообразных признаков у грызунов. — В кн.: Количественные методы в экологии животных. Л., 1980, с. 45—47.
- Гуляева И. П. Эколого-генетическая структура популяции узкочерепной полевки в разных фазах цикла динамики численности. — В кн.: Териология на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981, с. 24—28.
- Гуляева И. П. Особенности эколого-генетической структуры популяции узкочерепной полевки на разных стадиях цикла динамики численности. — В кн.: Млекопитающие. Т. 1. М., 1982, с. 179—180.
- Добринский Л. Н. Динамика морфофизиологических особенностей птиц. М.: Наука, 1981, 123 с.
- Добринская Л. А., Сюзюмова Л. М., Михайличенко Л. В. К вопросу о роли экзометаболитов на проявление генетически индуцированных меланом у межвидовых гибридов рода *Xiphophorus*. — Экология, 1977, № 3, с. 83—89.
- Евдокимов Н. Г. Исследование механизмов восстановления численности в искусственно разреженной популяции грызунов лесного биоценоза. — В кн.: Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 84—96.
- Ищенко В. Г. Материалы к росту сеголетков остромордой лягушки. — Информац. мат-лы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск, 1980, с. 39—40.
- Коган Б. И., Буреников Л. Ю., Король А. П. и др. Морфологические особенности грызунов чистых линий. — В кн.: Грызуны. М.: Наука, 1980, с. 65—67.
- Новиков Г. А. Очерк истории экологии животных. Л.: Наука, 1980, 286 с.

- Оленев Г. В. Динамика генерационной структуры популяции рыжей полевки в период спада и восстановления численности. — В кн.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 23—32.
- Оленев Г. В. Популяционные механизмы приспособлений к экстремальным условиям среды (на примере рыжей полевки). — Журнал общ. биол., 1981б, 62, № 4, с. 506—511.
- Оленев Г. В. Некоторые закономерности динамики возрастной структуры популяций рыжей полевки на Южном Урале. — В кн.: Териология на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981а, с. 68—71.
- Оленев Г. В., Колчева Н. Е. Возрастная структура популяции рыжей полевки и ее роль в динамике численности. — В кн.: Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982, с. 9—22.
- Пястолова О. А. Влияние условий развития личинок *R. arvalis* на некоторые морфофизиологические особенности сеголеток. — Экология, 1978, № 3, с. 59—63.
- Пястолова О. А., Иванова Н. Л. Постметаморфический рост земноводных. — В кн.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 88—101.
- Суханов С. В., Сюзюмова Л. М. Оценки реакции на трансплантат по гибели ксантофоров у сибсов сеголеток остромордой лягушки. — Информац. мат-лы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1980, с. 49—50.
- Сюзюмова Л. М. Особенности внутрисемейной дифференциации свойств тканевой совместимости у полевок как показатель генетического разнообразия их популяции. — В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Межвузовский сб. Саратов, 1947, вып. 2 (4), с. 5—23.
- Сюзюмова Л. М., Любашевский Н. М., Иванова Н. Л., Гребенникова С. И. Влияние условий развития личинок амфибий на формирование скелета и особенности кроветворения. — Экология, 1977, 3, с. 63—69.
- Хайретдинов Ш. Х. Особенности формирования скелета во внутривидовых группировках остромордой лягушки и жабы. — В кн.: Проблемы экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980, с. 107—109.
- Шварц С. С. 1958—1967, см. Библиографический указатель/Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск, 1973, № 1869, с. 138; № 1478, с. 115.
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. — Там же, № 1870, с. 138.
- Шварц С. С. Материалы к составлению долгосрочного прогноза развития популяционной экологии наземных позвоночных. — Экология, 1972, № 6, с. 11—16.
- Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость и видообразование. Эволюционный и генетический аспекты проблемы. — В кн.: Вопросы териологии. Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977, с. 279—289.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980, 277 с.
- Щупак Е. Л. Особенности роста и развития внутривидовых группировок личинок остромордой лягушки. — В кн.: Вопросы гетерологии. Л.: Наука, 1981, с. 158.
- Яскин В. А. Различия в росте мозга весенних и осенних поколений грызунов. — Мат-лы III съезда Всесоюз. териологич. общества. М.: Наука, 1978, с. 90—91.
- Яскин В. А. Сезонные изменения морфологии головного мозга, основных морфофизиологических показателей и поведения полевок. — В кн.: Адаптации животных к зимним условиям. М.: Наука, 1980, с. 152—159.