

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

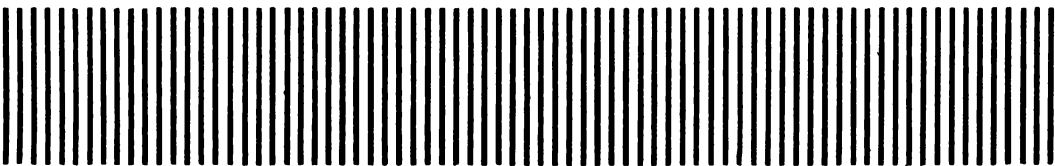
ЭКОЛОГИЯ

1

Январь—февраль

1979

Издательство «Наука»



УДК 591.50

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (по материалам II Международного териологического конгресса)

И. А. Шилов, В. Н. Большаков

Анализ териологических исследований, проведенный во время подготовки к I Международному териологическому конгрессу (Москва, 1974 г.), отчетливо показал, что в 1962—1972 гг. наибольшее количество публикуемых работ касается экологии млекопитающих (Новиков, 1977). В последующие годы эта закономерность сохранилась; экология с ее специфическими методами и принципами исследований продолжала внедряться практически во все разделы териологии. Выявить общие тенденции и направления экологических исследований, основные проблемы, интересующие широкий круг зоологов различных стран мира, при подобном диапазоне экологических работ становится крайне затруднительным. В определенной мере это можно установить по тематике и содержанию докладов, представляемых на международных съездах, поэтому мы считаем необходимым познакомить читателей журнала «Экология» с теми проблемами экологии млекопитающих, которые обсуждались на II Международном териологическом конгрессе (ЧССР, Брно, июнь 1978 г.), главным образом на секции экологии. Напомним, что на I Международном териологическом конгрессе в Москве секция экологии была самой крупной и по числу докладов, и по числу участников. Не изменилось это положение и в Брно — на девяти заседаниях секции было заслушано около 80 докладов, с которыми выступили ученые из 22 стран. Кроме того, экологические материалы были широко представлены в виде демонстраций (около 20 сообщений в плане секционной тематики) и обсуждены на заседаниях нескольких специальных групп по интересам. Если учесть, что более 30 докладов, включенных в повестку дня экологической секции и опубликованных в материалах конгресса, не были зачитаны ввиду отсутствия авторов, экологическая тематика явно превалировала в работе форума териологов.

По-видимому, эти цифры отражают действительное положение в териологии: в течение последних двух-трех десятилетий ощущается неуклонный рост общего числа исследований экологического характера, расширение тематики таких работ и развитие их в направлениях, прямо связанных с потребностями сельского и лесного хозяйства, медицинской практики и других сторон практической деятельности человека. То же можно сказать и о «географии» работ по экологии млекопитающих: по числу сделанных сообщений на первом месте стоят работы советских териологов (26 докладов на секции, 2 сообщения в демонстрациях и 19 опубликованных, но не зачитанных работ), на втором — исследования экологов из Польши (8 докладов, 14 демонстраций) и на третьем — ученых из США (11 докладов и 7 опубликованных сообщений).

Тематика исследований по экологии млекопитающих весьма обширна и многообразна. Среди доложенных на конгрессе работ аутоэкологического характера значительное число посвящено экспериментальной экологии. Обобщающий доклад об основных проблемах экспериментальной экологии как методе, моделирующем экологические явления и

процессы в строго контролируемых условиях, был сделан В. Н. Большаковым и А. В. Покровским (СССР). А. В. Покровский в отдельном сообщении продемонстрировал возможности экспериментального метода на примере памирской полевки: в условиях вивария выявлен ряд особенностей экологии этого вида, ранее неизвестных.

Много докладов было посвящено изучению различных сторон экологической физиологии млекопитающих. Так, в докладе А. Т. Токтосунова (СССР) рассмотрены морфофизиологические особенности горных популяций нескольких видов мелких млекопитающих, в докладе американских исследователей Дж. Ф. Меррит и Дж. М. Меррит — материалы о влиянии подснежных условий на рост и метаболизм грызунов. В последнем сообщении представлены интересные данные об адаптивном значении зимнего понижения веса и метаболизма у *Clethrionomys gapperi* в высокогорном многоснежном районе. Эти данные перекликаются с материалами о сезонных изменениях величины головного мозга полевок, доложенными В. Яскиным (СССР). Е. Берней и Р. Дженнис (США) сделали сообщение о биосинтезе аскорбиновой кислоты, в котором анализируется способность к синтезу витамина и активность этого процесса у представителей 10 отрядов млекопитающих: только летучие мыши не обладают способностью к синтезу аскорбиновой кислоты, у остальных исследованных видов она выражена в различной степени.

Широкое отражение в работе конгресса нашла биоэнергетика. Именно вопросам регуляции энергетического обмена в организме были посвящены обобщающие доклады, сделанные в эколого-физиологическом плане. В частности, удобный перечень типов терморегуляторных реакций изложен на основе литературных сведений П. А. Пантелеевым (СССР). Большой интерес представил доклад Н. В. Башениной (СССР) о закономерностях, определяющих энергетическую стоимость дыхания в зависимости от пола, возраста, функционального состояния и других особенностей организма мелких млекопитающих. В. Гродзинским, создавшим в Кракове (ПНР) одну из наиболее интенсивно работающих групп по изучению биоэнергетики млекопитающих, проведен сравнительный анализ закономерностей энергетического обмена мелких и крупных млекопитающих. В этом сообщении теоретический анализ сопровождался рассмотрением конкретных экспериментальных данных по обыкновенной полевке (вес 22 г) и косуле (вес 22 кг). Интересны и новые данные о биоэнергетике пяти видов грызунов Монголии, изложенные в докладе А. Горецкого и И. Винера (ПНР), материалы по терморегуляции у северного оленя (Н. А. Черных и М. Е. Вишневецкая, СССР) и др. В целом вопросам экологической физиологии на уровне организма было посвящено более десяти сообщений.

По количеству работ и разнообразию объектов, методов и подходов к проблеме на экологической секции конгресса явно преобладали исследования на популяционном уровне — они составили около двух третей всех выступлений. Многие из них содержали описание общих сведений по экологии отдельных видов. Таковы доклады О. Н. Нургельдыева (СССР) по биологии тонкопалого суслика в Туркмении, Г. Маркова и Л. Христова (НРБ) о рыжей полевке в Болгарии, материалы по биологии летучих мышей (И. Гайслер, ЧССР; В. Ханак, ЧССР; Р. Грачик, ПНР), сообщения А. Ружич (Югославия) о биологии обыкновенного хомяка и С. Сулькавы (Финляндия) о биологии питания рыжей полевки, а также интересный доклад Б. Герциг-Страшила (Австрия) о суслике *Xerus xeris*, обитающем в засушливых областях Южной Африки. Можно лишь пожалеть, что количество таких «классических»

аутэкологических исследований на протяжении последних лет неуклонно уменьшается; это, несомненно, отражает переориентировку многих зоологов на более «модные» направления — положение совершенно неправильное, поскольку именно для решения многих из этих направлений (сравнение географических популяций, исследование адаптивных механизмов на популяционном уровне, оценка энергетики популяций) знание деталей экологии вида является необходимым условием.

Характерно, что многие из представленных на конгрессе аутэкологических работ касались особенностей биологии размножения разных видов: доклады В. Лидикера, Дж. Вольфа (США), М. Тейлора (Канада), Дж. Калаби (Австралия), П. Виро (Финляндия), Ф. Дитерлена (ФРГ), Х. М. Алекперова, С. Н. Ерофеевой (СССР) и др. Многие из этих работ содержат интересный материал, постановка таких исследований очень своевременна, поскольку динамика размножения лежит в основе колебаний численности животных.

Проблема динамики численности вот уже в течение нескольких десятилетий занимает центральное место в экологических исследованиях во всем мире. Это определяется не только ее огромной практической значимостью, но и тем, что динамика численности отражает всю сумму реакций вида (популяции) на комплекс внешних воздействий, трансформированный через систему механизмов популяционной авторегуляции. Таким образом, динамика численности представляет собой интегрированный ответ популяции на динамические экологические условия ее жизни. Не случайно поэтому в последние годы термин «динамика численности» все чаще заменяется понятием «динамика популяций»: сейчас имеется много данных, показывающих, что на протяжении популяционных циклов изменяется не только численность, но и возрастная и генетическая структура, физиологические свойства особей и другие популяционные параметры.

На II конгрессе териологов проблема динамики популяций также занимала центральное место. Во многих докладах были приведены материалы по изменениям численности различных видов на протяжении многолетних периодов, часто — в сочетании с данными о динамике других популяционных параметров. Так, в сообщении З. А. Шахмарданова (СССР) были представлены данные о численности многих видов млекопитающих Дагестана и рассмотрены теоретические основы оптимизации численности и ее динамики в отношении ряда видов копытных. А. Пинтер (США) детально проанализировала материалы по динамике численности *Microtus montanus* на северо-западе США, главным образом в связи с влиянием различных факторов на размножение этого вида. Показано, что такое влияние особенно эффективно сказывается ранней весной и в середине лета — в основном через изменения участия в размножении молодых рождения текущего года. В докладе Р. Тамарина (США) приведены интересные данные о популяционной регуляции численности в островной популяции *Microtus breweri*: у этого вида в оптимальных стациях колебания численности почти отсутствуют, грызуны все время живут при высокой плотности, ограничивающим фактором оказываются условия внешней среды — положение, грызунам обычно не свойственное. Популяционная регуляция численности в таких условиях осуществляется главным образом через дисперсию особей в пространстве. Очень интересные результаты о лемминговых циклах представил в своем докладе Ф. Б. Чернявский (СССР), который показал, что по ходу цикла численности меняется ряд демографических и физиологических показателей, а также генетическая структура популяций леммингов.

Большинство данных о динамике структуры популяций по ходу циклов численности, опубликованных в мировой литературе, получено на различных видах грызунов. В связи с этим особый интерес вызвал доклад Х. Хендрикса (ФРГ), в котором на основании многолетних наблюдений за восточноафриканскими копытными (*Redunca redunca*, *Kobus defassa*) показано, что социальная организация их популяций меняется по мере изменения численности и плотности населения.

Ряд докладов был посвящен генерализации закономерностей динамики популяций в виде математических моделей. В частности, Н. Хр. Стенсет (Норвегия) на основе полевых данных по популяционной динамике пашенной полевки в Скандинавии создал имитационную модель, в которой учитывается ряд биологических параметров, в том числе и энергетика. Им же сделан общий теоретический доклад о значении математических моделей в прикладной экологии. Автор исходит из утверждения, что при правильном учете экологических данных математическая модель может стать основой для организации контроля численности грызунов. Под руководством этого ученого работала специальная группа по проблеме «Теоретические аспекты циклов численности грызунов».

В сообщении Я. Козловского (ПНР) была представлена математическая модель динамики продуктивности популяции рыжей полевки, исходными данными для которой служат параметры, легко получаемые при обычных полевых исследованиях: плотность популяции, распределение зверьков по весовым группам и процент беременных самок. При машинной обработке этих данных вводятся дополнительные показатели, касающиеся энергетики организма, которые для данного вида хорошо известны из ранее поставленных опытов; для полных данных о продуктивности необходимо несколько учетов в год. Подобная модель, по мнению автора, может быть использована при расчете годовой продуктивности и ее динамики для любого вида мелких грызунов.

В докладе Д. Ципуришвили с соавторами (СССР) продемонстрирована математическая модель динамики численности и пространственной структуры популяции большой песчанки. Статистико-вероятностная модель заселения нор песчанками на разных фазах изменения численности хорошо совпала с эмпирическими данными и показала закономерный характер использования территории. В полном соответствии с теоретическими представлениями популяционной экологии модель показывает важную роль пространственной структуры и гетерогенности условий в динамике численности исследованного вида.

Особое направление популяционной экологии составляет изучение структуры популяций и внутрипопуляционных отношений как основы целостности и устойчивости популяционных систем. На эту тему сделано несколько обобщающих докладов теоретического характера. И. А. Шилов (СССР) представил материалы о закономерностях формирования структуры популяций у грызунов. Показана роль эколого-физиологических механизмов в формировании и поддержании структуры взаимоотношений во внутрипопуляционных группах. На основе экспериментальных и полевых данных продемонстрирована важная роль типологических особенностей центральной нервной системы и реакции стресса во внутрипопуляционных процессах. Особо подчеркнуто значение разнокачественности особей в составе популяции в формировании устойчивых группировок. Значение стресса в популяционных явлениях рассматривалось и в сообщении А. Ли с соавторами (Австралия). В. Фуллер (Канада) на примере *Clethrionomys gapperi* показал связь плотности населения со скоростью полового созревания, вскрыв таким

образом один из механизмов авторегуляции плотности на популяционном уровне. Д. Стоддарт (Великобритания), известный своими исследованиями обонятельной коммуникации у грызунов, сделал сообщение о роли околушных запаховых желез у бандикута.

Теоретический доклад К. Ота (Япония) касался вопроса о различных типах кривых выживания у красно-серой полевки в различных условиях. Показано, что выживаемость различна в полевых и лабораторных условиях; в последнем случае разные кривые были получены для групп, содержавшихся в кондиционированных и некондиционированных условиях. Различна и выживаемость у животных, рожденных в разное время года. Х. Обар (Япония) рассмотрел возможные пути эволюционного становления разных типов внутривидовой организации млекопитающих.

В ряде докладов были продемонстрированы новые материалы о пространственной и возрастной структуре популяций разных видов (Ж. Мюри, М. Харрис, Канада; Дж. Надью, ФРГ; А. И. Мунтяну, СССР; Д. Хаппольд, Австралия и др.). Много интересных данных о структуре и динамике популяций грызунов представлено в форме демонстраций польскими экологами.

Несколько сообщений советских ученых касались вопроса дифференциации видového населения на уровне популяций. Большой теоретический доклад о роли морфологического подхода к этой проблеме (вопросы фенетики популяций) сделал А. В. Яблоков. Хорошей иллюстрацией к нему послужило сообщение Н. С. Москвитиной и Н. Г. Сучковой об эпигенетическом полиморфизме в популяциях красной полевки в Западной Сибири. Вопросы физиолого-генетической дифференциации млекопитающих рассмотрены Ю. О. Раушенбахом. В докладах В. Н. Большакова, М. В. Попова, Н. Г. Соломонова, Т. С. Гладкиной приведены конкретные материалы о различиях эколого-физиологических свойств популяций, заселяющих разные географические районы.

Ряд докладов был посвящен месту млекопитающих в природных и антропогенных экосистемах. Общий доклад на эту тему сделан Л. Рышковским (ПНР) и Н. Френчем (США), которые входили в руководящий центр Международной рабочей группы по мелким млекопитающим в рамках МБП. Показана роль млекопитающих в трофических и метаболических отношениях в экосистеме, их влияние на растительность, а также значение всех этих процессов в различных типах местообитаний и в связи с деятельностью человека. В ряде работ те же вопросы рассматривались в приложении к конкретным сообществам: М. Кристалди с соавторами проанализировал синэкологические особенности сообществ мелких млекопитающих центральной и южной Италии, Р. Дикехут (ФРГ) — экологическую роль этих животных на охраняемых территориях и т. д. В отдельных докладах затрагивались некоторые формы биогеоэкологических взаимоотношений. Так, Дж. Пиццименти (США) проведен интересный анализ распределения экологических ниш у представителей двух родов перуанских грызунов (*Phyllotis* и *Akodon*). Среди 12 изученных видов не оказалось пар с совпадающими спектрами питания или стациальным распределением; каждый вид занимал специфическую экологическую нишу. Ф. Елленброк (Нидерланды) проанализировал аналогичный вопрос в отношении двух видов землероек. На основании полевых и лабораторных экспериментов он показал, что *Sorex araneus* и *S. minutus* отличаются предпочитаемыми местообитаниями, что ведет к дифференцированному распределению в природе и снижению уровня конкуренции. Уменьшение силы конкуренции через расхождение во времени размножения установлено для нескольких видов гры-

зунов в пустынях Израиля (У. Ритте). В плане взаимоотношений «хищник — жертва» интересные данные получены чехословацкими зоологами (Р. Обртель, Я. Зейда, В. Голишова), проследившими динамику выедания коконов *Diprion pini* лесными грызунами.

При изучении роли млекопитающих в экосистемах все большее внимание уделяется антропогенным изменениям ландшафта и их влиянию на животных, вопросам активного вмешательства в состав фауны с целью повышения эффективности воспроизводства и использования полезных видов и контроля численности вредных. Это направление нашло отражение и в материалах конгресса. Наиболее общий доклад по этой проблеме сделал Г. А. Вороновым (СССР), который проанализировал различные типы антропогенных сукцессий на примере мелких млекопитающих тайги. Влияние крупномасштабных рубок леса на териофауну продемонстрировано также в докладе Г. Киркланда (США). Несколько сообщений, сделанных на заседаниях секции и в виде демонстраций, касались изучения состава и динамики сообществ млекопитающих в агросистемах (М. Микеш, М. Тодорович, И. Савич, Югославия; К. Андржеевска, ПНР и др). Отдельные работы затрагивали и иные стороны влияния человека на териофауну: формирование городских популяций грызунов (И. Гливич с соавторами, ПНР), акклиматизация (Н. П. Лавров, СССР) и др. Всего по биогеоценотической тематике на секции было заслушано около 20 сообщений.

В целом доклады, сделанные на секции экологии, показали, что изучение млекопитающих ведется в широком плане, на различных уровнях (организм — популяция — экосистема), с применением современных методических приемов. Характерна отчетливая практическая направленность большинства исследований. Следует подчеркнуть особенно успешное развитие популяционного направления; в этой области достигнуты большие успехи как в теоретическом плане (развитие представления о популяциях как о целостных саморегулирующихся системах), так и в прикладном аспекте (использование закономерностей популяционного уровня в качестве основы для прогнозирования численности и разработки мер контроля). Вместе с тем бросается в глаза ослабление внимания к аутоэкологическим исследованиям (кроме вопросов биоэнергетики) и еще недостаточное развитие экосистемного подхода к изучению млекопитающих.

Нужно, однако, иметь в виду, что работа одной только секции экологии не отражает всего объема экологических исследований млекопитающих, представленных на конгрессе. На заседаниях секции были сгруппированы доклады, касающиеся почти исключительно мелких млекопитающих, при том — в общетеоретическом плане. Подавляющее число работ, выполненных на других группах (копытные, хищные), а также исследования экологии мелких млекопитающих прикладного характера заслушивались на других секциях (охотничье-промысловых млекопитающих, охраны млекопитающих, прикладной териологии, поведения). Поэтому истинный размах изучения экологии млекопитающих шире, нежели это воспринимается при анализе работы только секции экологии. Проиллюстрируем это на примере некоторых из перечисленных выше секций.

Ряд докладов, представленных на секции, посвященной изучению поведения млекопитающих, был явной эколого-этологической направленности. Так, например, Х. Госсю (Австрия) выявил роль иерархической структуры в социальной организации и лучшей синхронизации активности в стаде альпийских благородных оленей. И. И. Мысленков (СССР) и П. И. Вейнберг (СССР) привели данные о семейно-групповом

образе жизни, охране и маркировке участков обитания и особенностях парцеллярных группировок горала и тура. И. Горачек (ЧССР), изучая социальную структуру и организацию в популяциях ночниц, убедительно показал, что при изучении биологии летучих мышей нужно уделять больше внимания их социальной жизни.

О частных аспектах социального поведения млекопитающих — материнском поведении маралов и песчанок, социальной организации групп у мангуст и бобра, роли окраски при внутривидовой коммуникации, сообщили А. К. Федосенко (СССР), В. Е. Соколов, С. И. Исаев, О. А. Ратникова (СССР), Дж. Руд (ФРГ), американские экологи Дж. Свендсен и Ван Гелдер. Вторая группа феноменологических сведений о экологических аспектах поведения касалась суточной активности канадских снежных баранов (А. Фарр, Ф. Буннель, Канада), девятипоясного броненосца (Дж. Лейн, Д. Гловер, США), землероек (Ф. Елленброк, Нидерланды).

В серии сообщений В. Е. Соколова с сотрудниками (СССР) освещены проблемы анализа феромона агрессивности и феромона принадлежности особи к своему виду, показана интересная для экологов возможность определения социального ранга грызунов по сочетанию ряда биохимических характеристик.

Хотя специальных экологических докладов на секции палеонтологии представлено не было, экологический подход к решению вопросов филогении, проблемы вымирания отдельных видов и групп, а также трансформации териологических комплексов применяется многими палеотериологами. Это особенно характерно для работ советских исследователей: например, К. К. Флеров широко рассмотрел проблему смены териофаун Северного полушария в плейстоцене и голоцене в связи с влиянием разных экологических факторов, в том числе и антропогенных. Аналогичные исследования регионального характера доложены Л. Кордосом (ВНР) по голоцену Венгрии и К. Ковальским (ПНР) по плейстоцену Балкан. Доклад Н. Г. Смирнова (СССР) — пример применения историко-экологического подхода к изучению формирования особенностей современных популяций.

Детальное знание экологии промысловых и охотничьих животных обуславливает их рациональное использование. Именно это определило экологическое содержание многих докладов, представленных на секции охотничье-промысловых млекопитающих. Наиболее значительное число работ посвящено роли в экосистемах и трофическим связям копытных и хищных млекопитающих. Среди внутривидовых исследований первое место по числу докладов занимают работы по изучению пространственной структуры популяции, территориального поведения, размеров индивидуальных участков (16%). В ряде докладов описывается половая и возрастная структура популяции отдельных видов. Относительно небольшое число исследований, против ожидаемого, в данной секции посвящено антропогенным воздействиям: из десяти докладов в семи описывается влияние охоты на популяцию дичи. Практически отсутствовали теоретические исследования, посвященные разработке принципов рациональной эксплуатации популяций охотничье-промысловых животных.

На секции морфологии экологов привлек доклад С. Сулькава (Финляндия), посвященный географической и биотопической изменчивости морфологических признаков обыкновенной бурозубки из Северной Финляндии. Автором обнаружены существенные различия в метрических признаках размеров тела и его частей, строения зубного ряда у зверьков из разных локальных популяций.

Влиянию периодических явлений природы на гематологические и биохимические показатели крови обыкновенного тюленя был посвящен доклад М. Л. Джонсона с соавторами (США). Л. Н. Скурат (СССР) остановилась на роли экологических факторов в морфологических особенностях мерокринных потовых желез у грызунов.

Особенно следует отметить отчетливый экологический подход к изучению самых различных проблем биологии млекопитающих членами советской делегации. Доклады советских ученых не только преобладали численно, но и показали высокий теоретический уровень и важное практическое значение работ по экологии млекопитающих в СССР. Советскими экологами сделаны наиболее широкие теоретические доклады практически по всем направлениям, представленным на конгрессе. Исследования экологии млекопитающих в СССР ведутся в широких масштабах, охватывая все природные зоны и самые различные группы млекопитающих.

В заключение хочется отметить огромный труд организаторов — чехословацких зоологов, которые сделали все возможное для того, чтобы обеспечить организованную и успешную работу конгресса.

Московский госуниверситет
им. М. В. Ломоносова
Институт экологии растений и животных
УНЦ АН СССР

Поступила в редакцию
29 сентября 1978 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Новиков Г. А. Современное состояние териологии. — В сб. Успехи современной териологии. М., «Наука», 1977, с. 111—143.
II Congressus Theriologicus Internationalis. Brno, Czechoslovakia, 1978. Abstracts of papers, p. 461.
-