



Издатель

ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»
Российская Федерация, г.Петрозаводск, пр.Ленина,33

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

№ 3 (33). Сентябрь, 2019

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. В. Ивантер
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов

Редакционная коллегия

Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. Е. Веселов
Т. О. Волкова
Е. П. Иешко
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
А. М. Макаров
А. Ю. Мейгал
В. К. Шитиков
В. Н. Якимов
A. Gugolek B.
J. B. Jakovlev
R. Krasnov
J. P. Kurhinen

Службы поддержки

А. А. Зорина
А. Г. Марахтанов
Е. В. Голубев
С. Л. Смирнова
Н. Д. Чернышева
М. Л. Киреева

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр. Ленина, 33. Каб. 453

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>





УДК 574.01(09)

«ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ПРАВИЛО ШВАРЦА» – ВЗГЛЯД ЧЕРЕЗ ДЕСЯТИЛЕТИЯ

БОЛЬШАКОВ
Владимир Николаевич

д. б. н., Федеральное государственное бюджетное учреждение
Институт экологии растений и животных УрО РАН,
vladimir.bolshakov@ipae.uran.ru

Ключевые слова:
специализированные виды
популяции
адаптация

Аннотация: Академик С. С. Шварц, 100-летие со дня рождения которого экологи отмечают в 2019 г. и который с полным правом может быть назван провозвестником популяционно-экологического мышления, сформулировал закономерность: «специализированные виды всегда лучше приспособлены, чем специализированные внутривидовые формы». Эту закономерность польский академик К. Петрусевич (1979) предложил возвести в ранг «экологического правила Шварца». Многочисленные исследования теплокровных животных (преимущественно млекопитающих) в горных районах и районах Крайнего Севера полностью подтверждают это правило, что имеет существенное значение для современных представлений об экологических механизмах эволюции. В то же время оно неприменимо к холоднокровным животным (рыбы, амфибии), и поэтому целесообразно рассматривать эту закономерность с общебиологической точки зрения как эмпирическое обобщение

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Э. В. Ивантер

Подписана к печати: 07 октября 2019 года

Введение

В ознаменование 100-летия со дня рождения академика АН СССР Станислава Семеновича Шварца (1919–1976 гг.), выдающегося ученого XX в., внесшего значительный вклад в развитие теоретических и прикладных проблем экологии нашей страны, 1–5 апреля 2019 г. в Екатеринбурге прошел крупный международный симпозиум «Экология и эволюция: новые горизонты» (2019), в котором приняло участие более 300 ученых из многих регионов, научных учреждений, вузов России и ряда зарубежных стран. В представленных докладах обсуждалось развитие идей академика в современной экологии. При оценке его наследия следует подчеркнуть, что понятие термина «экология» в годы деятельности С. С. Шварца и в настоящее время существенно изменилось, не только в восприятии научным сообществом, но руководящими организациями и обществом в целом. В последние годы под

термином «экология» подразумевается очень широкий круг вопросов. Об этом отчетливо свидетельствует прошедший в 2017 г. в России Год экологии: среди мероприятий было все – от борьбы с несанкционированными отходами до «экологии танца», но, к сожалению, практически не было значимых научных публикаций, развивающих фундаментальную экологическую науку, ярким представителем которой и был академик С. С. Шварц.

В своем пленарном докладе на симпозиуме я подчеркнул, что С. С. Шварц принадлежал к тому поколению ученых, которыми экология определялась прежде всего как биологическая наука. В одной из своих самых известных книг – «Эволюционная экология животных» (1969) – он писал: «... независимо от известной трансформации во взглядах биологов на предмет и метод экологии, ее основная задача остается неизменной уже в течение 100 лет. Эта задача – изучение жизни животных и растений

в естественной среде обитания в природе». Далее он определяет экологию «как науку, изучающую взаимоотношения животных со средой на популяционном уровне», отмечая, что именно «экология как наука о популяциях заполняет существенный пробел в полноте познания жизни на Земле». Экология как наука о жизни природы переживает сейчас вторую молодость. Возникшая более 100 лет назад как учение о взаимосвязи «организм – среда», экология трансформировалась в науку о структуре природы, науку о том, как работает живой покров Земли и о его целостности.

Аналитический обзор

В докладе на симпозиуме я указывал, что академик П. Л. Горчаковский – коллега С. С. Шварца по многолетней работе в Институте экологии растений и животных УрО РАН и в редколлегии журнала «Экология» (основателем и первым редактором которого с 1970 г. был С. С. Шварц) – назвал его «провозвестником экологического мышления», однако, на мой взгляд, правильнее считать академика С. С. Шварца в первую очередь «провозвестником популяционно-экологического мышления», т. к. он отводил популяциям важнейшую роль, определяя экологию именно как науку о популяциях. Он сформулировал и доказал положение о том, что «популяция – основная, а для высших животных – единственная форма существования вида, обладающая всеми необходимыми условиями для самостоятельного существования и развития в течение неограниченно длительного промежутка времени и способная приспособительно реагировать на изменения внешней среды». Литература, посвященная развитию учения о популяциях и современным конкретным данным о популяционной структуре видов, огромна. Популяционная идея С. С. Шварца в настоящее время полностью востребована, хотя, как и понятие «экология», термин «популяция» стал широко применяться не только в биологической, но и в других областях науки и жизни общества.

Анализ цитирования публикаций работ ученого за период с 1998 по 2017 г. в РИНЦ, а их было отмечено более 4000, показывает, что наибольший интерес для современных экологов имеют его представления о популяциях и экологических механизмах эволюции. Среди многих идей и положений, разработанных С. С. Шварцем и развиваемых позже, заслуживает внимания мнение из-

вестного польского эколога К. Петрусевича. Его статья «Экологическое правило Шварца» была опубликована в юбилейном выпуске журнала «Экология» (Петрусевич, 1979), посвященном 60-летию ученого. К. Петрусевич отметил, что на основе огромного материала по многочисленным морфофизиологическим показателям у десятков видов, собранного и обработанного С. С. Шварцем со своими учениками, подтвержден тезис: «видообразование является отчетливым этапом адаптации, формированием нового, энергетически более экономного приспособления, поэтому специализированные виды всегда лучше приспособлены, чем специализированные внутривидовые формы». Поскольку это явление имеет существенное общебиологическое значение, К. Петрусевич предложил возвести его в ранг «экологического правила Шварца».

За прошедшие 40 лет ссылки на статью К. Петрусевича и термин «экологическое правило Шварца» носят единичный характер. А между тем изучение животных, интенсивно проводящееся как во второй половине XX в., так и в настоящее время в наиболее экстремальных условиях их существования – на Крайнем Севере и в высокогорье, дало много материала для подтверждения этого «правила». Здесь уместно привести слова известного советского зоогеографа и эколога А. А. Насимовича: «Для эколога изучение высокогорий позволяет лучше понять адаптивные возможности животных... В экстремальных условиях высокогорий, так же как в Арктике, Антарктиде и безводных пустынях, где жизнь имеет менее сложную организацию, а факторы, реализующие ее, более очевидны, экологические исследования особенно эффективны (Насимович, 1964, стр. 5).

Во времена С. С. Шварца исследования проводились лично им и его учениками в районах Субарктики с широким использованием метода морфофизиологических индикаторов, а также в горах области, в первую очередь в Уральских горах – от Крайнего Севера до Казахстана (более 2000 км). Многочисленные исследования по изучению приспособлений млекопитающих, проведенные за Полярным кругом и в самых различных горных системах Земли, за десятки лет, прошедших после выхода статьи К. Петрусевича, полностью подтвердили главную идею С. С. Шварца о различном характере приспособлений, направленных на поддержание энергетического баланса у видов и внутривидовых форм. Еще при жизни С. С. Швар-

ца на основании собственных исследований как на Урале, так и в других горных районах (Кавказ, Алтай, горы Средней Азии и др.) и анализа многочисленных литературных данных была написана и опубликована (1972) книга, в которой проанализированы материалы, подтверждающие и развивающие это важнейшее общебиологическое положение эволюционной теории экологических механизмов эволюции. В этом аспекте изучались преимущественно мелкие млекопитающие: насекомоядные, грызуны, зайцеобразные (в основном пищухи), что связано, во-первых, с большей изученностью этих групп и доступностью их для массовых сборов и проведения группового анализа, во-вторых, с приуроченностью их к определенным высотным поясам и местообитаниям и отсутствием у большинства видов значительных вертикальных миграций. Кроме того, представители этих отрядов составляют основу населения различных высотных поясов гор.

По особенностям распространения все млекопитающие, обитающие в горных районах, могут быть разделены на две группы: 1) горные виды, 2) широко распространенные виды, образующие в горах устойчивые популяции. Проведенный нами анализ мировой фауны трех отрядов млекопитающих, составляющих основу населения горных районов (насекомоядные, зайцеобразные, грызуны), показал, что лишь очень небольшое число родов (преимущественно монотипичных и характерных для фауны тропической зоны) и видов млекопитающих относятся к первой группе. Большинство встречающихся в горах мелких млекопитающих являются широко распространенными видами, заселяющими различные высотные пояса (Большаков, 1972).

Исследования показали, что в путях приспособления обеих групп к горным условиям, наряду с проявлением общих, сходных закономерностей, наблюдаются и существенные различия. Сходство заключается в первую очередь в выработке у горных и широко распространенных групп биологических особенностей, направленных на максимальное использование территориальных и пищевых ресурсов соответствующих горных поясов: сходные типы поселений и территориальных группировок, незначительная лабильность показателей суточной активности и тенденция к ее увеличению в горных районах, увеличение спектра потребляемых кормов и отсутствие строгой пищевой специализации, запасание корма на зиму при неустойчивой

кормовой базе, способность депонировать резервные питательные вещества не только в виде жира, но и глюкогена, витаминов (в первую очередь витаминов А и Е). По этим признакам у животных различных высотных поясов можно отметить некоторое сходство с животными, обитающими в аналогичных ландшафтных зонах.

Однако в приспособлениях горных видов и горных популяций широко распространенных видов наблюдаются принципиальные отличия, главным образом в путях поддержания оптимальной плотности и сохранения энергетического баланса.

Поддержание оптимальной плотности у горных популяций широко распространенных видов идет за счет интенсификации размножения, которая обеспечивается различными механизмами: увеличением числа молодых в помете, увеличением периода размножения, числа генераций и т. д. У абсолютного большинства изученных горных видов интенсивность размножения значительно более стабильна и низка, хотя ее потенциальные возможности, как показали наши эксперименты, намного больше реализуемой в природных условиях плодовитости. Низкая интенсивность размножения горных видов должна рассматриваться в зависимости от баланса популяций с ресурсами местообитаний, а не только с хорошей защищенностью последних и в связи с этим более низкой смертностью горных форм. Особенности возрастной структуры и динамики численности горных видов и горных популяций широко распространенных видов, имеющие существенные различия у обеих групп, подтверждают это положение. Экспериментальные исследования показывают, что пониженная интенсивность размножения у некоторых горных видов с лабильным генеративным циклом (тяньшанская, серебристая полевки) представляет собой не устойчивую и стойко закрепленную их особенность, а определяется совершенно конкретными факторами среды. Однако невысокая и стабильная численность помета у горных видов должна рассматриваться как наследственно закрепленное, выработанное естественным отбором свойство. У горных популяций широко распространенных видов численность помета, наоборот, является одним из наиболее изменчивых показателей, отражающих реакцию вида на конкретные условия среды.

Принципиально различны у обеих групп и пути поддержания энергетического баланса

в горных условиях. Если у широко распространенных видов обитание в горах связано с интенсификацией обмена веществ, что, в частности, находит свое выражение в комплексе морфофизиологических изменений (увеличение относительного веса сердца, почек, содержания гемоглобина и т. д.), то у горных видов приспособления к горным условиям не сопровождаются увеличением внутренних органов или интенсификацией их функций. Можно предполагать, что в приспособлениях видов ведущую роль играют биохимические изменения, которые делают излишними выраженные изменения анатомических особенностей.

Анализ современной литературы показывает, что конкретные механизмы приспособления близких видов на тканевом уровне до настоящего времени недостаточно ясны, хотя гипотеза о биохимической сущности этого процесса высказывалась неоднократно, в том числе и С. С. Шварцем (Шварц и др., 1964; Шварц, 1969).

Последующие исследования ученых по изучению как горных видов, так и горных популяций широко распространенных видов в разных горных системах за прошедшие десятки лет полностью подтвердили изложенное выше. В частности, особенно интенсивно они проводились на Урале учениками и последователями С. С. Шварца и на Кавказе учеными научной школы члена-корреспондента АН А. К. Темботова – Института горных территорий им. А. К. Темботова (г. Нальчик). Итоги этих работ подведены как в многочисленных статьях и монографиях, так и в материалах регулярно проводимых этими институтами конференций, например, в 1977, 1982, 2002 гг. в Свердловске (Екатеринбург) (Экология, методы..., 1977; Экологические проблемы..., 2002), в Воркуте (1989 г.), а начиная с 2005 г. регулярно каждые два года – на Кавказе (Майкоп, Сухуми, Нальчик) (Экология млекопитающих..., 1997; Горные экосистемы, 2005, 2017) проходят конференции по изучению горных территорий и их компонентов с публикацией материалов, подтверждающих правомерность обобщения академика С. С. Шварца применительно к горным млекопитающим (например: Млекопитающие горных территорий..., 2005; Барагунова и др., 2017; Боттаева и др., 2019). Аналогичные закономерности были установлены С. С. Шварцем и его коллегами при изучении животных Субарктики (Шварц, 1963; Шварц, Ищенко, 1971). С. С. Шварц убедительно показал, что освоение многи-

ми видами животных Субарктики происходит без заметных изменений интенсивности обмена веществ, а уровень метаболизма типичных автохтонов Севера (обского лемминга, полевки Миддендорфа и др.) даже ниже, чем родственных им форм, распространение которых ограничено более южными широтами. При этом имелось в виду, что у некоторых мелких млекопитающих в условиях Крайнего Севера повышение сопротивляемости по отношению к низкой температуре должно рассматриваться в первую очередь как приспособление к низким летним (а не зимним) температурам (Шварц, 1963). Эти исследования сейчас уже считаются классической и находят свое развитие во многих научных учреждениях страны. Так, можно назвать работы якутских ученых под многолетним руководством члена-корреспондента РАН Н. Г. Соломонова.

В своей статье К. Петрусевич приводит в доказательство вывода С. С. Шварца его данные об относительном весе сердца птиц, обитающих на Севере, особо подчеркивая, что индекс сердца арктических видов-автохтонов практически не отличается от индекса сердца особей видов умеренных широко распространенных видов: индекс сердца у представителей арктических популяций отчетливо больше, чем у популяций тех же видов умеренных широт, что отражает ту же закономерность, что и у млекопитающих. Однако применительно к птицам «экологическое правило Шварца» требует дальнейших исследований и уточнения из-за крайне короткого гнездового периода многих видов птиц на Крайнем Севере, и также их миграций в южные районы, **когда неясно, к каким условиям следует рассматривать их приспособления.** Подобных сравнительных исследований за последние годы не проводилось, хотя работы по изучению перелетов, например, соколов, гнездящихся на Ямале, в Ирак, где они обитают не менее 7–8 месяцев, ведутся сотрудниками Арктического научно-исследовательского стационара Института экологии растений и животных УрО РАН в г. Лабытнанги Ямало-Ненецкого округа.

И все же возникает вопрос: формулировка «экологическое правило Шварца» правомерна только для теплокровных позвоночных (млекопитающих и птиц) или эта закономерность проявляется и у холоднокровных – амфибий и рыб? Многочисленные исследования амфибий в Субарктике, начатые еще лично С. С. Шварцем и его коллегами, показали, что определяющим фактором

здесь является температура среды.

Если сравниваемые группы животных выделены правильно, если оценка их показателей проведена в соответствии с требованиями статистики, то можно быть уверенным в реальности констатируемых отличий между группами животных. Это первый и самый важный этап исследований. Дальнейшая работа заключается в экологическом анализе полученных данных. Сущность его сводится к сопоставлению морфологических и физиологических показателей животных с их образом и условиями жизни. Чем разнообразнее используемый при этом материал, тем интереснее выводы, полученные при применении метода морфофизиологических индикаторов.

У субарктических популяций амфибий скорость роста и развития животных практически пропорциональна температуре в субарктических широтах, где водоемы зимой полностью промерзают, метаморфоз лягушек протекает в более быстром темпе, чем в южных районах. Во всех случаях эта закономерность – популяционное приспособление, а не видовое, т. к. специализированных видов амфибий в Субарктике нет. Сравнение адаптаций амфибий на популяционном уровне удалось провести на Урале сотрудниками Института экологии растений и животных УрО РАН в последние годы.

Интересные исследования по обсуждаемой проблеме были проведены на Урале по расселению южного вида амфибий – озерной лягушки. Случайно завезенный в конце 90-х гг. XX в. в водоемы – охладители тепловых электростанций Среднего Урала, этот вид не только быстро приспособился к новым условиям обитания, но к настоящему времени уже активно заселяет естественные, «холодные» для озерной лягушки местообитания в бассейнах рек Пышма, Исеть, Сысерть и др., причем, как показали детальные исследования, каких-либо заметных изменений био-

логических особенностей уральских популяций южного вида-вселенца и популяций видов, характерных для Среднего Урала (травяная, остромордая лягушка), нет, видовые приспособления уральских видов к среде обитания не отличаются от таковых южного вида – это касается величины кладки, скорости развития головастика, продолжительности жизни и т. д. (Иванова, 1995; Иванова, Большаков, 2018).

Изучение морфофизиологических индикаторов у рыб Севера (Обской бассейн) позволили С. С. Шварцу, Л. А. Добринской, Л. Н. Добринскому (Шварц и др., 1965) высказать мысль о том, что между рыбами и наземными позвоночными наблюдаются принципиальные различия в характере проявления наиболее общих морфофизиологических закономерностей. Это связано, очевидно, в первую очередь с тем, что у рыб, как показали более поздние работы, адаптации к среде выработались исключительно как адаптации к температуре (Голованов, 2013). Проявление различных форм температурных адаптаций происходит на основе физиолого-биохимических и поведенческих реакций (Немова, Высоцкая, 2004).

Заключение

Таким образом, сформулированная С. С. Шварцем закономерность, которая по предложению польского академика К. Петрусевича была возведена в ранг «экологического правила Шварца», получила подтверждение в многолетних исследованиях адаптаций млекопитающих горных районов и Крайнего Севера, что имеет существенное значение для развития современных представлений об экологических механизмах эволюции. В то же время это правило неприменимо для холоднокровных позвоночных, поэтому в целом его целесообразно вслед за В. И. Вернадским воспринимать как эмпирическое обобщение.

Библиография

- Барагунова Е. А., Лампежева Р. М., Сабанова Р. К., Тхабисимова М. М., Абазокова Ф. Б., Хуранова Е. Р. Сравнительная характеристика гематологических и морфофизиологических показателей водяной полевки (*Arvicola terrestris rufescens* Sat.) горной и предгорной популяции центрального Кавказа // Современные проблемы науки и образования. 2017. № 3. С. 148–155. URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=26476>.
- Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 200 с.
- Боттаева З. Х., Темботова Ф. А., Емкужева М. М., Берсекова З. А., Чапаев А. Х. Влияние эколого-географических факторов в широтно-долготном градиенте на систему «красной» крови автотона Кавказа – гудаурской полевки (*Chionomys gud*) // Экология. 2019. № 1. С. 30–39. DOI: 10.1134/S0367059719010013.

- Голованов В. К. Температурные критерии жизнедеятельности рыб . М.: Полиграф-Плюс, 2013. 300 с.
- Горные экосистемы и их компоненты . Труды Междунар. конф., Нальчик, 4–9 сент. 2005 г. / Отв. ред. Ф. А. Темботова. Нальчик, 2005. Т. 1–2. 200 с.
- Горные экосистемы и их компоненты . Материалы VI Всерос. конф. с междунар. участием, посвящ. Году экологии в России и 100-летию заповед. дела в России / Под ред. Ф. А. Темботовой. Махачкала: АЛЕФ, 2017. 227 с.
- Иванова Н. Л. Особенности экологии озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), интродуцированной в водоемы-охладители // Экология. 1995. № 6. С. 473–476.
- Иванова Н. Л., Большаков В. Н. О расселении озерной лягушки на Среднем Урале // Фауна Урала и Сибири. 2018. № 2. С. 69–71. DOI: 10.24411/2411-0051-2018-1020.
- Млекопитающие горных территорий . Материалы Междунар. конф., 4–9 сент. 2005 г. / Отв. ред.: В. В. Рожнов, Ф. А. Темботова. М.: КМК, 2005. 215 с.
- Насимович А. А. Жизнь животных в горах на больших высотах (Гималаи, Килиманджаро, Анды; обзор зарубежных данных) // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69. Вып. 5. С. 5–15.
- Немова Н. Н., Высоцкая Р. У. Биохимическая индикация состояния рыб . М.: Наука, 2004. 215 с.
- Петрусевич К. Экологическое правило С. С. Шварца // Экология. 1979. № 2. С. 8–11.
- Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике . Свердловск, 1963. Т. 1. Млекопитающие. 133 с.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных: экологические механизмы эволюционного процесса . Свердловск, 1969. 197 с.
- Шварц С. С., Большаков В. Н., Пястолова О. А. Новые данные о различных путях приспособления животных к изменению среды обитания // Зоологический журнал. 1964. Т. 43. Вып. 4. С. 483–487.
- Шварц С. С., Добринская Л. А., Добринский Л. Н. О принципиальных различиях в характере эволюционных преобразований у рыб и высших позвоночных животных // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция: Труды Всесоюз. совещ. Свердловск: УФАН СССР, 1965. С. 59–76.
- Шварц С. С., Ищенко В. Г. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике . Свердловск, 1971. Т. 3. Земноводные. 60 с.
- Экологические проблемы горных территорий. Международный год гор на Среднем Урале . Материалы междунар. науч. конф., 18–20 июня 2002 г. / Науч. ред. А. Г. Васильев. Екатеринбург: Академкнига, 2002. 299 с.
- Экология и эволюция: новые горизонты . Материалы Междунар. симп., посвящ. 100-летию акад. С. С. Шварца, Екатеринбург, 1–5 апр., 2019 г. / Редкол.: А. Г. Васильев (отв. ред.) и др. Екатеринбург: Гуманит. ун-т, 2019. 698 с. URL: https://ipae.uran.ru/sites/default/files/publications/ipae/2300_2019_conf_shwartz_proceedings.pdf
- Экология, методы изучения и организация охраны млекопитающих горных областей / Отв. ред. А. В. Покровский. Свердловск, 1977. 122 с.
- Экология млекопитающих горных территорий: популяционные аспекты . Материалы Всерос. совещ., Нальчик (Приэльбрусье). Майкоп, 9–14 июня, 8–11 окт. 1997 / Редкол.: А. К. Темботов (гл. ред.) и др. Нальчик: Эль-Фа, 1997. 182 с.

SHVARTZ ECOLOGICAL RULE – A LOOK THROUGH DECADES

BOLSHAKOV
Vladimir Nikolaevich

DSc, URORAN, vladimir.bolshakov@ipae.uran.ru

Key words:

ecology
specialized species. population
adaptation

Summary: RAS Academician S. S. Shvartz, whose 100th anniversary is celebrated by ecologists in 2019, can rightly be called a harbinger of population-ecological thinking. He formulated the regularity: «specialized species are always better adapted than specialized intraspecific forms». Polish Academician K. Petrusevich (1979) proposed to raise this regularity to the rank of “Shvartz ecological rule”. Numerous studies of warm-blooded animals (mainly mammals) inhabiting mountain regions and regions of the Far North completely confirm this rule, which is essential for modern ideas of ecological mechanisms of evolution. At the same time, it is not applicable to cold-blooded animals (fish, amphibians), and therefore it is advisable to consider this pattern from a General biological point of view as an empirical generalization.

Reviewer: E. V. Ivanter

Published on: 07 October 2019

References

- Baragunova E. A. Lampezhova R. M. Sabanova R. K. Thabisimova M. M. Abazokova F. B. Huranova E. R. Comparative characteristics of hematological and morphophysiological indicators of the water river (*Arvicola terrestris rufescens* Sat.) of the mountain and pre-mountain populations of the Central Caucasus, *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya*. 2017. No. 3. P. 148–155. URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=26476>.
- Bol'shakov V. N. Ways to adapt small mammals to mountain conditions. M.: Nauka, 1972. 200 p.
- Bottaeva Z. H. Tembotova F. A. Emkuzheva M. M. Bersekova Z. A. Chapaev A. H. Effect of Ecogeographic Factors along Latitudinal-Longitudinal Gradient on the Red Blood System of the Caucasian Snow Vole (*Chionomys gud*), *Ekologiya*. 2019. No. 1. P. 30–39. DOI: 10.1134/S0367059719010013.
- Ecological problems of mountain areas. International Year of the Mountains in the Middle Urals. *Materialy mezhdunar. nauch. konf.*, 18–20 iyunya 2002 g., Nauch. red. A. G. Vasil'ev. Ekaterinburg: Akademkniga, 2002. 299 p.
- Ecology and Evolution: New Challenges. *Materialy Mezhdunar. simp., posvyasch. 100-letiyu akad. P. P. Shvarca*, Ekaterinburg, 1–5 apr., 2019 g., Redkol.: A. G. Vasil'ev (otv. red.) i dr. Ekaterinburg: Gumanit. un-t, 2019. 698 p. URL: https://ipae.uran.ru/sites/default/files/publications/ipae/2300_2019_conf_shvartz_proceedings.pdf.
- Ecology of mountain mammals: population aspects. *Materialy Vserop. sovesch.*, Nal'chik (Priell'brus'e). Maykop, 9–14 iyunya, 8–11 okt. 1997, Redkol.: A. K. Tembotov (gl. red.) i dr. Nal'chik: El'-Fa, 1997. 182 c.
- Ecology, methods of study and organization of the protection of mountain mammals, *Otv. red. A. V. Pokrovskiy. Sverdlovsk*, 1977. 122 p.
- Golovanov V. K. Temperature criteria for fish activity. M.: Poligraf-Plyus, 2013. 300 p.
- Ivanova N. L. Bol'shakov V. N. On the dispersal of marsh frog in the Middle Urals, *Fauna Urala i Sibiri*. 2018. No. 2. P. 69–71. DOI: 10.24411/2411-0051-2018-1020.
- Ivanova N. L. Features of Ecology of the Lake Frog (*Rana ridibunda* Pall.) Introduced into Cooling Reservoirs, *Ekologiya*. 1995. No. 6. P. 473–476.
- Mountain Mammals. *Materialy Mezhdunar. konf.*, 4–9 sent. 2005 g., *Otv. red.:* V. V. Rozhnov, F. A. Tembotova. M.: KMK, 2005. 215 p.
- Mountain ecosystems and their components. *Materialy VI Vserop. konf. s mezhdunar. uchastiem, posvyasch. Godu ekologii v Rossii i 100-letiyu zapoved. dela v Rossii*, Pod red. F. A. Tembotovoy. Mahachkala: ALEF, 2017. 227 p.
- Mountain ecosystems and their components. *Trudy Mezhdunar. konf.*, Nal'chik, 4–9 sent. 2005 g., *Otv. red. F. A. Tembotova. Nal'chik*, 2005. T. 1–2. 200 p.
- Nasimovich A. A. The life of animals in the mountain hights (the Himalayas, Kilimanjaro, Andes; survey of foreign data), *Byulleten' MOIP. Otd. biol.* 1964. T. 69. Vyp. 5. P. 5–15.
- Nemova N. N. Vysockaya R. U. Biochemical indication of fish state. M.: Nauka, 2004. 215 p.

- Petrusevich K. Shvart's ecological rule, *Ekologiya*. 1979. No. 2. P. 8–11.
- Shvarc S. S. Bol'shakov V. N. Pyastolova O. A. New data on various pathways of the adaptation of animals to the changes of environment, *Zoologicheskiy zhurnal*. 1964. T. 43. Vyp. 4. P. 483–487.
- Shvarc S. S. Dobrinskaya L. A. Dobrinskiy L. N. About fundamental differences in the nature of evolutionary transformations in fish and higher vertebrate animals, *Vnutrividovaya izmenchivost' nazemnyh pozvonochnyh zhivotnyh i mikroevolyuciya: Trudy Vsesoyuz. sovesch. Sverdlovsk: UFAN SSSR*, 1965. P. 59–76.
- Shvarc S. S. Ischenko V. G. Ways of adaptation of terrestrial vertebrates to subsistence conditions in the Subarctic. Sverdlovsk, 1971. T. 3. *Zemnovodnye*. 60 p.
- Shvarc S. S. *The Evolutionary Ecology of Animals: ecological mechanisms of the evolutionary process*. Sverdlovsk, 1969. 197 p.
- Shvarc S. S. Ways of adaptation of terrestrial vertebrates to subsistence conditions in the Subarctic. Sverdlovsk, 1963. T. 1. *Mlekopitayuschie*. 133 p.