

Институт экологии растений и животных УрО РАН

ЭКОЛОГИЯ: ФАКТЫ, ГИПОТЕЗЫ, МОДЕЛИ

Материалы конференции молодых ученых,
посвященной 170-летию В.В. Докучаева
11–15 апреля 2016 г.



Екатеринбург

ЮШККИ

2016

УДК 574 (061.3)

Э 40

*Материалы конференции изданы при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований (№ 16-34-10069).*



РОССИЙСКИЙ
ФОНД
ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ
ИССЛЕДОВАНИЙ



ИЦАЭ



ЭВОЛЮЦИС



Экология: факты, гипотезы, модели. Материалы конф. молодых ученых, 11–15 апреля 2016 г. / ИЭРиЖ УрО РАН — Екатеринбург: Гощицкий, 2016 — 160 с.

В сборнике опубликованы материалы Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 170-летию В.В. Докучаева «Экология: факты, гипотезы, модели». Мероприятие проходило в Институте экологии растений и животных УрО РАН с 11 по 15 апреля 2016 г. Работы посвящены проблемам изучения биологического разнообразия на популяционном, видовом и экосистемном уровнях, этологии, анализу экологических закономерностей эволюции, поиску механизмов адаптации биологических систем к экстремальным условиям, а также популяционным аспектам экотоксикологии, радиобиологии и радиоэкологии.

В оформлении обложки использована фотография победителя фотоконкурса конференции С.Г. Мещерягиной «Приморские саванны».

ISBN 978-5-98829-051-3

© Авторы, 2016

© ИЭРиЖ УрО РАН, 2016

© Оформление. Издательство «Гощицкий», 2016

Правило Бергмана — прошлое, настоящее и неопределенное будущее (к 170-летию опубликования)

пленарный доклад

М.В. Винарский

Санкт-Петербургский государственный университет

Ключевые слова: географическая изменчивость, размер тела животных, экоморфологические правила, история экологии.

ВВЕДЕНИЕ

Правило Бергмана (ПБ), сформулированное почти 170 лет назад (Bergmann, 1847), является вторым по старшинству из так называемых «экогеографических правил», уступаая лишь «правилу Глогера», датированному 1833 годом (Лукин, 1940). Несмотря на длительный срок его обсуждения, ПБ до сих пор остается одной из самых популярных тем в макроэкологии. Сейчас, в эпоху бурного развития цифровых технологий, появления крупных баз данных и новых возможностей для их статистического анализа, интерес к ПБ заметно вырос, что можно увидеть хотя бы по росту числа посвященных ему научных статей и ссылок на них в наукометрической базе данных Web of Science (рис. 1). Тем не менее, возросшие аналитические возможности не только дают ответ на старые вопросы, но открывают и новые перспективы в развитии учения о географической изменчивости размеров тела животных. В этом сообщении мне бы хотелось ретроспективно взглянуть на основные этапы развития ПБ и оценить возможности дальнейшего прогресса в изучении проблемы.

ИСТОРИЯ ПРАВИЛА БЕРГМАНА

Как отмечал Г.П. Дементьев (1935), первые наблюдения за географической изменчивостью размеров тела животных и первые же попытки объяснения её закономерностей принадлежат ещё средневековым авторам, одним из которых был император Священной Римской Империи Фридрих II Гогенштауфен — автор трактата об охоте с ловчими птицами (около 1240 года). Император уже знал, что ловчие сокола северных широт крупнее, чем их сородичи на юге, и даже усматривал некую связь между размерами тела и температурой окружающей среды (Дементьев, 1935).

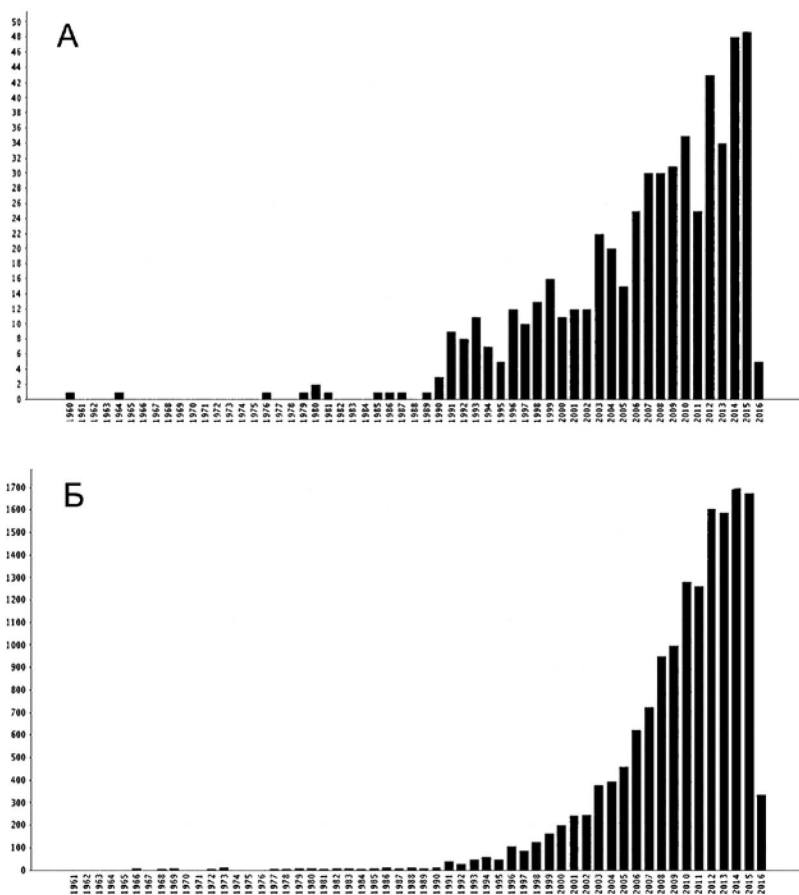


Рис. 1. Абсолютное число опубликованных статей (А) и ссылок на них (Б) с ключевым словом «правило Бергмана» по данным Web of Science (дата доступа: 05.04.2016).

Однако подлинно научный подход к проблеме возник много позже. Немецкий физиолог Карл Бергман в 1847 г. так выразил закономерность, впоследствии получившую его имя: «Если имеются два вида животных, которые отличаются друг от друга только по величине тела..., то их географическое распространение определяется величиной...: меньший будет нуждаться в более теплом, а больший в более холодном климате» (Bergmann, 1847, цит. по Лукин, 1940). Используя доступные ему данные о терморегуляции теплокровных

животных, Бергман предложил и причинно-следственное объяснение связи между температурой окружающей среды и размерами тела птиц и млекопитающих, на многие десятилетия вперед ставшее классическим и почти общепринятым (Шмидт-Ниельсен, 1987).

Последующие авторы предлагали собственные формулировки для ПБ, одна из которых звучит так: ПБ — это «тенденция организмов быть мельче при высоких температурах и на низких широтах и крупнее при низких температурах и в высоких широтах» (Meiri, 2011).

Уже к середине XX в. по вопросу о географической изменчивости размеров тела животных был накоплен большой массив эмпирических данных и литературы (обзор см. Лукин, 1940). Были сформулированы два основных подхода к анализу данных: на внутри- (сравнивались популяции одного вида с разных широт) и межвидовом (сравнивались паттерны географической изменчивости у ряда близкородственных видов, обычно из состава одного рода, иногда семейства) уровнях. Обычно следовал вывод о том, что ПБ представляет собой закономерность, которой подчиняется большинство (но не все) видов наземных млекопитающих и птиц с достаточной широкими ареалами, чтобы охватить большой диапазон широт и климатических зон. Обсуждались и явные исключения из ПБ, такие как роющие млекопитающие, обитающие в подземных убежищах со специфическим микроклиматом (Майр, 1968).

Пожалуй, наиболее важным теоретическим вкладом в проблему изменчивости размеров животных в рассматриваемую эпоху стало разработанное Дж. Хаксли (Huxley, 1939) учение о клинах. По Хаксли, клиной именуется количественный градиент, выражающийся в непрерывном и постепенном изменении некоторого признака во всем ареале вида или в части ареала. Таким образом, «бергмановская» изменчивость может трактоваться как частный случай клинальной изменчивости.

Хотя уже в книге Е.И. Лукина (1940) и обзорной статье К. Рэя (Ray, 1960) содержались некоторые сведения о холоднокровных животных, изменчивость размеров которых подчинялась ПБ, в целом считалось, что для пойкилотермных организмов выявленная Бергманом закономерность не валидна. Хотя бы потому, что к ним неприменимо классическое объяснение этого правила, основанное на терморегуляции (Шмидт-Ниельсен, 1987; Bergmann, 1847). При этом ряд авторов пытались или оспорить терморегуляционное объяснение (Scholander, 1955), или вообще отвергнуть ПБ как статистический артефакт, не имеющий объективной реальности (Geist, 1987). Однако эти попытки не получили широкой поддержки и не повлияли на широкую цитируемость ПБ и его стандартного объяснения в учебниках по экологии и физиологии животных.

СОВРЕМЕННОСТЬ И НЕОПРЕДЕЛЕННОЕ БУДУЩЕЕ

Старт современного этапа в развитии ПБ может быть совершенно объективно датирован началом 1990-х гг., когда начался экспоненциальный рост числа исследований, посвященных обсуждаемой проблеме (рис. 1). Я склонен объяснять этот феномен тем, что в 1990-е гг. вычислительные мощности персональных компьютеров настолько выросли, а их стоимость настолько упала, что использование современных статистических алгоритмов и обсчет больших массивов данных стали достоянием не только крупных групп исследователей с доступом к вычислительным центрам, но и рядового эколога, установившего компьютер у себя в кабинете или даже дома на кухне.

Информационная революция в экологии животных имела несколько важных последствий. Во-первых, резко повысились требования к качеству статистических выкладок, используемых в качестве доказательной базы в пользу или против реальности бергмановских клин. Те способы доказательств, которые представлялись вполне достаточными Е.И. Лукину (1940) и Э. Майру (1968) 50 и более лет тому назад (рис. 2), в настоящее время выглядят наивно. Во-вторых, широкое внедрение такого исследовательского приема как мета-анализ и обсчет очень объемных баз данных позволили впервые оценить, насколько же широко распространены бергмановские клины в природе и, стало быть, подвергнуть ревизии сам статус ПБ как особой экологической закономерности. В-третьих, перестала отвергаться идея о принципиальной невозможности существования бергмановских клин у пойкилотермов. Отчасти этому способствовало накопление эмпирических данных об изменчивости рыб, рептилий и беспозвоночных (см. обзор Винарский, 2013), а отчасти — результаты многочисленных экспериментов по их выращиванию в различных температурных режимах, обобщенные Д. Эткинсоном (Atkinson, 1994) в статье, посвященной так называемому правилу «температура — размер тела» у нетеплокровных организмов.

Если кратко суммировать современные достижения в изучении ПБ, то их можно свести к нескольким важнейшим пунктам:

1. ПБ не является статистическим артефактом (см. Geist, 1987) и ему подчиняется большинство видов птиц и наземных млекопитающих, то есть представителей именно тех классов животных, для которых ПБ предложено (таблица), включая и вид *Homo sapiens* (Foster, Collard, 2013). Широкая распространенность бергмановских клин (> 65%) подтверждает валидность правила, но не позволяет трактовать его как «закон» ввиду большого числа исключений.

2. Бергмановские клины могут выявляться как на внутри-, так и межвидовом уровне. В последнем случае анализируются широтные изменения средних размеров животных в составе многовидовых со-

Длина и ширина черепов некоторых североамериканских видов млекопитающих из различных географических пунктов

Вид и местонахождение	Максимальная		Средняя		Минимальная	
	длина	ширина	длина	ширина	длина	ширина
<i>Taxidea americana</i>						
Север (Гулсонов залив и др.)	5.22	3.50	5.00	3.18	4.92	2.97
Юг (штат Оклахома и др.)	4.75	3.07	4.62	2.92	4.50	2.80
<i>Putorius vison</i>						
Аляска (— 35 и 0°)³	3.02	1.90	2.68	1.58	2.30	1.40
Нью-Йорк (— 5 и 0°)	2.80	1.48	2.40	1.34	2.17	1.18
<i>Mustela americana</i>						
Нид Ривер (— 35 и — 30°)	3.50	2.12	3.39	2.07	3.35	2.02
<i>Mustela americana</i>						
Река Юкон (— 35 и — 10°)	3.55	2.15	3.34	1.98	3.00	1.73
Форт Гуд Хоп (— 35 и — 30°)	3.57	2.05	3.24	1.95	3.15	1.73
Верхнее озеро (— 15 и — 5°)	3.24	1.89	3.14	1.76	3.02	1.65
Север штата Нью-Йорк (0 и + 5°)	3.10	1.68	3.02	1.61	2.92	1.50

Рис. 2. Способ доказательства валидности ПБ, принятый в первой половине XX века (по Лукину, 1940).

Таблица. Распространенность бергмановских клин у птиц и наземных млекопитающих (по данным разных авторов)

Класс	Доля видов, подчиняющихся ПБ,%	Источник
Mammalia	65.1	Meiri, Dayan, 2003
	70.9	Ashton et al. 2000
Aves	72.3	Meiri, Dayan, 2003
	76.0	Ashton, 2002

обществ, относящихся к одному высшему таксону или экологической группе.

3. Ситуация с холоднокровными организмами менее очевидна. Хотя ряд таких видов демонстрирует «бергмановскую» изменчивость размеров тела, но не менее часты случаи образования «противобергмановских» клин, когда размеры тела статистически значимо сокращаются при обитании в высоких широтах и/или пониженных температурах. У беспозвоночных нередко выявляются также U-образные клины (когда максимальный размер тела наблюдается в умеренных широтах и/или при средних температурах). Однако до сих пор число пойкилотермных видов (особенно беспозвоночных), изученных в контексте ПБ, остается ничтожной по сравнению с их

глобальным видовым богатством, что не позволяет ставить вопрос о валидности ПБ для холоднокровных животных в целом (Винарский, 2013).

4. Не удалось обнаружить единого механизма, отвечающего за формирование бергмановских клин в естественных условиях. Даже применительно к наземным млекопитающим и птицам выдвинуто несколько гипотез, дополняющих классическое объяснение (Bergmann, 1847), или альтернативных ему. Ещё большее разнообразие гипотез представлено для объяснения существования подобных клин у пойкилотермных животных. В частности, отмечается, что более крупные размеры в высоких широтах создают животным некоторые селективные преимущества. Например, за счет того, что относительно более крупное животное успешнее добывает пищу, накапливает больше жировых отложений на случай зимовки или нехватки пищи, что самки более крупных размеров более плодовиты и т.д.

В целом, все множество современных гипотез, связанных с ПБ, можно разделить на три большие группы:

1. Бергмановские клины реальны, но ПБ не имеет собственного механизма, поскольку отбор определяет не размеры тела как таковые, а иные признаки, с которыми коррелируют размеры животных (Cushman et al., 1993). Клина возникает как побочный эффект совершенно других адаптивных процессов (Gaston, Blackburn, 2000).

2. Географическая изменчивость обусловлена прямым модифицирующим воздействием средовых факторов (например, температуры) на размеры тела животных. Поэтому ПБ никак не связано ни с адаптацией, ни с естественным отбором. Примером такого рода объяснения может быть правило «температура – размер» Эткинсона (Atkinson, 1994).

3. Гипотезы адаптивного типа предполагают, что наблюдаемые размеры животных отнюдь не случайны и находятся под контролем естественного отбора, обуславливающего достижение оптимального в конкретных условиях («здесь и теперь») размера тела (James et al., 1995; Gotthard, 2001). Это происходит путем тонкой «регулировки» (adjustment) скорости роста и продолжительности развития (Gotthard, 2001), а собственно клины возникают вследствие географической изменчивости темпов роста и других параметров «жизненной истории» (life history) животных.

Поскольку современная биология насквозь проникнута эволюционным мышлением, гипотезы третьего типа многим авторам представляются наиболее предпочтительными. Но, как уже отмечалось (Мина, 1986), они наиболее трудны для подтверждения. «Возможности адапционистских спекуляций безграничны» (Мина, 1986, с. 128), но не часто они подкрепляются солидной доказательной базой.

По крайней мере, нахождение статистически значимой корреляции размеров тела некоего вида с широтой местности или температурой ещё ничего не говорит нам об адаптивном смысле этой зависимости, о её конкретном механизме. Выходом могли бы стать экспериментальные работы, например, изучение изменчивости видов в контролируемых и направляемых экспериментатором условиях (Stilwell, 2010). Попытки такого рода есть, но они ограничены очень малым числом видов, хорошо размножающихся в лаборатории и с быстрой сменой поколений (дрозофила). Адаптивный характер большинства выявленных в природе размерных клин обычно лишь постулируется с той или иной степенью обоснованности.

Поэтому и современное состояние вопроса о ПБ и его будущее развитие трудно назвать определенным. Исследователям так и не удалось выявить единый объясняющий механизм даже для теплокровных животных. По-видимому, в каждом конкретном случае движущие силы могут быть различны, а к тому же ещё и взаимодействовать между собой, в том числе и разнонаправлено. Наблюдаемая в природе размерная клина может возникать как результирующий эффект влияния нескольких факторов, что заметно усложняет статистический анализ вопроса.

Кроме того, расширение эмпирических данных о географической изменчивости отдельных видов (в первую очередь холоднокровных животных) может создать ситуацию, при которой бергмановские клины окажутся всего лишь частью (и не самой значительной) в многообразии клин разного типа («противобергмановские», U-образные и т.п.), реализованных в природе. Сохранит ли в этом случае ПБ в своем классическом виде свое прогностическое и эвристическое значение — неясно.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ (гос. задание № 6.1957.2014/К) и гранта РФФИ (проект № 14–04–01236).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Винарский М.В.* О применимости правила Бергмана к эктотермным организмам: современное состояние проблемы // Журнал общей биологии. 2013. Т. 74, № 5. С. 327–339.
- Дементьев Г.П.* К вопросу о правиле Бергманна // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1935. Т. 44. С. 338–340.
- Лукин Е.И.* Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 310 с.
- Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Мина М.В.* Микроэволюция рыб. М.: Наука, 1986. 194 с.
- Шмидт-Нильсен К.* Размеры животных: Почему они так важны? М.: Мир, 1987. 259 с.

- Ashton K.G.* Patterns of within-species body size variation of birds: strong evidence for Bergmann's rule // *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2002. V. 11. P. 505–523.
- Ashton K.G., Tracy M.C., de Queiroz A.* Is Bergmann's rule valid for mammals? // *Am. Nat.* 2000. V. 156. P. 390–415.
- Atkinson D.* Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? // *Adv. Ecol. Res.* 1994. V. 25. P. 1–58.
- Bergmann C.* Über die Verhältnisse der wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse // *Göttinger Studien.* 1847. V. 3. S. 595–708.
- Cushman J.H., Lawton J.H., Manly B.F.J.* Latitudinal patterns in European ant assemblages: variation in species richness and body size // *Oecologia.* 1993. V. 95. P. 30–37.
- Foster F., Collard M.* A reassessment of Bergmann's rule in modern humans // *PLoS One.* 2013. V. 8. № e72269.
- Gaston K.J., Blackburn T.M.* Pattern and process in macroecology. Oxford etc: Blackwell Publishing company, 2000. 377 p.
- Geist V.* Bergmann's rule is invalid // *Can. J. Zool.* 1987. V. 65. P. 1035–1038.
- Gotthard K.* Growth strategies of ectothermic animals in temperate environments // *Animal developmental ecology.* Eds. Atkinson D., Thorndyke M. Oxford: BIOS Sci. Publ. 2001. P. 287–304.
- Huxley J.* Clines: an auxiliary method in taxonomy // *Bijdragen tot de Dierkunde.* 1939. V. 27. P. 491–520.
- James A.C., Azevedo R.B.R., Partridge L.* Cellular basis and developmental timing in a size cline of *Drosophila melanogaster* // *Genetics.* 1995. V. 140. P. 659–666.
- Meiri Sh.* Bergmann's Rule – what's in a name? // *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2011. V. 20. P. 203–207.
- Meiri Sh., Dayan T.* On the validity of Bergmann's rule // *J. Biogeogr.* 2003. V. 30. P. 331–351
- Ray C.* The application of Bergmann's and Allen's rules to the poikilotherms // *J. Morph.* 1960. V. 106. P. 85–108.
- Scholander P.F.* Evolution of climatic adaptation in homeotherms // *Evolution.* 1955. V. 9. P. 15–26.
- Stillwell R.C.* Are latitudinal clines in body size adaptive? // *Oikos.* 2010. V. 119. P. 1387–1390.