

**ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ
РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ УРО РАН**

НАУЧНЫЙ СЕМИНАР

23 марта 2000 г.

ДОКЛАД Н.Л. ДОБРИНСКОГО

***ПОПУЛЯЦИЯ В СТРУКТУРЕ БИОСФЕРЫ —
НОВЫЙ СИНТЕЗ***

Екатеринбург

Во вступительной части доклада я считаю необходимым пояснить формулировку его названия. На первый взгляд оно звучит слишком широко и лишено определенности. Но с другой стороны, давно и прочно вошедшее в научный обиход понятие популяции уже неоднократно использовалось для построения многочисленных схем именно в связи с ее ролью и местом в структурно-функциональной организации Биосферы в целом. Одним из наиболее удачных построений в этом направлении является, на мой взгляд, схема академика Игоря Александровича Шилова, впервые опубликованная в 88 году и использованная им в учебнике «Экология» за 97 год. Рисунок 1. Анализ именно этой схемы послужил импульсом к обобщению результатов собственных исследований с последующим привлечением данных из литературных источников. Возвращаясь к названию доклада, как я попытаюсь обосновать далее, точнее было бы вместо слова популяция использовать выражение популяционный уровень организации. Однако, в силу того, что большинством экологов эти понятия рассматриваются как тождественные, я не счел обязательной эту замену.

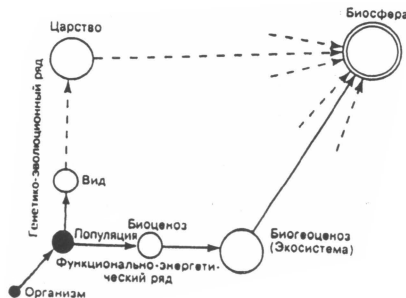


Рис.1. Положение популяции в структуре биологических систем Биосферы (по И.А. Шилов, 1988. Цит. По И.А. Шилов, 1997).

К настоящему времени накоплен труднообозримый по объему фактический материал, характеризующий популяционный уровень организации биологических систем. Сбор его на самых разных видах осуществлялся в рамках многих научных дисциплин с использованием широкого спектра методик и методологических подходов. При этом так уж сложилось исторически и вряд ли могло быть иначе, в качестве постулата было принято положение, согласно которому популяция является единственной и универсальной организационной формой видового населения, заслуживающей фундаментального статуса. В связи с этим вполне объяснимо появление широкого спектра определений понятия популяции. Так же как и то обстоятельство, что многие из этих определений носят альтернативный характер. Мне представляется нецелесообразным пересказывать их содержательный анализ, сделанный в соответствующих работах известных специалистов. Полностью зачитывать многочисленные формулировки в этой аудитории, по-моему, тоже нет необходимости. Тем более что список наиболее удачных и известных определений будет продемонстрирован в основной части доклада. Мне кажется важнее обратить ваше внимание на то, что в принципе многие специалисты, так или иначе, признают возможность синтеза различных точек зрения на популяцию. А то, что такой синтез в настоящее время является осознанной необходимостью, вряд ли подлежит сомнению. Свою цель я вижу именно в попытке непротиворечивого синтеза разных точек зрения на понятие популяции в рамках одной концепции. В законченном виде она должна представлять собой систему взглядов и логических построений, находящихся в тесном соответствии с разнообразным фактическим материалом. Естественно, что это соответствие можно оценить только путем сравнения должным образом собранных и обработанных данных с концептуальной, максимально формализованной схемой. Очевидно, также и то обстоятельство, что популяционный уровень организации может быть представлен на этой схеме только с позиций системного подхода.

Как известно, биологические системы, в особенности надорганизменного уровня, являются сверхсложными. Поэтому достижение поставленной цели осуществимо только через выделение и как можно более строгое определение элементарных понятий. Затем необходимо соотнести их между собой и с другими системными понятиями и категориями. Фактически это означает создание обобщенной модели структурно-функциональной организации видового населения. В случае корректного проведения этой процедуры появляется возможность абстрагироваться от всех несущественных связей и второстепенных особенностей. Иными словами, путем устранения частных деталей появляется возможность установления общих закономерностей принципиального характера.

Первоначально фактологической основой для разработки упомянутой концепции послужили собственные данные по динамике населения рыжей полевки, собранные на Среднем Урале в Шалинском районе Свердловской области. Эти детальные материалы получены с использованием методики мечения и повторных отловов грызунов на стационарных площадках. Всесезонные исследования на их территории проводятся, начиная с 83 года вплоть до настоящего времени. За этот период только живоловками отловлено и затем помечено более двух тысяч грызунов и зафиксировано около восьми тысяч их поимок. Особое значение имеют результаты полевых экспериментов по влиянию дополнительной подкормки на динамику параметров населения рыжей полевки. Экспериментальные исследования проведены в период с 83 по 86 год на контрольной и опытной площадках, расположенных в сходных биотопах. В качестве подкормки использовали овес. Его вносили в достаточном количестве только на территорию опытной площадки в период с 83 по 85 год. В объем экспериментального материала включены подробные сведения о 500 меченых полевках и о 1500 их поимок. Отдельные серии отловов длительностью по 4-5 дней каждая, проводили круглогодично с интервалом в 1-2 месяца, причем особое внимание было уделено экологии полевков в снежные периоды. Для этого разработана специальная методика,

позволяющая проводить стандартные процедуры по мечению и повторным отловам грызунов без каких-либо ограничений при любой температуре и высоте снежного покрова в 1,5-2 метра. Подробное описание этой методики опубликовано в журнале «Экология» за 96 год. Основной вклад в ее разработку и практическое внедрение внес Лев Николаевич Добринский. Непосредственное активное участие в экспериментальных исследованиях принимали Федор Викторович Кряжимский и Юрий Михайлович Малафеев.

Обобщенные результаты полевых экспериментов с подкормкой на примере динамики численности рыжей полевки представлены на рисунке 2. В данном случае расчет численности грызунов, потреблявших дополнительные кормовые ресурсы на опытной площадке, сделан с использованием стохастического метода Джолли-Зебера – сплошная линия на графике. Этот метод давал оценку численности животных, не терявших связи с опытным участком. Дело в том, что часть полевок периодически покидала территорию с подкормкой, а затем снова на нее возвращалась из буферной зоны с меньшей кормообеспеченностью. Эта зона окружала площадку мечения кольцом шириной в несколько десятков метров.

Несмотря на закономерные процессы эмиграции, ротации и иммиграции, основа населения в эксперименте всегда формировалась из оседлых меченых полевок. Во взаимодействии с другими группами животных они обеспечивали структурно-функциональную целостность населения полевок. Поэтому оно имело явно выраженную способность к самоорганизации и саморегуляции. В этой связи следует особо отметить подснежное размножение грызунов, зафиксированное в условиях высокой численности только на опытной площадке мечения. В то же время, на достаточном удалении от экспериментального участка периодически отлавливали только немногочисленных мигрирующих особей.

Различный ход кривых динамики численности на экспериментальной и контрольной площадках наглядно свидетельствует о том, что дополнительная подкормка коренным образом преобразовала тип динамики численности рыжих полевок на опытном участке. Все различия в оценках численности статистически достоверны.

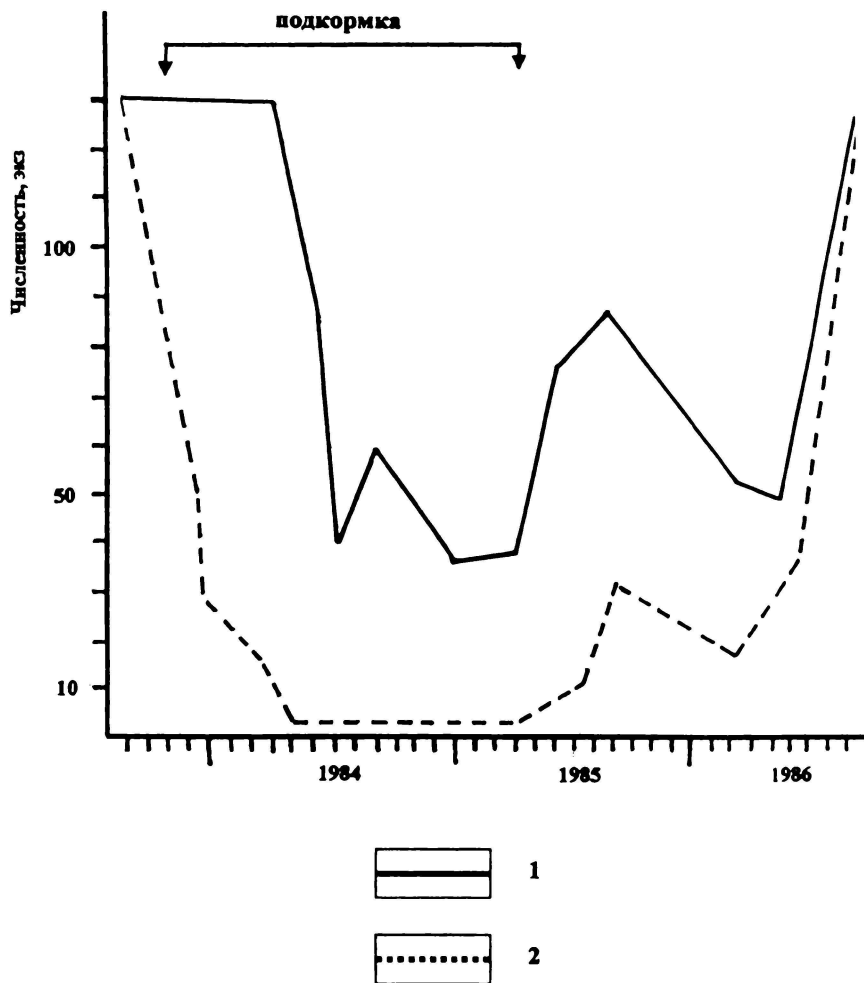


Рис.2. Динамика численности рыжей полевки на экспериментальной площадке мечения №1 и на отдельной контрольной площадке мечения №2

1- экспериментальная площадка мечения №1 (оценка численности полевков по методу Джолли – Зебера (Jolly, 1965; Seber, 1965))

2- контрольная площадка мечения №2 (оценка численности полевков по методу Лесли (Leslie, 1939; Haune, 1949))

В результате искусственного увеличения кормовой емкости среды на опытной площадке не было продолжительной фазы низкой численности грызунов. Это оказалось возможным только потому, что на экспериментальном участке сформировалась автономная самовоспроизводящаяся ячейка населения полевков. По такому интегральному показателю как динамика численности она достаточно длительное время имела только ей присущие особенности.

В результате дальнейших исследований установлено, что типичный для района исследований ход кривой динамики численности полевков с чередованием подъемов и спадов коренным образом изменился после 95 года. Весной этого года вокруг площадок мечения под воздействием шквалистого усиления ветра произошел массовый вывал леса, и образовались не имеющие аналогов обширные лесные завалы. После осветления на их территории сформировались высокопродуктивные злаковые ассоциации и многочисленные малинники с высокой сомкнутостью. В результате кормовая база мелких млекопитающих не только существенно расширилась, но и стала более стабильной. Одновременно с этим качественно улучшились и защитные параметры среды обитания полевков, поскольку по нашим наблюдениям пресс хищничества особенно силен именно со стороны птиц. Под сплошным покровом валежника и густой растительности грызуны стали практически недоступны для этих хищников. Аддитивный эффект от действия двух ведущих факторов среды выразился в том, что начиная с 95 года вот уже 6 лет подряд на территории вывалов леса численность грызунов, и, в частности, рыжих полевков остается на предельно высоком уровне и превышает все зафиксированные ранее отметки. В полном согласии с результатами полевых экспериментов в этих новых местообитаниях стабильные территориальные группировки полевков на долгосрочной основе перешли на новый уровень функционирования. Эффект буферной зоны способствовал тому, что и в окрестностях завалов численность грызунов все последние 6 лет держалась на стабильно высоком уровне.

В годы обильного урожая семян хвойных деревьев большая часть меченых полевок зимовала на стационарных площадках, где формировались относительно автономные территориальные ячейки их населения. После таких урожайных лет весной стартовая численность полевок всегда имела высокие значения, и они рано приступали к размножению. В итоге к осени плотность животных на площадках мечения достигала максимальных отметок. Эти наблюдения подтверждают экспериментально установленный факт того, что формирование самовоспроизводящихся территориальных группировок грызунов возможно только при определенном пороговом уровне кормобеспеченности в зимний период.

Вышеизложенные факты, на мой взгляд, позволяют считать, что организация населения животных в форме относительно автономных самовоспроизводящихся ячеек достаточно широко распространена в природе. И, что особенно важно, нет принципиальной разницы между теми ячейками, которые возникают в природе естественным путем и ячейками, сформированными искусственно.

В связи с этим возникает необходимость оценить их статус. Для этого я считаю целесообразным провести последовательное сравнение хотя бы нескольких наиболее известных определений понятия популяции, и, кроме того, так называемых внутрипопуляционных группировок с системообразующими свойствами территориальных ячеек. Рисунок 3.

Согласно определению Тимофеева-Ресовского, Яблокова и Глотова, выделяемая нами организационная форма населения не может считаться популяцией из-за относительно краткого периода ее существования. Это же справедливо и по отношению к наиболее известному определению Шварца. В отличие от первых двух определений в формулировке Шилова временной критерий не используется в явном виде и формально, например, в нашем частном случае, она может быть применена для обозначения территориальных ячеек. Однако, на мой взгляд делать этого не следует из-за очевидного логического несоответствия со схемой, которая была показана в начале

Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов (1973) Под популяцией понимается совокупность особей определенного вида, в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство, внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии и нет заметных изоляционных барьеров, которая отделена от соседних таких же совокупностей данного вида той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции.

Шварц (1960, 1962, д.б, 1967а, 1969а, 1970б, 1972а, 1973а,б, 1974) Популяция есть форма существования вида. Это элементарная совокупность особей, обладающая всеми необходимыми условиями для самостоятельного существования и развития в течение неограниченно длительного промежутка времени и способная адаптивно реагировать на изменения внешней среды. Популяция - это элементарная единица эволюции.

Шалов (1985, 1988) Популяция – это группировка особей одного вида, населяющих определенную территорию и характеризующихся общностью морфобиологического типа, специфичностью генофонда и системой устойчивых функциональных взаимосвязей.

Наумов (1955, 1963, 1964, 1971)

- 1) **Географическая популяция** – это совокупность особей одного вида (или подвида), населяющих территорию с однородными условиями существования и обладающих общим морфологическим типом и единым ритмом жизненных явлений и динамики населения.
- 2) **Экологическая популяция** – это население одного типа местообитания (биотопа), характеризующееся общим ритмом биологических циклов и характером образа жизни. Это наиболее мелкие территориальные группировки, обладающие свойствами целостности, – по крайней мере, в процессе воспроизведения (репродукции).
- 3) **Элементарные популяции** – это население отдельных стадий в неоднородных комплексных биотопах, обитатели которых могут отличаться особенностями поведения. В ряде случаев они также обладают определенной спецификой и автономностью, но их масштабы не обеспечивают устойчивое воспроизводство в данных экологических условиях.

Беклемяшев (1960) Популяция есть совокупность особей одного вида, находящихся в взаимодействии между собой, совместно населяющих общую территорию, более или менее обособленную от территорий, занятых другими популяциями вида.

- 1) **Перманентная популяция** (популяция в узком, строгом смысле слов) – это постоянно саморегулирующаяся система разнообразных, родственных между собой особей, относительно устойчивая во времени и пространстве и способная к неограниченно длительному самовоспроизведению, приспособлению и эволюции в составе одного или нескольких биогеоценозов.
- 2) **Темпоральная популяция** в противоположность перманентной не способна к длительному самовоспроизведению и вследствие этого к самостоятельной эволюции.

Шапошников (1974) В самом общем, всеобъемлющем смысле слова популяция – это часть вида, входящая в состав одного или нескольких конкретных биогеоценозов в виде поселения, в котором особей объединяют их родство, взаимодействие и единство жизнедеятельности.

Флинт (1974) Мерус морфологически представляется как часть популяции, однако, в функциональном плане это принципиально отличная категория. Мерус не автономен, он существует только в тесной связи с соседними мерусами и поэтому в большей или меньшей степени эфемерен.

Райт (1931), Добжанский (1950), Тимофеев-Ресовский (1958) Элементарная (менделевская) популяция – это более или менее изолированная наименьшая совокупность особей одного вида, в пределах которой осуществляется панмиксия.

Лебедев (1967)

- 1) Элементарная популяция – это пространственно обособленная внутривидовая группа рыб, которая может быть околтурена в пространстве и наблюдаема во времени.
- 2) Популяция называется элементарной потому, что она не распадается ни на какие внутривидовые группировки, имеющие более гомогенный состав рыб и, следовательно, наиболее простой, элементарный.
- 3) Элементарные популяции не являются наследственными, так как себя не воспроизводят, а захватывают свое существование в онтогенезе, значительно изменяя свой состав.

Рис.3. Краткий список наиболее известных определений

доклада. Суть несоответствия в том, что ячейка населения вида со сроком существования всего в несколько поколений, даже если ее обозначить как популяцию, не может быть одновременно встроена и в функционально-энергетический и в генетико-эволюционный ряд. Кроме того, и в вопросе об их границах обнаруживается качественная разница. Согласно Шилову границы популяции, как правило, являются стохастическими. В противоположность этому установление контуров территориальных ячеек в большинстве случаев является практически выполнимой задачей.

В рамках территориального подхода Наумов выделяет популяции нескольких иерархических уровней. Очевидно, что понятие географической популяции не может быть использовано в нашем случае из-за несоответствия размеров. Это же справедливо и в отношении элементарной популяции в понимании этого автора, но причина здесь другая. Она заключается в простоте ее структуры и неспособности к самостоятельному существованию. По этим основным параметрам элементарные популяции Наумова принципиально не отличаются от так называемых внутривнутрипопуляционных группировок. В широком смысле в это понятие могут быть включены и микропопуляции Шварца и мерусы Флинта и локальные популяции Хански и элементарные популяции Лебедева, а также менделевские популяции, демы, социальные группировки, парцеллы, субпопуляции других авторов. Все они, подчеркну еще раз, отличаются от выделенных нами территориальных ячеек простотой демографической структуры и неспособностью к самовоспроизведению, то есть не могут в автономном режиме существовать в ряду последовательных поколений. А вот экологические популяции Наумова как раз обладают такой способностью. Это население грызунов в так называемых стациях переживания, изучение которых легло в основу теории природноочаговости многих опасных инфекций. Уже в самом определении экологической популяции заложено сочетание территориального и функционального подходов. Не случайно это понятие, по сути, очень близко к нашим

территориальным ячейкам. Необходимо отметить еще несколько определений, которые по смыслу в том или ином аспекте соответствуют автономным группировкам на наших площадках. Это, например, определения Беклемишева и Шапошникова, что объясняется не только совпадением пространственных масштабов, но, главным образом, именно сочетанием территориального и функционального подходов.

Особого внимания в этой связи заслуживает определение популяции, обоснованное Станиславом Семеновичем Шварцем в докладе на философском семинаре нашего Института, который состоялся 25 мая 60 года. Он опубликован отдельной брошюрой под названием «Принципы и методы современной экологии» и содержит подробную аргументацию того, что экология является наукой о популяциях. В этой работе Шварц дает следующую трактовку понятия популяции: **«Под популяцией целесообразно понимать элементарную совокупность особей, которая обладает всеми необходимыми условиями для поддержания численности на характерном для данного вида уровне в течение длительного периода и обладает известными общими свойствами, определяющими единство жизнедеятельности слагающих популяцию особей»**. Далее он пишет: «Если данное поселение осваивает территорию, специфичную по своим условиям (отличающуюся от соседних территорий), если обмен особями между ними и соседними поселениями исключен или сведен к минимуму, наконец, если это поселение является частью специфического биоценоза, то ясно, что такое поселение есть популяция», «... основное свойство популяции – способность поддерживать свое существование, по крайней мере, в течение нескольких годовых циклов». «Границы популяций естественно определяются границами биоценозов или отдельными участками, условия которых создают предпосылки для формирования поселений отдельных видов, обладающих известной самостоятельностью и специфическими особенностями». Далее Станислав Семенович приводит следующий пример: «Поселения мышей на посевах зерновых – это не популяции, а микропопуляции, несмотря на то, что поселяющиеся на посевах в середине лета мыши образуют

поселения, обладающие рядом специфических особенностей. В противоположность этому, поселения мышей на посевах многолетних трав – это популяции. Поселения мышей на многолетниках характеризуются высокой численностью, их рост и размножение идут интенсивнее. В связи с этим, особи этих поселений обладают определенными морфологическими особенностями. Посевы многолетних трав заселяются мышами круглый год и их поселения могли бы существовать здесь даже в том случае, если бы на соседних участках они бы полностью вымерли, что в действительности имеет место в отдельные годы. Существование подобных поселений (в противоположность поселениям мышей на посевах) не зависит от соседних поселений, поэтому есть основания считать их популяциями».

Очевидно, что наши территориальные ячейки заслуживают популяционного статуса в этой его трактовке. Однако использовать для их обозначения термин популяция по ряду причин не представляется целесообразным. Во-первых, Станислав Семенович в более поздних работах оперировал другими пространственно-временными масштабами, и по этой причине смысловая нагрузка на термин популяция существенно изменилась. Во-вторых, этот термин далеко не однозначно понимается специалистами разного профиля и имеет много производных. И, в-третьих, ни одно из известных мне определений популяции не дает объективных критериев для выявления ее границ на местности. А без определения реальных контуров популяций изучение их как биологических систем со свойственной им структурно-функциональной целостностью вообще становится проблематичным. Так как вслед за Бертуланфи под системой следует понимать именно АВТОНОМНУЮ совокупность взаимодействующих элементов.

На мой взгляд, только однозначное использование принципа элементарности дает шанс объективно наметить контуры устойчивых совокупностей особей. В данном случае имеется в виду не элементарность как синоним крайней простоты и не самостоятельности. В таком смысле элементарность уже неоднократно использовалась ранее для корректировки понятия

популяции. Целесообразнее вслед за Николаем Владимировичем Тимофеевым-Ресовским применять понятие элементарности именно для обозначения дальнейшей неделимости без потери основополагающих свойств.

Используя этот принцип, Тимофеев-Ресовский в 60-х годах в соответствующих публикациях обосновал необходимость введения понятия элементарный биогеоценоз и дал ему строгое определение. Отвечая на замечания Владимира Николаевича Сукачева, который рецензировал его совместную с Тюрюкановым статью, он писал: «Не совсем согласен я лишь с той частью Вашего постскриптума, в которой Вы пишете о равнозначности понятий элементарный и далее не делимый. Эта равнозначность простирается лишь на неделимость без потери прежних свойств, например, элементарными структурами в химии являются молекулы, хотя они вполне делимы на атомы и атомные группы, которые, однако, не обладают свойствами данной молекулы, а элементарной структурой физической природы вещества являются атомы, хотя и они могут быть подразделены на нуклоны, электроны и другие элементарные частицы не обладающие, однако, свойствами данного атома. Точно также и биогеоценозы являются элементарными биохорологическими единицами Биосферы, хотя и могут быть подразделены на разное, в пределе бесчисленное число частей, в зависимости от цели и задачи исследования, которые, однако, не будут обладать свойствами данного биогеоценоза как элементарной биогеохорологической единицы и ячейки биогеохимической работы в Биосфере».

Показательно, что Тимофеев-Ресовский пришел к необходимости введения понятия элементарный биогеоценоз, занимаясь экспериментальной биогеоценологией, а также в связи с тем, что многие геоботаники употребляют термин «биогеоценоз» в очень различном содержании и объеме.

Такая же необходимость и по тем же причинам, на мой взгляд, актуальна и в отношении видовой системы интеграции. В рамках популяционного уровня тоже может быть выделена самостоятельная элементарная форма существования населения, имеющая только ей присущие свойства. И это

подтверждается общей логикой естествознания. Несмотря на эфемерность, по сравнению с классическим понятием популяции, элементарная форма населения заслуживает самостоятельного фундаментального статуса именно в силу своей дальнейшей неделимости. Тут уместна аналогия с организмом, который еще более эфемерен, но, тем не менее, тоже является фундаментальным понятием биологии и именно потому, что представляет собой элементарную форму существования вида, да и Жизни в целом.

Совокупность свойств территориальных ячеек населения полевков, которые нам удалось обнаружить в процессе полевых экспериментов, на мой взгляд, достаточно обоснованно позволяет рассматривать их как частное свидетельство реальности существования элементарной, далее не делимой, формы организации населения вида. Определение этой формы населения может быть сформулировано достаточно строго. Рисунок 4.

Определение ТЭЯ

Элементарная (далее неделимая и/или неделиющаяся без потери основополагающих качеств) территориально-пространственная ячейка населения вида, обладающая свойствами структурно-функциональной целостности и способностью к автономному существованию, по крайней мере, в продолжение нескольких последовательных поколений.

Рис. 4. Определение элементарной организационной формы населения

Для удобства употребления термина в дальнейшем вместо названия элементарная территориальная ячейка я буду использовать сокращение ТЭЯ.

Как я уже пытался показать, модельная ТЭЯ полевков на экспериментальной площадке представляла собой достаточно изолированную автономную биологическую систему с явно выраженной территориальной целостностью. Функциональное единство этой ТЭЯ осуществлялось на основе взаимодействия отдельных особей, входящих в состав различных социальных группировок внутри ячейки. Поэтому оно было максимальным. Кроме того, внутри ячейки была достигнута максимально возможная степень панмиксии и в продолжение примерно 10 поколений осуществлялась преемственная передача генетического материала. Вследствие этого можно с большой долей вероятности говорить и о генетическом своеобразии населения полевков в целом. Косвенные свидетельства в пользу такого предположения содержатся в книге академика Алтухова «Популяционная генетика рыб» 74 года и в его статье в соавторстве с Рычковым 70 года. Из этих публикаций я приведу несколько примеров. Авторы, на основе анализа генных частот, пришли к выводу о существовании в природе особых локальных самовоспроизводящихся субпопуляций, которые, на мой взгляд, являются аналогами элементарных ячеек. Касаясь истории вопроса, Алтухов приводит данные Гордона, опубликованные еще в 47 году. В качестве модельных объектов он использовал диких сородичей аквариумных рыб пецилий (*Xiphophorus maculatus*), живущих в реках Центральной Америки и Мексики. У них имеется целая серия альтернативных состояний одного и того же гена (так называемые множественные аллели), отвечающие за синтез пигмента меланина, концентрирующегося в специальных клетках – меланофорах на хвосте. Удалось обнаружить 8 частых и 5 редких типов, резко отличающихся друг от друга характером рисунка. Рисунок 5. Доказав наследственную природу полиморфизма в скрещиваниях разных пецилий между собой, Гордон затем исследовал более 5 тысяч рыб в четырех крупных реках, впадающих в Мексиканский залив и показал, что для каждой реки характерна своя популяция, отличающаяся от остальных как частотой встречаемости

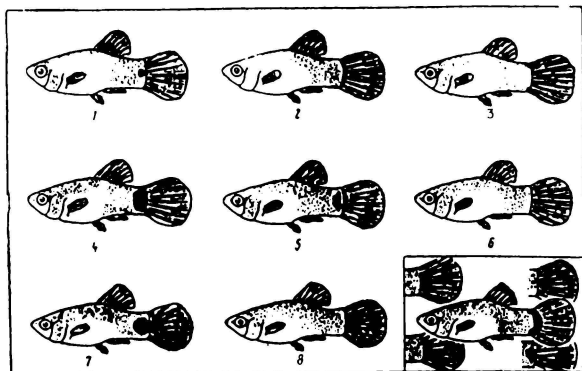


Рис.5. Наследственный полиморфизм окраски хвоста у пещилий *Xiphophorus maculatus* (самцы), обусловленный сорией аллельных генов:

1-8- различные наследственные морфы пещилий. В правом нижнем углу- редкие типы (По Gordon, 1947, с изменениями. Цит. По Алтухов, 1974).

общих генов, так и частными генами, свойственными только ей одной. Было также установлено, что помимо больших популяций пещилии образуют маленькие локальные популяции, обитающие в ручьях, притоках или временных озерах, отшнуровывающихся от основного русла в период засухи. Различия между локальными популяциями были менее значительными, чем между крупными, но достоверными.

Таким образом, впервые в ихтиологических исследованиях была доказана дифференциация изолированных популяций по частоте генов и показана расчлененность больших популяций на изоляты второго порядка – локальные, подчас временные популяции.

Сам Юрий Петрович Алтухов использовал широкий спектр видов и методами иммунологической и биохимической генетики доказал универсальность такого принципа организации населения рыб в природных условиях. Приведу только один пример из его уже цитированной книги «Популяционная генетика рыб». Рисунок 6. На нем показано расположение локальных популяций клюворылого окуня на Большой Ньюфаундлендской банке в

64 и 65 годах. Здесь пунктирными контурами обозначены отдельные локальные субпопуляции, а точками показаны места взятия проб.

Не менее яркий пример содержится в статье Николая Владимировича и Елены Александровны Тимофеевых-Ресовских «Популяционно-генетические исследования на дрозофиле», опубликованной в 96 году в переводе Николая Васильевича Глотова. Рисунок 7. Здесь схематично представлены

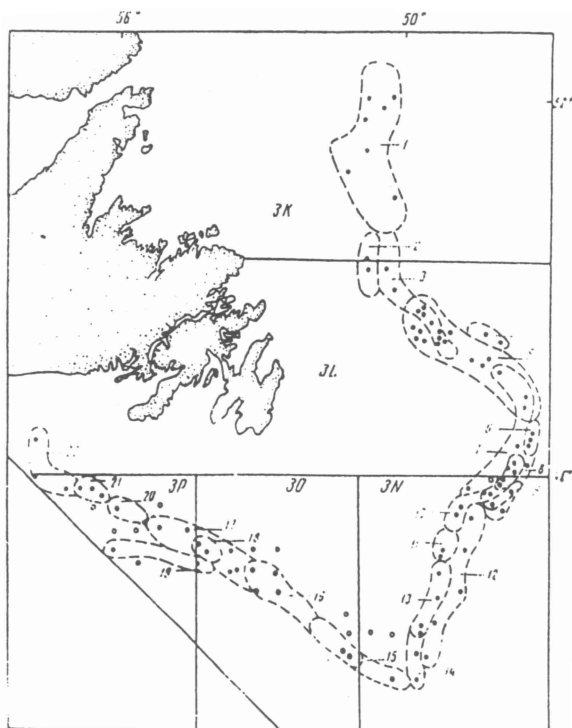


Рис. 6. Локализация элементарных популяций кловорыбного окуни (*Sebastes mentella*) на Большой Ньюфаундлендской банке (1964-1965 г.г.)

Цифрами с чертой обозначены номера отдельных элементарных популяций.
 Пунктирные контуры отдалют совокупность проб, в которых рыба характеризовалась максимальной биологической однородностью.
 Темные кружки- местоположение траловых станций, на которых рыба не облавывалась (По Алтухов, 1974)

результаты двухлетних отловов дрозофил нескольких видов на участке в Берлин-Бухе в 38 и 39 годах. Как показали обобщающие наблюдения такие виды как *Drosophila funebris*, *D. melanogaster* и, вероятно, *D. busckii* образуют территориально разделенные субпопуляции, которые связаны с совершенно определенными микрообъектами (помойка, овощехранилище, продуктовые склады), хотя их границы могут год от года несколько смещаться.

При соответствующем подходе в любой достаточно крупной сводке можно обнаружить примеры аналогов ТЭЯ. Я воспользуюсь книгой Евгения Николаевича Панова и продемонстрирую только один из многочисленных рисунков. Рисунок 8. На нем схематично изображено многолетнее стационарное поселение красного сурка. Сплошной линией, обычным пунктиром и

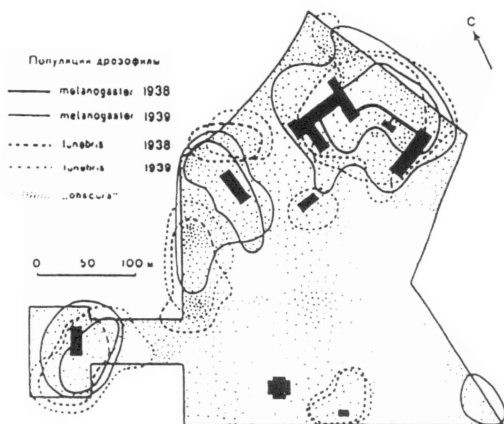


Рис. 7. Распределение особей *Drosophila melanogaster*, *D. funebris* и *D. obscura* на участке в Берлин-Бухе по результатам многих, продолжавшихся в течение двух лет опытов с помощью «метода сетки квадратов». Мухи группы *obscura* встречаются повсюду, но с разной частотой (различия в плотности точек соответствуют различиям в числе особей, отловленных в разных квадратах); *D. melanogaster* и *D. funebris* образуют несколько отделенных друг от друга популяций, за пределами обозначенных популяционных границ лишь изредка встречались отдельные особи (По Н.В. Тимофеев-Ресовский, Е.А. Тимофеева-Ресовская, 1996).

жирным пунктиром с вертикальным разделением обозначены границы семейных участков в различные сезоны. Их занимают полигинические семейные группы с молодняком 1-2 поколений. Штриховкой обозначены места перекрывания участков в июне и июле, а точки и кружки обозначают различные типы нор.

Из этой же капитальной монографии Панова я только перечислю несколько других примеров без подробного описания. На мой взгляд, элементарными территориальными ячейками населения можно считать локальные поселения яканы, варды желтобрюхого сурка, замкнутые группы макак резусов, муравейники в группе *Formica rufa*, стада копытных животных, прайды львов и стаи гиеновых собак.

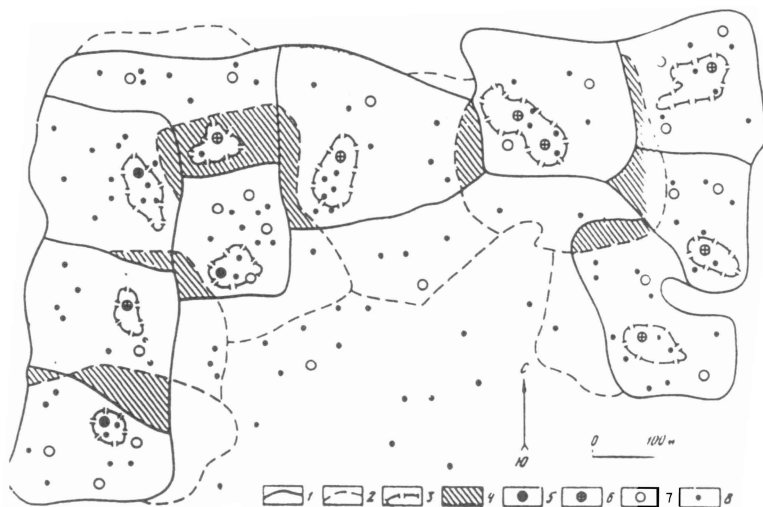


Рис. 8. Поселение красного сурка *Marmota sibirica* на северном склоне Алайского хребта (Кыргизия)

- 1- границы семейных участков в мае;
- 2- то же, в июле;
- 3- то же в апреле и в августе;
- 4- места перекрывания участков в июне и в июле;
- 5- постоянные норы;
- 6- зимние норы;
- 7- летние норы;
- 8- защитные норы.

(По Кизилов, Берендеев, 1978. Цит. По Панов, 1983)

Много орнитологических примеров приводится в статье Юрия Андреевича Исакова (49 года), которая так и называется «К вопросу об элементарных популяциях у птиц». Причем данные о существовании в природе аналогов ТЭЯ даже у перелетных неколонизальных птиц подкрепляются и специально поставленными экспериментами. Автор делает вывод о том, что среди населения птиц на определенной географической местности существует ряд более мелких группировок, которые сохраняются во все сезоны в течение нескольких лет. Каждая такая группировка, автор называет их элементарными популяциями, имеет определенные пролетные пути и проводит зиму каждый год в одних и тех же местах.

Многочисленные примеры, свидетельствующие о реальности существования у самых разных видов так называемых элементарных популяций, приводятся в статье Владимира Ефимовича Берегового 69 года. Особенно показательны, что дискретность этих элементарных популяций достаточно четко проявляется и на сплошных участках ареала без каких-либо физических преград между ними. Об этом свидетельствуют, в частности, данные Юрия Ивановича Новоженова по майскому хрущу, опубликованные в серии статей с 66 по 69 год и материалы докторской диссертации Игоря Моисеевича Хохуткина по наземным моллюскам.

Таким образом, все перечисленные объединения особей по определению являются элементарными формами существования именно НАСЕЛЕНИЯ вида. Они имеют необходимую для этого сложную демографическую структуру, достаточную территорию и существуют в течение нескольких последовательных поколений.

Я уже отмечал при демонстрации собственных данных, что нет принципиальной разницы между природными и экспериментально созданными ТЭЯ. Поэтому особенно яркие примеры, показывающие объективную реальность их существования, по понятным причинам могут быть получены именно в антропогенной среде. Приведу только 2 примера. Первый заимствован из работ Ксенца по структуре полиморфных синантропных группировок сизого голубя. Автор установил, что в условиях большого города

существуют обособленные эколого-генетические группы голубей, полиморфные по пигментации оперения и различающиеся по экстерьерным, морфофизиологическим, экологическим и этологическим характеристикам. Это так называемые колонии, которые имеют стабильное оседлое население и самовоспроизводятся в течение ряда лет, то есть являются ТЭЯ по определению. Кроме всего прочего они отличаются и стратегией кормодобывания. Особи из одних элементарных ячеек добывают пищу вокруг мусорных контейнеров, а из других кормятся на зерноскладах. Добавлю от себя, что и населению любой достаточно крупной голубятни нет никаких оснований отказывать в статусе ТЭЯ.

И последний пример заимствован мною из статьи Светланы Александровны Шиловой (99 года). Это по терминологии автора элементарные популяции серых крыс, обитающие в отдельных действующих шахтах. Они стабильно и полностью изолированно существуют там, на глубине 800-1200 метров за счет сбалансированного размножения и смертности. Единственным источником пищи для них являются остатки завтраков шахтеров.

Теперь необходимо вернуться к работам академика Алтухова. Анализируя особенности пространственно-временного распределения генных частот в природных совокупностях локальных субпопуляций многих видов рыб он пришел к выводу о существовании следующего более высокого иерархического уровня популяционной организации вида. На этом уровне отдельные субпопуляции, взаимодействуя между собой, образуют особые популяционные системы по выражению автора в границах, данных самой природой. Причем на уровне популяционных систем, по его мнению, имеются предпосылки для формирования своей иерархической структуры. Это наглядно показано на рисунке из статьи Алтухова и Рычкова. Рисунок 9. Здесь пунктиром обозначено расположение популяционных систем, включающих отдельные поселки коренного населения Сибири. В данном примере населенные пункты рассматриваются как отдельные локальные субпопуляции. Они обозначены точками и достоверно отличаются друг от друга по некоторым генетически детерминированным признакам.

К аналогичным, хотя и не тождественным выводам о существовании иерархии форм организации видового населения я независимо пришел на собственном материале. Верификация рабочей гипотезы о самоорганизации видового населения по элементарным ячейкам позволила использовать ее как наиболее адекватную. С этих позиций функциональное единство населения животных на достаточно большой территории может быть обеспечено только системным взаимодействием соседних ТЭЯ, а не контактами отдельных особей. На мой взгляд, не только в границах, данных самой природой, но и в границах, заданных человеком, при соответствующем подходе, есть возможность выделения взаимодействующих элементарных единиц видового населения.

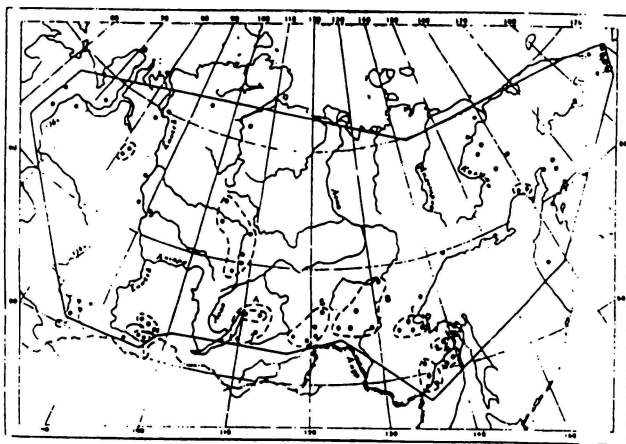


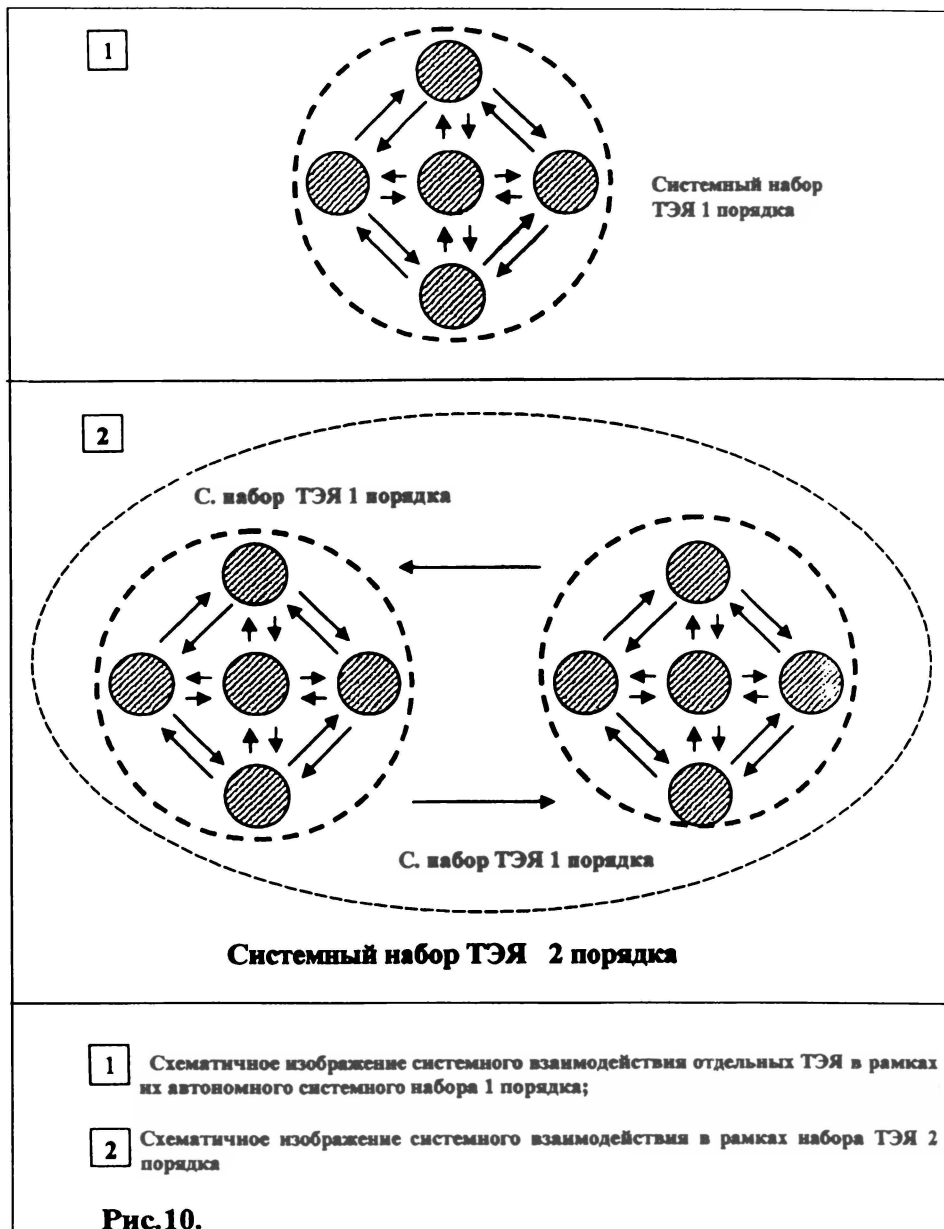
Рис. 9. Локализация популяционных систем населения Северной Азии

Темными точками обозначены отдельные поселки.
 Пунктиром выделены группы поселков, объединяемых в популяционные системы
 (По Алтухов, Рычков, 1970)

Именно в силу того, что все элементарные единицы являются самостоятельными системами, их взаимодействие приводит к формированию новых автономных саморегулирующихся систем по принципу самоорганизации. Эти новые формы населения приобретают свои качественные отличия и свой собственный статус. В связи с этим возникает необходимость введения второго после ТЭЯ дополнительного понятия, имеющего более высокий иерархический статус. В моей интерпретации это СИСТЕМНЫЙ НАБОР ТЭЯ. Его качественное отличие заключается в том, что регуляция здесь осуществляется за счет взаимодействия подсистем, то есть отдельных ТЭЯ на ресурсной энергетической основе. Понятно, что системный набор ТЭЯ должен иметь собственный пространственно-временной масштаб.

Удобным объектом для наглядной демонстрации того, как на основе двух разных форм организации осуществляется функциональное единство видового населения, является обыкновенная полевка. Эти грызуны образуют достаточно хорошо обособленные поселения на покосах, полях и посевах многолетних трав. Такие колонии являются ТЭЯ по определению. На обособленном достаточно большом поле, как правило, располагается отдельный системный набор ТЭЯ. Схематично это можно изобразить так, как показано на 10 рисунке.

На верхней части под номером 1 условно изображен отдельный системный набор ТЭЯ. За основу взят рисунок из книги Алтухова. Мелкие заштрихованные кружки – это отдельные территориальные ячейки населения. Стрелками обозначено их системное взаимодействие между собой. А большой пунктирный круг – это вероятностные контуры всего набора ТЭЯ. В нашем примере его общие контуры можно привязать к границам отдельного поля или покоса. В зависимости от условий среды со временем размер и локализация отдельных ячеек населения изменяется, они могут увеличиваться в размерах, давать начало новым ячейкам или вымирать. Во всех этих случаях территориальные ячейки ведут себя как самостоятельные системы, внутри которых взаимодействуют отдельные особи. Этим обеспечивается максимальное функциональное единство населения ячеек. В то же время



чуткая реакция отдельных ТЭЯ в ответ на локальные изменения экологических параметров в гетерогенной среде обеспечивает точную подстройку всего системного набора ТЭЯ как вышестоящей самостоятельной системы к условиям существования в пределах общих границ набора. Конечно, на этом фоне в норме всегда отдельные особи из соседних ячеек контактируют друг с другом, и происходит постоянный прямой обмен особями между ячейками, так как они являются открытыми биологическими системами. Главное же заключается в том, что базовое функциональное единство населения обеспечивается за счет системного взаимодействия на двух подуровнях – внутри отдельных ячеек и между отдельными самостоятельными ячейками.

Аналогичный пример приводится в статье Станислава Семеновича Шварца в соавторстве с Владимиром Георгиевичем Ищенко и Вячеславом Федоровичем Сосиным (72года), которая так и называется «Функциональное единство популяции». Позиция авторов в целом совпадает с точкой зрения Алтухова, о чем свидетельствует приведенный в статье анализ данных Сосина по ондатре, населявшей группу небольших озер на территории Курганской области. Поскольку компактные поселения ондатры на водоемах хорошо отделены друг от друга, имеют специфические особенности по многим параметрам и достоверно различаются динамикой численности, то их по определению можно отнести к категории ТЭЯ. А объединенная совокупность взаимодействующих элементарных поселений совпадает с понятием системного набора ТЭЯ. В примерах с обыкновенной полевкой и ондатрой обе организационные формы видového населения рассматривались в соответствующих им пространственно-временных масштабах. Именно в таких достаточно ограниченных масштабах на демографической основе реально существующих поколений только и может осуществляться действительное функциональное единство видového населения. Однако этими рамками далеко не исчерпываются все варианты объединения населения вида в форме наборов ТЭЯ. При дальнейшем увеличении пространственно-временных масштабов действительное функциональное единство населения становится не возможным. Поясню это утверждение на том же примере с обыкновенной полевкой.

На каждом отдельном поле имеется свой системный набор ТЭЯ. Вокруг любого населенного пункта на Среднем Урале расположена целая сеть таких полей разнo удаленных друг от друга со своим населением полевok. Вся жизнь многих сменяющих друг друга поколений полевok проходит именно в составе населения конкретных наборов ТЭЯ на отдельных полях. Только в относительно редких случаях между ближайшими полями может происходить спорадический обмен особями. Поэтому разобшенное по отдельным полям видовое население не способно уже функционировать как единое целое. Между далекими друг от друга полями прямой обмен особями вообще становится невозможным. Его заменяет поэтапный от одного набора к другому обмен генетическим материалом, который происходит только в цепи большого числа последовательных поколений. Тем не менее, в соответствующем пространственно-временном масштабе и видовое население в пределах компактно расположенной группы отдельных полей может рассматриваться как достаточно изолированная биологическая система.

От других таких же систем она не может не отличаться по своим параметрам в силу преемственной передачи своеобразного генетического материала от поколения к поколению.

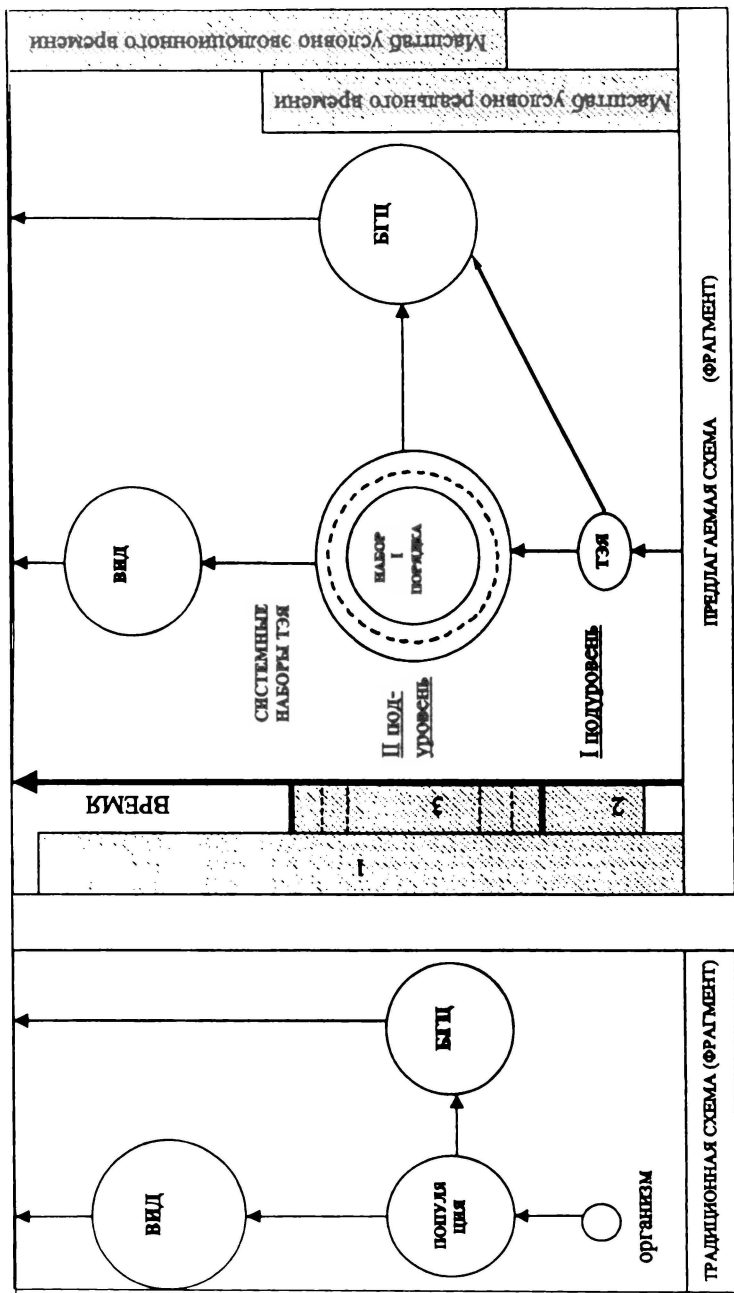
Таким образом, на втором подуровне среди композиционных форм организации населения имеет место своя специфическая иерархия. Целесообразно поэтому для точного обозначения конкретных наборов ТЭЯ использовать расширение названия. Например, население полевok на отдельных полях можно рассматривать в качестве системных наборов ТЭЯ 1 порядка, как показано на верхней части 10 рисунка. В качестве подсистем в их составе функционируют отдельные ТЭЯ. Соответственно население полевok двух или нескольких компактно расположенных отдельных полей будет организационно входить в состав системного набора ТЭЯ следующего - 2 порядка, где в качестве подсистем будут функционировать уже наборы предыдущего, то есть 1 порядка как показано на нижней части 10 рисунка. При дальнейшем увеличении пространственного масштаба нумерация может быть продолжена. Так что на территории, например, всего Шалинского района будет

находиться системный набор ТЭЯ достаточно высокого порядка, но для точной диагностики в этом случае нужны соответствующие расчеты на базе определенным образом собранных данных.

При переходе от набора 1 порядка к наборам более высоких порядков функциональное единство населения заменяется непрямым эстафетным обменом генетическим материалом в чреде последовательных поколений. В качестве системных наборов ТЭЯ можно рассматривать и географические популяции и отдельные хорошо дифференцированные подвиды. Очевидно, что стабильные отличительные особенности таких масштабных биологических систем определяются формированием и устойчивым поддержанием своеобразия их генофондов в адекватный промежуток времени. Рисунок 11.

При использовании двух отдельных систем ранжирования организационных форм видового населения для всех известных мне определений понятия популяции могут быть подобраны соответствующие им аналоги из числа выделенных на предлагаемой схеме. Например, определение Тимофеева-Ресовского, Яблокова, Глотова явно относится ко второму композиционному подуровню, так же как и наиболее широко известное определение Шварца. Сюда же могут быть помещены и подвид и географическая популяция Наумова. А вот его экологическая популяция вместе с первоначальным определением популяции Станиславом Семеновичем, а также определения Беклемишева и Шапошникова могут быть расположены только на первом элементарном подуровне и, по сути, являются аналогами ТЭЯ.

В рамках концепции Алтухова его популяции как системы могут быть помещены только на 2 композиционный подуровень, так как внутри них взаимодействуют отдельные компоненты. По его мнению, эти компоненты не автономны и поэтому не имеют самостоятельного статуса. Последнее положение я считаю не обоснованным, поскольку компоненты систем или субпопуляции являются далее не делимыми и, по сути, и по определению тождественны элементарной форме существования населения. Поэтому они заслуживают самостоятельного статуса и могут быть помещены только на



- 1 - длительность существования вида;
 2 - промежуток времени, сопоставимый со сроком существования ТЭЯ;
 3 - промежуток времени, сопоставимый с длительностью существования системных наборов ТЭЯ

Рис.11. Предлагаемая схема структурно-функциональной организации видового населения в сравнении с традиционной схемой

отдельный элементарный подуровень. Это тем более оправдано на основании того, что по данным самого Алтухова субпопуляции достоверно отличаются не одними генными частотами, но и по другим биологическим параметрам и, кроме того, имеют достаточно четкие контуры. Следовательно, формирование субпопуляций могло проходить только на автономной основе в течение достаточно длительного времени, чтобы их особенности приобрели, свойство устойчивой воспроизводимости во времени. Естественно, что на 1 элементарном подуровне не может быть никакой собственной иерархии. Как справедливо утверждает Станислав Семенович в статье «Функциональное единство популяции»: «Нескольких элементарных единиц быть не может, как не может быть и элементарных единиц разных рангов».

В отличие от этого, на втором композиционном подуровне иерархия не только возможна, но и в действительности имеет место. Все наборы разных порядков как я пытался продемонстрировать, существенно отличаются друг от друга. Вместе с тем их объединяет одна качественная особенность- все без исключения наборы в принципе делимы.

В предельном варианте и все население широко распространенного вида в ареале можно рассматривать как полный системный набор ТЭЯ высшего порядка. В таком случае в качестве подсистем будут выступать отдельные подвиды. Поэтому оказывается возможным выход композиционной формы видового населения в эволюционный масштаб времени, что отражено на предлагаемой схеме на 11 рисунке.

После опубликования основополагающего труда Дарвина, во многом разделявшего идеи Мальтуса, эволюционная парадигма стала основной в биологии. На следующем этапе после работ Четверикова и создания синтетической теории филогенеза изучение видового населения без учета эволюционной проблематики стало восприниматься как анахронизм. Однако, методологический подход, ориентированный с одной стороны на установление закономерностей функционирования реально существующего населения вида на конкретной территории, а, с другой стороны, одновременно рассма-

тривающий это население в качестве популяции, способной иметь свою собственную эволюционную судьбу, оказался не лишенным противоречий. Ярким свидетельством этого служит уже то обстоятельство, что до сих пор нет единого общепринятого определения популяции универсально пригодного для использования в обоих упомянутых аспектах, а именно в принципиально различных масштабах времени.

В рамках предлагаемой Вашему вниманию концепции для того, чтобы установить, заслуживает ли население на рассматриваемой территории статуса элементарной ячейки, необходим промежуток времени, в несколько раз превышающий срок существования одного поколения. Значительно больший временной интервал требуется для выявления системного набора элементарных ячеек 1 порядка. Тем не менее, в отношении многих видов эти промежутки времени таковы, что позволяют проводить прямые наблюдения необходимой длительности. В результате установлено, что действительное функциональное единство достижимо только на этих двух иерархических ступенях. Если же, например, в качестве системного набора ТЭЯ рассматривать подвид, то возможным оказывается только достаточно отдаленное генетическое родство населения на основе своеобразия общего генофонда. Он сформирован при участии многих предыдущих поколений в исторический период и в дальнейшем его системная целостность может поддерживаться тоже только в адекватный промежуток времени. Точно также если конкретную природную популяцию рассматривать в качестве действующей эволюционной единицы, то и ее пространственно-временной масштаб должен быть приведен в соответствие с этим содержанием. В результате, как и в случае с подвидом реальное функциональное единство уступает место преемственной передаче генетического материала в ряду последовательных поколений. Но, кроме того, возникает необходимость принимать в расчет и длинную череду будущих, пока на существующих поколениях для того, чтобы теоретически стало возможным достижение предполагаемого рубежа видообразования. В результате реальной природной популяции неизбежно придаются

свойства абстрактного теоретического понятия, поскольку при таком подходе непосредственно проследить всю судьбу предполагаемой эволюционной единицы вплоть до образования нового вида по понятным причинам невозможно, как невозможен и прямой соответствующий эксперимент. Естественный выход из этого двусмысленного положения, на мой взгляд, заключается в отделении понятия популяции как реальной формы существования вида от понятия абстрактной эволюционной единицы. Такой путь одновременно дает возможность провести и корректный теоретический анализ самого понятия элементарной эволюционной единицы. Четкое разделение понятий позволяет адекватно использовать проверенные принципы и уже твердо установленные наукой закономерности для построения хотя и вынужденно умозрительной, но логически непротиворечивой модели процесса видообразования.

Во-первых, в соответствии с принципом актуализма видовое население в любом масштабе времени, на мой взгляд, всегда было организовано и всегда будет самоорганизовываться по элементарным территориальным ячейкам и их системным наборам. Следовательно, и популяция как эволюционная единица тоже должна представлять собой не что иное, как системный набор ТЭЯ достаточно высокого порядка для того, чтобы существовать в эволюционном масштабе времени.

Во-вторых, несмотря на появление новых фактов, и гипотез аллопатрическое видообразование, по-видимому, все-таки является магистральным путем эволюции. В подтверждение этого Станислав Семенович Шварц приводил хорошо известное правило, согласно которому каждый вид экологически уникален. Более того, он считал, что из этого правила нет ни одного исключения и поэтому его можно возвести в ранг закона.

Трудами самого академика Шварца в области эволюционной экологии убедительно обоснована теория географического видообразования на границах видового ареала путем приспособления животных на популяционном уровне к экстремальным условиям существования. Это позволяет рассма-

тривать видообразование как хотя и вынужденную, но самую эффективную с энергетической точки зрения групповую адаптацию на тканевом биохимическом уровне. В качестве иллюстрации того, как могли проходить начальные этапы видообразования, Станислав Семенович использовал пример с остромордой лягушкой на Ямале. В полярных популяциях этого вида, которые являются системными наборами ТЭЯ в нашей интерпретации, в условиях крайне низких температур метаморфоз личинок не замедляется, а, наоборот, ускоряется и укладывается в один летний сезон. Налицо, таким образом, качественное, хотя пока и обратимое преобразование видовой нормы реакций. Обратимое потому, что эти амфибии все-таки остаются именно остромордыми лягушками. В дальнейшем согласно теории Станислава Семеновича на пределе ареала в отдельных популяциях постепенно происходят уже принципиально необратимые изменения ключевых параметров населения, то есть совершаются действительно филогенетические преобразования. Для обозначения таких особых популяций Станислав Семенович иногда использовал термин подвид, чтобы показать их качественные отличия от многих других просто популяций. Этим, на мой взгляд, он подчеркивал именно то обстоятельство, что необратимо изменившиеся популяции находятся уже на полпути к новому виду. Они выше рангом по сравнению с обычными популяциями, но не заслуживают еще и видового статуса. Необходимость выделения такого промежуточного звена понятна и полностью оправдана, так как этим обеспечивается постепенность и преемственность филогенетических преобразований. Однако применение самого термина подвид не способствует однозначному пониманию этого промежуточного звена как особой организационной формы, имеющей именно популяционный переходный статус, поскольку давно и широко используемый в систематике термин подвид несет и другую смысловую нагрузку. Но даже если трактовать подвид однозначно как особую переходную популяцию от одного вида к другому, то использование одного этого понятия оказывается недостаточным для полного преодоления неприемлемой скачкообразности,

которая все равно остается при рассмотрении такой модели процесса видообразования. Происходит это потому, что остается открытой проблема того, каким образом может постепенно осуществляться процесс эволюционных изменений на следующем этапе, а именно от стадии подвида до образования нового вида. Принципиально важный шаг в решении этой проблемы сделан Станиславом Семеновичем Шварцем. Обобщив гигантский фактический и литературный материал, он пришел к следующей словесной схеме процесса видообразования. Впервые она опубликована в его книге «Эволюционная экология животных» в 69 году и воспроизведена на 12 рисунке.

После возникновения необратимых морфофизиологических особенностей, изменяющих отношение популяции предкового вида к среде, происходит постепенное прогрессирующее приспособление и развитие тканевых адаптаций. Дальнейшее углубление этих преобразований плавно приводит к репродуктивной изоляции на основе тканевой несовместимости и видообразованию.

Единственный, на мой взгляд, не решенный вопрос состоит в том, в рамках какой организационной формы населения могут осуществляться эти постепенные преобразования на последовательных этапах филогенеза. То, что такая форма необходима, не вызывает сомнения, поскольку отбор не может работать в аморфной массе особей.

Классическое понятие видовой популяции и подвида вряд ли могут быть использованы для обозначения особой переходной формы населения с промежуточными параметрами и переходным статусом. На мой взгляд, приемлемым путем решения данного вопроса может быть введение еще одного третьего по счету и последнего дополнительного понятия. Рисунок 13. Оно находится на самом высоком иерархическом подуровне в рамках популяционного уровня организации и в сокращении имеет название ЭлФС. Это теоретическое понятие имеет исключительно филогенетическое содержание, так как может находиться только в эволюционном масштабе времени.

Подобно подвиду в понимании Станислава Семеновича Шварца оно выше рангом по сравнению с обычными системными наборами ТЭЯ, но не заслуживает еще и статуса вида. Однако от подвида его принципиально отличает строго промежуточное положение между двумя видовыми системами интеграции. Иными словами третья дополнительная организационная форма населения является вневидовой, то есть уже не принадлежит к предковому виду, но еще не может считаться и новым видом. Вместе с тем она приобретает собственную эволюционную судьбу, то есть на новом уровне становится элементарной структурой. Поэтому ей можно дать достаточно строгое определение. Оно приведено во 2 разделе 14 рисунка и звучит так: «**Элементарная (эволюционирующая как единое целое) филогенетическая структура – это особая переходная вневидовая форма организации населения с необратимо измененными параметрами, в рамках которой возможны дальнейшие качественные преобразования промежуточных параметров этого населения до видового уровня.**»

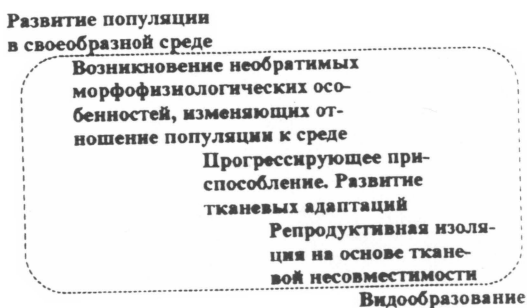


Рис.12.Словесная схема процесса видообразования академика С.С. Шварца (1969, 1980)

Пунктирная стрелка, ведущая к ЭлФС в первом разделе рисунка, обозначает, что только немногие нижестоящие организационные формы способны начать действительно филогенетические преобразования. Эта стрелка однонаправлена, поскольку после формирования ЭлФС вступает в силу закон необратимости эволюции. Если видообразование рассматривать как наиболее совершенную с энергетических позиций адаптацию, то ЭлФС занимает место необходимой для этого преадаптации. С этих же позиций длительное существование населения в переходной форме с промежуточным статусом не является оптимальным и поэтому отрезок времени, необходимый для видообразования может быть достаточно коротким по эволюционным меркам. В этот период под действием экстремальных условий среды в рамках ЭлФС происходит интенсивная наработка качественной биохимической специфики параметров населения на тканевом уровне вплоть до порога репродуктивной изоляции. Другими словами, ЭлФС постепенно преобразуется в новый вид и, в конце концов, прекращает свое существование. Так формируется дискретность на видовом уровне.

С точки зрения теории аллопатрического видообразования путем географической изоляции наибольшее количество ЭлФС может быть образовано на базе тех видов, представители которых отличаются мелкими размерами. Их филогенетические структурные единицы легко могут самоизолироваться в пределах относительно небольших территорий с уникальными экологическими условиями. Кроме того, за счет быстрой смены поколений у таких видов – эфемеров период преобразования ЭлФС в новые виды может быть достаточно коротким по эволюционным меркам. Поэтому с развиваемых позиций вполне объяснимо то обстоятельство, что наибольшим видовым разнообразием в классе млекопитающих отличаются грызуны, а в классе птиц – воробьиные. Ну и самый вопиющий пример это, конечно, насекомые.

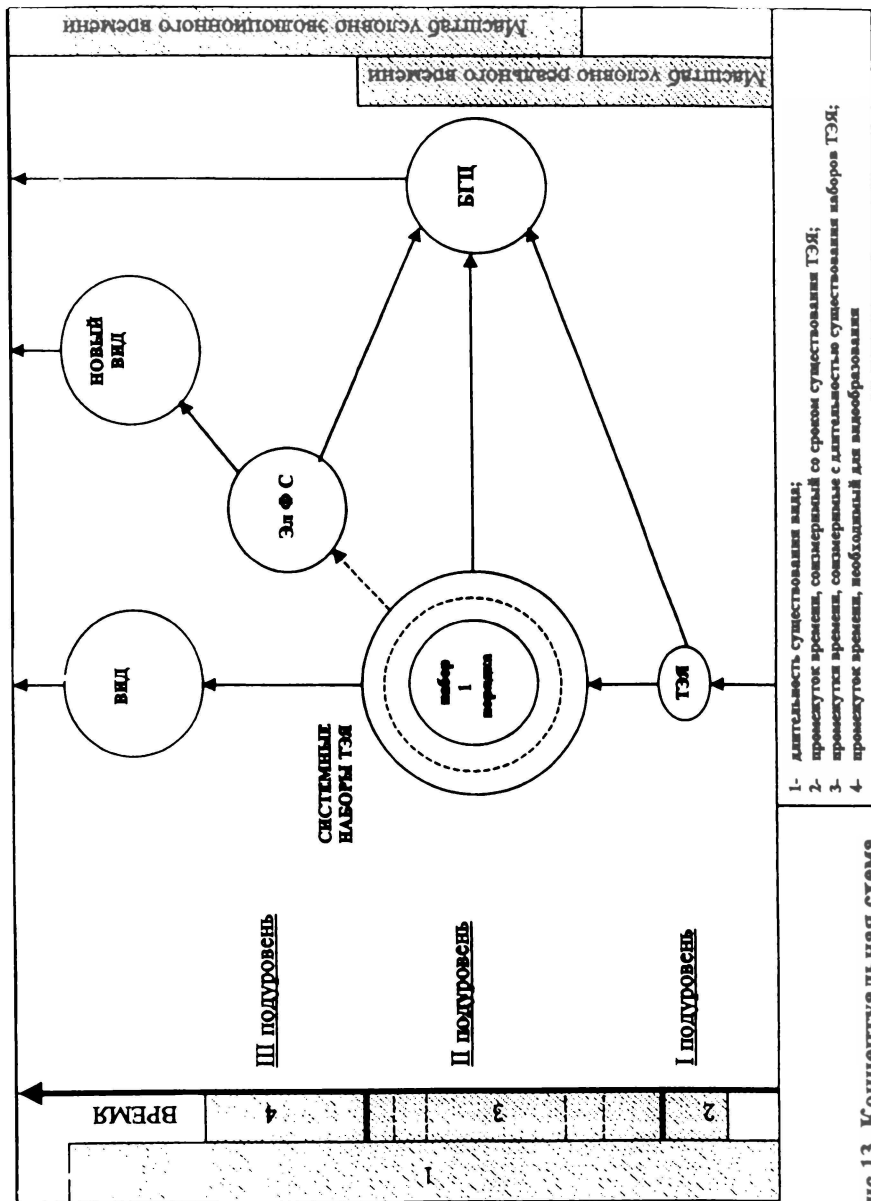
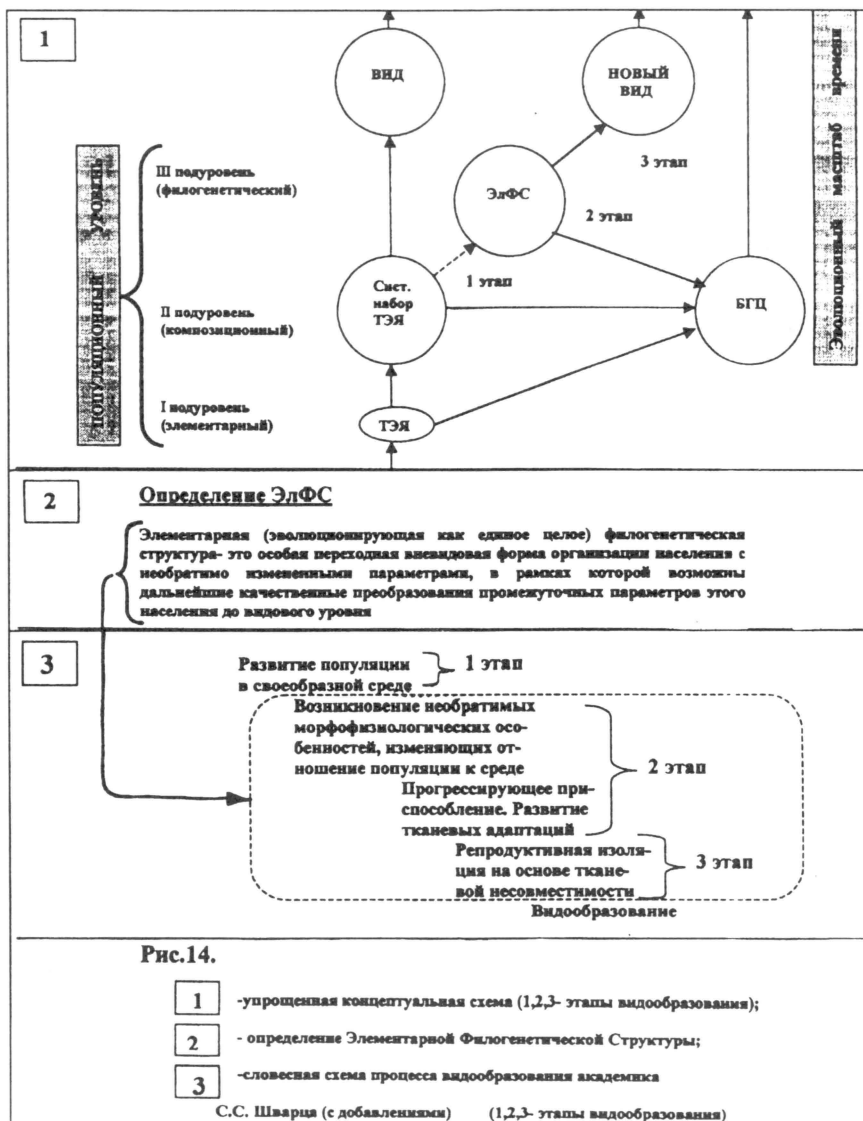


Рис.13. Концептуальная схема



Таким образом, в эволюционном масштабе времени теоретическое положение о зарождении нового вида в недрах предкового вида не вызывает сомнения. Однако, на мой взгляд, реализация процесса видообразования возможна только через особую стадию, когда население самоорганизуется в рамках ЭлФС. Она выступает в роли временного связующего звена между двумя видовыми системами интеграции и в целом соответствует средней части словесной схемы видообразования по Станиславу Семеновичу Шварцу как показано во 2 и 3 разделах 14 рисунка. По своей сути ЭлФС является хотя и необходимым логически обоснованным, но вместе с тем абстрактным теоретическим понятием. Поэтому непосредственно обнаружить ее в природе не представляется возможным. Тем не менее, на мой взгляд, с достаточной степенью определенности, не принимая в расчет немногочисленные исключения из общего правила, можно утверждать, что Элементарных Филогенетических Структурных Единиц в истории Земли было столько, сколько было вымерших видов, плюс столько, сколько видов существует сейчас.

Сухим остатком доклада может быть концептуальная схема.

Но в заключении мне представляется целесообразным сделать еще и словесную тезисную выжимку из сказанного:

1. Синтез различных точек зрения на понятие популяции возможен и может быть реализован в рамках одной концепции.

2. Предлагаемая концепция на новой основе позволяет подтвердить самостоятельное значение и уникальность популяционного уровня организации вида.

3. В составе популяционного уровня могут быть выделены 3 самостоятельных подуровня, которые ранжируются в вертикальном иерархическом ряду следующим образом:

Первый низший элементарный подуровень. Здесь расположена ТЭЯ как элементарная форма организации населения, именно Населения, а не той или иной совокупности особей. Условно эту структурную форму можно обозначить как элементарную популяцию.

Второй средний композиционный подуровень. Здесь находится композиционная форма существования населения. В ее составе различные организационные формы тоже ранжируются, но уже в отдельном иерархическом ряду начиная от системного набора ТЭЯ 1 порядка и заканчивая системным набором высшего порядка. Условно эту форму населения можно обозначить как композиционную популяцию.

И, наконец, третий высший филогенетический подуровень. Здесь расположена Элементарная Филогенетическая Структура, которая является переходной, то есть вневидовой формой организации населения. Она берет свое начало в недрах

предкового вида, но после накопления необратимых качественных изменений приобретает собственную эволюционную судьбу, то есть на новом уровне становится элементарным понятием. В дальнейшем ЭлФС постепенно трансформируется в новый вид, и после завершения процесса видообразования прекращает свое существование, формируя дискретность на видовом уровне. Условно эту форму организации населения можно обозначить как эволюционную популяцию.

4. Каждый из трех выделенных подуровней имеет свои специфические особенности и самостоятельный статус.

5. Синтез различных точек зрения на популяцию оказывается возможным через разделение понятий и строгое определение тех, которые являются элементарными.

Н.Л. Добринский

**ПОПУЛЯЦИЯ В СТРУКТУРЕ БИОСФЕРЫ —
НОВЫЙ СИНТЕЗ**

Подписано в печать 7.04.2005 г.
Формат 1/2. Бумага А 4 Гознак сору.
Гарнитура Times New Roman.
Печать порошковая.
Печатных листов 2.
Тираж 10. Заказ №1.
НИС Uyl en Spiegel, г. Екатеринбург.
Книга сверстана автором.
Без цены.



Uyl en Spiegel

На правах рукописи