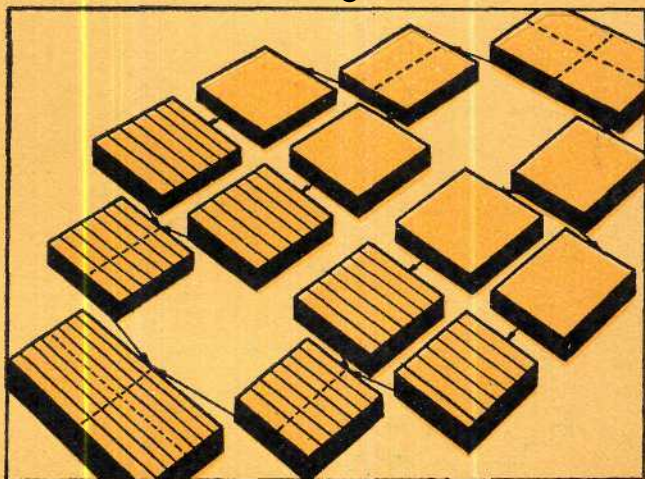


В. А. Межжерин  
И. Е. Емельянов  
СХА. Михалевич

КОНТРОЛЬ  
ЭКЗЕМПЛЯР

# Комплексные подходы в изучении популяций



мелких  
млекопитающих

НАУКОВА ДУМКА

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР  
Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена  
Украинское отделение  
Всесоюзного териологического общества

91-3

4630<sub>2</sub>

В.А.МЕЖЖЕРИН,  
И.Г.ЕМЕЛЬЯНОВ,  
О.А.МИХАЛЕВИЧ

**КОМПЛЕКСНЫЕ ПОДХОДЫ В ИЗУЧЕНИИ ПОПУЛЯЦИЙ  
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

Киев Наукова думка 1991

УДК 591.5

**КОМПЛЕКСНЫЕ ПОДХОДЫ В ИЗУЧЕНИИ ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ** / МЕЖЖЕРИН В.А., ЕМЕЛЬЯНОВ И.Г., МИХАЛЕВИЧ О.А.; Отв. ред. Большаков В.Н., АН УССР. Ин-т зоологии им. И.И.Шмальгаузена, Укр. отд-ние Всесоюз. териол. об-ва, -Киев : Наук, думка, 1991. - 204 с. - ISBN 5-12-001365-1.

В монографии обобщены современные представления о популяции в экологических исследованиях. Обсуждаются теоретические принципы изучения популяций как качественно специфического уровня организации живой материи. Для описания популяционных процессов предлагаются оригинальные методические подходы. Анализируются основные структурно-функциональные характеристики популяций мелких млекопитающих, их динамика в пространстве и во времени.

Для зоологов и экологов, занимающихся проблемами популяционной биологии, преподавателей, студентов вузов.

Ил. 54. Табл. 27. Библиогр.: с. 192-200 (289 назв.).

Ответственный редактор В. Н. БОЛЬШАКОВ

Утверждено к печати ученым советом  
Института зоологии им. И.И.Шмальгаузена АН УССР

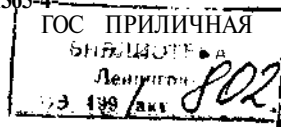
Редакция биологической литературы

Редактор В.И.Неслуженко

К 1907000000-118  
M221 (04)90

91-27281

ISBN 5-12-001365-4



© В.А.Межжерин, И.Г.Емельянов,  
О.А. Михалевич, 1991

Монография представляет собой попытку найти пути изменения положения, о котором хорошо сказал Г.Коли: "Меня поражает отсутствие прогресса в популяционной экологии за последние 50 лет. До сих пор в этой области мы не можем сформулировать ни одного надежно установленного принципа. Возможно, мы ищем ответы не на те вопросы, и простые подходы, вместо того чтобы приводить нас к простым ответам, чаще просто заводят в тупик" [64, с. 12].

Такое положение объясняется по-разному. Г.Коли считает, что необходимо более тщательно изучать влияние условий внешней среды на выживаемость и плодовитость отдельных возрастных категорий. Нам представляется, что сложившуюся ситуацию следует объяснять отсутствием ведущих идей, обеспечивающих переход от одного уровня исследований к другому и воссоздающих объект в целостном виде. Почему это стало камнем преткновения?

Кроме методов, связанных с изучением численности, нет более ни одного, который позволял бы непосредственно исследовать популяцию. Всякий раз, как только появляется такая необходимость, мы вынуждены обращаться к организму. Это неизбежно ставит перед нами задачу - основываясь на изучении одного объекта, раскрыть свойства другого. Долгое время здесь не возникало проблем, так как считалось, что популяция отличается от организма своими размерами, она лишь увеличена в соответствующее число раз. Поэтому любое свойство организма адекватно увеличенное, выступает одновременно и как свойство самой популяции. А это, казалось, вкладывает в руки биолога инструмент для осуществления популяционных исследований.

Однако простой анализ показывает, что при переходе от организма к популяции происходит существенное изменение свойств последней как в ее организации, так и в функционировании. Это превращает популяцию в совокупность разнокачественных генотипов, она начинает играть роль эволюирующей единицы, осуществляет процесс преобразования ресурсов, осваивает экологическую нишу, поддерживает численность в определенных пределах и т.д. Все перечисленное не может возникнуть в процессе суммирования разнообразных свойств даже огромного числа совместно обитающих организмов.

Положение усугубляется тем, что в подавляющем большинстве слу-

чаев исследователь не определяет прямо целостные свойства самого организма, он пытается воссоздать их на основе изучения его отдельных элементов. Другими словами, исходя из современных представлений, в процессе исследования мы неизбежно совершаем переход на суборганизменный уровень; вместо того чтобы приблизиться к популяции, мы от нее удаляемся и на расстоянии стремимся сделать вывод об особенностях ее функционирования. Само расстояние приобретает иной смысл. Оно представляет собой зарывание в проблему — закопавшись в грунт, мы пытаемся судить о том, что происходит на поверхности. Задача осложняется еще и тем, что само свойство целостного организма не может быть выведено в связи с изучением какой-то его единичной структуры. Объясняется это возможностью двоякого характера их взаимодействия. С одной стороны, взаимоисключающим (конкурентным), с другой — взаимодополняющим (взаимообуславливающим). Первая ситуация имеет место, когда возникает нарушение энергетического баланса организма, вторая — при его поддержании. Тем не менее сложность проблемы вооружает нас руководящей идеей, дает основание рассматривать организм с позиций концепции энергетического баланса. Это по отношению к популяции впервые осознал С.С.Шварц. Однако осознание возможности еще не означает ее реализацию. Сочетанное взаимодействие ему не удалось реализовать практически, и оно фигурировало лишь в форме утверждения. Требовалось осуществить вполне определенного типа комплексный анализ.

Методов комплексного изучения популяций предлагалось немало, но вспомним, что для этого требуется осуществить комплексацию на уровне организма, а затем — всей совокупности организмов. В таком виде задача не имела решения, не имеет она его и сегодня. Однако намечались определенные пути, которые, как нам кажется, позволят подойти вплотную к решению этой задачи. Привлечение внимания широкой научной общественности будет способствовать развитию этой области исследований даже в том случае, если некоторые из них окажутся ложными. При этом должно быть обеспечено разнообразие самих подходов, способствующих приближению к поставленной цели. Поэтому в работе не исследуются конкретные проблемы, имеющие отношение к популяционной экологии. Основное в ней — теоретическое раскрытие руководящей идеи и возможность ее обоснования количественными методами, с помощью которых осуществлялись бы последовательные переходы от одного уровня организации к другому.

Первые разделы посвящены руководящей идее, затем рассматриваются конкретные методы решения ряда задач: обеспечение комплексного анализа организмов, переход от одного уровня организации к другому, а также анализ конкретных популяций. Последний осуществляется под углом зрения энергетики популяций — направления, разработка

которого считается наиболее перспективной. В двух разделах делается попытка на основании динамики численности осуществить выход на еще более высокий уровень организации, объясняющаяся тем, что популяция является элементом биоценоза и в природной обстановке вне последнего существовать не может. В завершающем разделе работы показана возможность использования полученных результатов в эволюционном учении. Последнее обусловлено тем, что именно в этой области нашего знания намечившиеся подходы могут оказать наиболее сильное воздействие, открывая широкие возможности для проникновения новейших достижений экологии в эволюционное учение.

## ЭКОЛОГО-ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

### ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СПЕЦИФИКА В ИЗУЧЕНИИ ПОПУЛЯЦИЙ

В системе знаний о живом существует два базовых, ствольных понятия: организм и популяция. Ствольными эти понятия стали потому, что каждое из них фиксирует определенный уровень организации, а образование одного есть следствие усложнения (упрощения) другого. До и после этих понятий размещаются иные, обеспечивающие переход к другим системам интеграции, на что обратил внимание С.СШварц [171]. Выше популяционного уровня организации возникают видовой и биоценогический, ниже организменного - фенотипический и генетический. Образно говоря, организм и популяция образуют ствол, вид и биоценоз - крону, фенотип и генотип - корневую систему дерева жизни.

Базовыми упомянутые понятия оказываются потому, что с каждым из них связана целая система взглядов. С первым — типологическая концепция, со вторым - политипическая. Эти концепции чаще всего используются в связи с представлением о виде, однако действительное их применение более широкое и выходит за пределы рассматриваемой проблемы.

Являясь базовыми, ствольными, эти понятия используются в различных разделах науки о жизни, а это значит - допускают различное толкование. Здесь кроется определенная трудность, приводящая к необходимости множественного отражения одного и того же объекта. В процессе такого отражения не только рассматривается иная сторона объекта, но и изменяются его границы. Правильнее говорить, что многоплановый объект, который связывают с понятием "популяция", имеет разные, но не равнозначные стороны. Последнее требует не только интегрированного определения понятия "популяция", которое недавно было предложено А.В.Яблоковым [187], но и дифференцированных, отражающих специфику подходов, возможного видения самого объекта. Особое место принадлежит экологическому подходу, на котором следует остановиться подробнее.

Очевидно, что изолированная особь не может поддерживать процесс

воспроизводства и, следовательно, выполнить важнейшую функцию живого — обеспечить сохранение своего рода. Ее может реализовать лишь группа особей, в которой осуществляется свободное скрещивание или обеспечивается процесс воспроизводства иным способом. Такую группу особей одного вида называют популяцией, а популяционная экология исследует взаимосвязи этой группы, в результате которых осуществляется процесс воспроизводства. Поэтому важнейшей задачей популяционной экологии становится изучение взаимосвязей, обеспечивающих процесс воспроизводства.

Первые исследования отчетливо показали, что население реагирует на воздействие среды, прежде всего, размножением или убылью. В связи с этим главной целью в популяционной экологии стало изучение динамики населения. Поэтому данный раздел экологии получает название демэкология. Однако по мере исследования движения населения становится очевидным, что "волны жизни", присущие популяции, представляют собой следствие ее сложных взаимодействий с окружающей средой. Возникает необходимость исследовать все многообразие проявлений этих взаимодействий. Тем не менее эта особенность популяции была положена в основу одного из экологических определений, согласно которому она обладает способностью поддерживать численность на характерном для данного вида уровне [166]. Это определение получило достаточно широкое распространение, хотя в нем заключено существенное противоречие, обусловленное тем, что здесь происходит переход от представлений о популяции как элементе биоценоза к представлениям о ней как о составляющей в системе вида. Последнее создает известные трудности уже по той причине, что уровень численности нельзя считать видовым свойством. В каждой конкретной экосистеме популяция поддерживает свою численность в пределах, определяемых условиями самой экосистемы, в зависимости от приходящейся на ее долю энергии. Подтверждают эту мысль различия в уровнях численности одного из видов ветвистоусых ракообразных в олиготрофном и эвтрофном озерах (рис. 1). В олиготрофном озере уровень численности рачка оказывается на порядок ниже, да и тип динамики населения у него иной. Легко понять, что в этих условиях утверждение, что популяция обладает способностью поддерживать численность на характерном для данного вида уровне, теряет смысл. С другой стороны очевидно, что в условиях выраженного лимитирующего воздействия вещества (олиготрофное озеро) устанавливается не только иной уровень численности популяций, но и иной тип их динамики, что позволяет заключить: поддержание численности в первую очередь свойство экосистемное, а затем уже видовое. Другие примеры показаны на рис. 2 и 3.

Из способности популяции поддерживать численность на каком-то видовом уровне делается вывод, что основным ее свойством следует считать возможность самостоятельно существовать и развиваться неопределенно длительное время. Однако с экологических позиций это у-

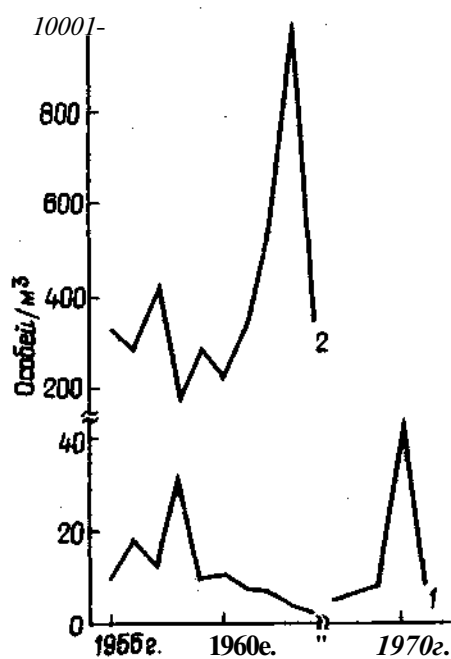


Рис. 1. Изменения численности *Chydopus sphaericus*, показывающие лимитирующее воздействие вещества (1 - олиготрофное оз. Нарочь) и его отсутствие (2 - эвтрофное оз. Баторин). В первом случае поддерживается стабильная численность в течение длительного времени; обе вспышки связаны со снятием лимитирующего воздействия в многоводные годы. Во втором - численность и пределы ее варьирования оказываются на порядок выше (по материалам сборника [108])

который различал: индивидуальную смертность от хищников, незаразных болезней и случайностей; массовую гибель при эпизоотиях, связанную с достижением значительной плотности населения; массовую гибель от стихийных явлений, не связанную с плотностью населения. Таким образом, он впервые выделил три аспекта в проблеме взаимодействия популяции с окружающей средой: перенос вещества и энергии по цепям питания, когда хищник пожирает свою жертву; снижение численности, зависящее от плотности популяции, т.е. когда важнейшим фактором становится сама плотность популяции; снижение численности, происходящее независимо от колебаний плотности популяции. Это дает основание считать, что С.А.Северцов впервые ввел в популяцион-

верждение также не является правомочным, так как самостоятельное существование можно представить лишь в отрыве от других популяций данного вида, но не от популяций других видов. А продолжительность существования популяций в значительной мере зависит от того, на какой стадии развития находится биоценоз. В сукцессионном ряду время существования той или иной популяции может быть весьма коротким. Следовательно, способность популяции осуществлять процесс воспроизводства и на этой основе поддерживать свою численность является чрезвычайно важной особенностью. Однако данная особенность не полностью исчерпывает специфику экологического подхода к изучению популяции.

Специфика рассматриваемого подхода особенно ярко проявляется в том аспекте, где популяция рассматривается в качестве средообразователя. На эту особенность популяции впервые обратил внимание С.А.Северцов [131],

новую экологию представление о том, что действие факторов среды может быть зависимым и независимым от плотности популяции. Иными словами, он впервые отметил, что популяция (ее плотность) меняет силу воздействия тех или иных факторов, а поэтому выступает в роли средообразователя. Такой вывод потребовал изменить представления о роли среды в популяционной экологии. В рамках этих представлений следовало уже дифференцировать факторы среды не на биотические и абиотические, а на такие, действие которых зависит или не зависит от плотности популяций. В 1966 г. американский эколог Р.Л.Смит ввел подобную дифференциацию [282]. К числу первых факторов он отнес конкуренцию, хищничество и паразитизм, пищу и болезни, ко вторым — преимущественно физические.

Исходя из представлений о пространстве логических возможностей [47], важнейшими характеристиками совокупности взаимодействующих элементов являются их число и качественные различия. Если число элементов мало, то возможности комбинаторики оказываются крайне ограниченными. Они также ограничены, если совокупность характеризуется однообразием своих элементов, т.е. ей присуща простая структура. Это общее свойство любой совокупности. В связи с этим вслед за динамикой численности на передний план ставится проблема структуры популяции. Под последней понимают

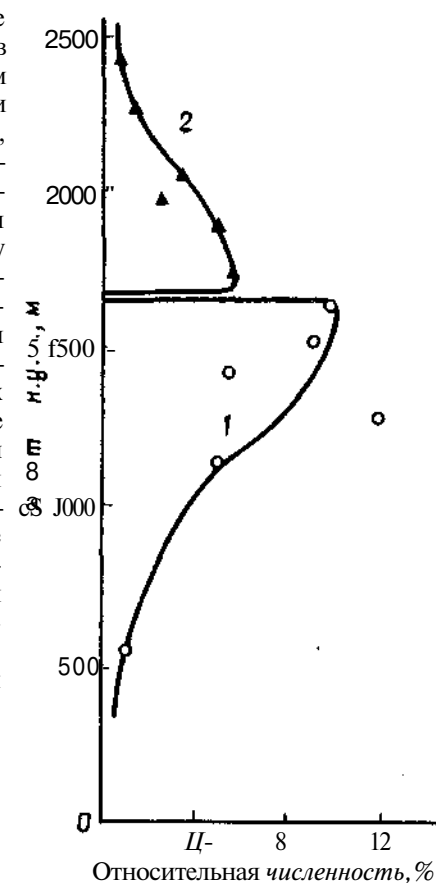
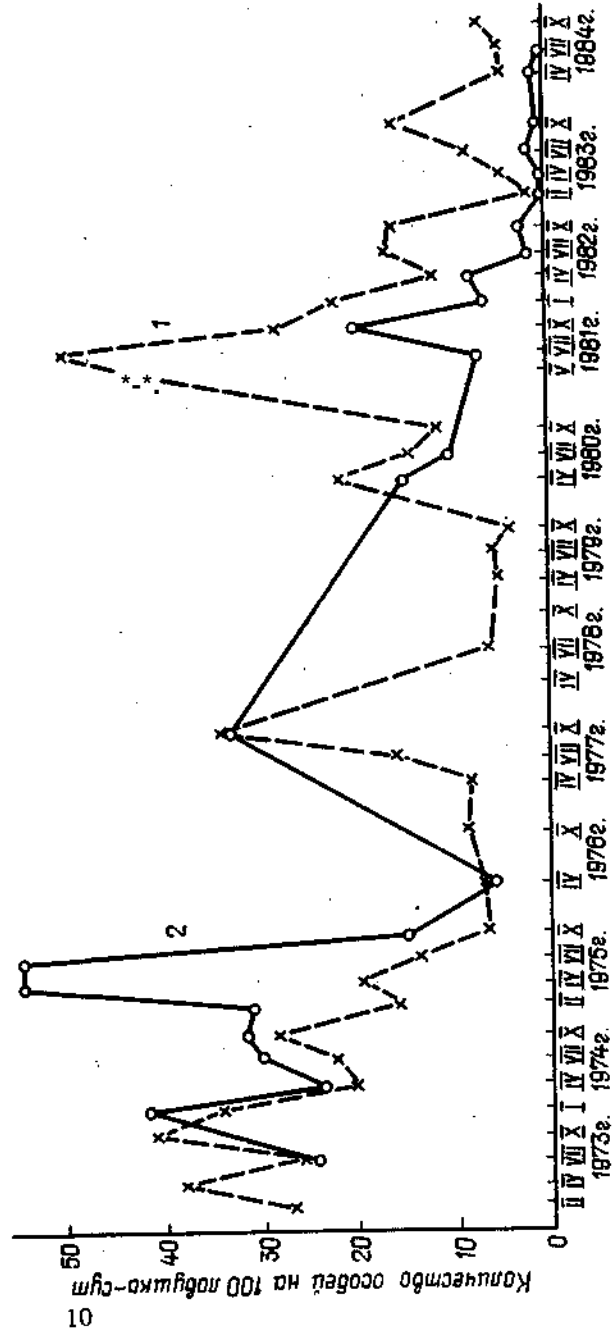


Рис. 2. Распределение австралийских слявок *Ciateroscelis robusta* (1) и *C. murina* (2) на г.Каримуи (Новая Гвинея) как функция высоты надуровнем моря. По горизонтали - относительная численность видов как их доля от общей численности птиц. Два вида слявок скачком замещают друг друга на высоте 1650 м н.у.м. и достигают максимума своей плотности непосредственно выше и ниже пояса скачка (по данным Дж. Дьямондаиз [252])

характеризуется однообразием своих элементов, т.е. ей присуща простая структура. Это общее свойство любой совокупности. В связи с этим вслед за динамикой численности на передний план ставится проблема структуры популяции. Под последней понимают



Р и с 3. Изменения относительной плотности населения общественной полевки (*Microtus socialis*) в заповедной степи Аскания Нова (1) и прилегающих агроценозах (2)

качественное разнообразие популяции, проявляющееся в специфических формах.

А.В.Яблоков [187] определяет структуру популяции как упорядоченные части целостности и выделяет следующие ее формы: половую, возрастную, генетическую и экологическую. Важнейшей, определяющей все остальные, он считает генетическую структуру. Экологическая — выступает в качестве обобщающей, включающей в себя не только подразделенность по полу и возрасту, но, прежде всего, на группы особей, находящихся в специфических связях с биотическими и абиотическими факторами среды, т.е. формирующих собственные подразделения в экологическом пространстве данной популяции. Принято выделять четыре аспекта экологической структурированности популяций: по различиям в питании, размножении, перемещении в пространстве, фенологии. Однако то обстоятельство, что популяция выступает в качестве элементарной совокупности, осуществляющей процесс преобразования ресурсов, позволяет несколько иначе взглянуть на проблему ее структурированности.

Генетики убеждены, что популяционный полиморфизм имеет адаптивный характер, проявляющийся в увеличении эффективности использования ресурсов среды, что в свою очередь влечет за собой и повышение суммарной продуктивности популяции. Это было показано на популяции дрозофил. Так, в стандартных условиях среды популяции, обладающие хромосомным полиморфизмом, продуцируют больше особей и большую биомассу, чем мономорфные. Можно сделать вывод, что генетическая структура популяции решает важнейшую задачу — обеспечивает процесс преобразования ресурсов или, как говорят экологи, способствует освоению экологической ниши. Сторонником такого подхода являлся и С.С.Шварц [171], который был глубоко убежден, что генетическое разнообразие популяции определяет ее способность использовать разнообразные ресурсы. Эту же задачу решает и возрастная структура популяции.

Современные представления, сложившиеся в рамках экосистемной экологии, позволяют шире взглянуть на эту проблему. По мнению К.Е.Ф. Уатта [287], в экосистемной экологии среду следует рассматривать в качестве совокупности ресурсов. Под последними он понимает все то, что позволяет популяции осуществлять процесс преобразования энергии на оптимальном уровне. По его убеждению, основными категориями ресурсов следует считать пространство, время, вещество, энергию и разнообразие. Однако правильнее говорить, что каждое из них выступает не в роли самостоятельного ресурса, а его переменной, так как в реальной ситуации любой ресурс представляет собой комбинацию этих переменных. Ведь всем популяциям требуется не просто пространство, а такое, которое обеспечивает ее необходимым веществом и энергией в определенной форме и в определенное время. Учитывая это, по-

пуляция, будучи элементарной единицей, осуществляющей процесс преобразования ресурсов, должна иметь средства для достижения этой цели. В качестве таких средств и выступают разные формы структуры популяции. С целью освоения пространства как переменной ресурсов формируется пространственная структура популяции, времени — возрастная, разнообразия — генетическая, вещества и энергии — фенотипическая. Конечно, в данном случае речь идет не об исключительном освоении той или иной переменной, а о преимущественном (приоритетном). В реальной ситуации каждая структурная единица осуществляет освоение самого ресурса, который представляет собой комбинацию пяти переменных.

Являясь преобразователем ресурсов, популяция не только их потребляет, но и создает. Последнее приводит к тому, что она отчетливо дифференцируется и по такому своему качеству, которое имеет отношение к процессу воспроизводства, т.е. мы можем выделить в ее пределах половые группы или ту часть особей, которые осуществляют процесс воспроизводства.

Решение приоритетных задач каждой из структурных единиц дает основание говорить о том, что они реализуют специфические функции, т.е. в пределах общей задачи, связанной с процессом преобразования ресурсов, каждая структурная единица по-своему относится к ним, что обеспечивает более полное их освоение.

Выступая в качестве преобразователя ресурсов, популяция неизбежно характеризуется "профессией" — занимает экологическую нишу [113]. По этому вопросу разногласий у экологов не существует. Значительно сложнее определить саму нишу, которую занимает популяция. Объясняется это тем, что существует три возможности для характеристики ниши. Во-первых, она может быть описана по совокупности ресурсов, преобразуемых популяцией; во-вторых — по совокупности **свойств популяции, обеспечивающих преобразование определенной совокупности ресурсов; в-третьих, ее можно описать, основываясь на результатах преобразования ресурсов. Иными** словами, нишу можно **характеризовать по тому, что имеется "на входе" или "на выходе", а также по ее внутренним параметрам. Однако** ресурсный подход дает **возможность прийти к одному универсальному ее определению.**

Я.М.Галл [21] рассмотрел экологическую нишу с точки зрения дискуссии о законе Гаузе и развития самих представлений о ней. Проанализировав постановку и результаты экспериментов Г.Ф.Гаузе, Я.М.Галл пришел к выводу о целесообразности введения понятия "ниша Гаузе" (одномерная ниша). В таком понимании ниша должна представлять отношение формы жизни к какому-либо одному необходимому фактору среды ее обитания, ограниченность которого является единственной причиной, лимитирующей рост популяции (при конкуренции).

Попытка связать нишу с лимитирующим фактором представляется вполне обоснованной, однако это не дает основания считать "нишу Гаузе" одномерной. В экспериментах Г.Ф.Гаузе [22] неизбежно присутствовала вся совокупность переменных ресурсов: пространство, время, вещество, энергия и разнообразие. Функцию пространства выполнял сосуд, времени — периодически подводимые вещество и энергия, в роли последних и разнообразия выступали различные формы жизни. В результате становится очевидным, что ниша, сформированная Г.Ф.Гаузе в эксперименте, оказывается многомерной, правда, в иной системе рассуждений, в которой среда понимается в качестве совокупности ресурсов, а не совокупности факторов среды.

Поддерживая определенную концентрацию вещества и энергии в определенном пространстве-времени и изменяя экологическое разнообразие, Г.Ф.Гаузе вскрыл тонкие различия, существующие между конкурирующими видами. Он показал, что увеличение разнообразия приводит к перераспределению концентрации вещества и энергии в конкретном пространстве-времени. Последнее вызывает перераспределение и его потребителей, что свидетельствует о перераспределении самих экологических ниш. Поэтому эксперименты Г.Ф.Гаузе четко свидетельствуют в пользу того, что экологическая ниша есть функция разнообразия, определяющая концентрацию вещества и энергии в конкретном пространстве-времени.

Такое определение экологической ниши следует считать достаточно универсальным: с одной стороны, различные экологические ниши могут быть выражены в сопоставимых величинах, определяющих концентрацию вещества и энергии. С другой — экологическая ниша — это специфическое понятие, так как концентрация вещества и энергии зависит от разнообразия экосистемы и ее пространства-времени. Наконец, экологическая ниша действительно связана с лимитирующим воздействием, в роли которого может выступать любая переменная ресурсов, находящаяся во взаимодействии с другими, а поэтому она является многомерной, так как определяется пятью переменными. Становится понятным, что для того чтобы шло успешное освоение многомерной экологической ниши, популяция сама должна быть многомерной, т.е. характеризоваться разными качествами, быть структурированной.

Синонимом экологической ниши в биоэкологических представлениях до некоторой степени выступает звено трофической цепи. В функциональном плане звено трофической цепи характеризуется определенным пространственно-временным положением в системе биоценоза. Его возникновение всецело связано с его разнообразием и осуществляет перенос вещества и энергии по трофической цепи. Роль такого звена выполняет популяция. Поэтому в экологических исследованиях популяция всегда выступает в качестве элемента биоценоза, в связи с чем,



как отмечает Р.Дажо [24], ее границы, по крайней мере потенциальные, определяются границами биоценоза.

С учетом перечисленных особенностей, было предложено [89, 93] следующее определение популяции: популяция есть население, образующее относительно простые или иерархически сложные скопления организмов, функционирующие как звено цепи питания, которое регулирует свою продуктивность в соответствии с продуктивностью других звеньев этой цепи и продуцирует видоспецифическое живое вещество. Продуцирование видоспецифического живого вещества представляет собой то общее, что связывает любую конкретную популяцию с системой вида. В более простой форме экологическое определение популяции можно дать в следующем виде. Популяция — элементарная структурная единица биоценоза, обеспечивающая видоспецифическое преобразование ресурсов.

### КОНЦЕПЦИЯ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА

Развитие представлений об энергетическом балансе живых систем связано с именем Н.И.Калабухова, который обобщил существовавшие до него представления по этому вопросу, обогатил их своими собственными исследованиями и представил в форме принципа энергетического баланса организма [57]. Сформулированный принцип выделил три важнейших аспекта всей проблемы. Первый связывается с поддержанием энергетического баланса самого функционирующего организма, второй — организма с окружающей средой, третий — касается соотношения между количественной и качественной сторонами энергетического обмена. Обозначенные аспекты имеют под собой чрезвычайно веские основания, вытекающие из теории познания.

Не касаясь всего комплекса составляющих теории познания, отметим, что к их числу относятся: картина мира, пути и шаги познания. Издавна принято представлять картину мира в виде системы, которая является по своей сути иерархической, т.е. в форме пирамиды. Такие представления предполагают два пути познания: движение от вершины пирамиды к ее основанию (от общего к частному) или же от основания пирамиды к ее вершине (от частного к общему). В обоих случаях познание обеспечивает движение, срез всей картины мира по вертикали. Процесс познания считается завершенным, если исчерпывается в круговороте, т.е. если оказались использованными оба пути движения: начавшись от вершины (основания), оно вновь возвратилось к ней (нему).

С точки зрения теории познания на каждом его этапе необходимо осуществлять три шага: тезис — антитезис — синтезис, которые призваны обеспечивать движение по горизонталям, уровням картины мира (этажам пирамиды), а также переходы от одних уровней к другим.

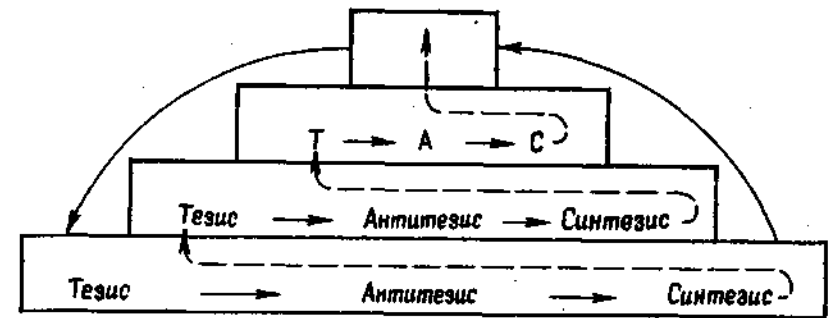


Рис. 4. Схема, отражающая картину мира, пути и шаги познания (объяснение в тексте)

Первые два шага обеспечивают дифференцированное, а третий — интегративное познание (рис. 4).

Тезис, антитезис и синтезис могут отражать свойства (противоположности) картины мира. С одной стороны, эти противоположности могут быть типа лево-право, но в форме синтезиса происходит формирование целого. Они также могут отражать положительно-отрицательное, приход-расход, что имеет прямое отношение к представлениям о балансе. С другой стороны, рассматривается отношение между количеством и качеством. Учитывая, что количество и качество характеризуются взаимопереходами, именно за счет рассмотрения их соотношения осуществляется переход от одного уровня картины мира (от одного этажа пирамиды) к другому. Чтобы понять, как это происходит, обратимся к общенаучной теории, которая исходит из того, что все познается в сравнении, три шага познания реализуются в виде трех форм отношений: категория отношения меры количество (тезис), категория отношения меры отношение (антитезис) и категория отношения единства меры количество и меры отношение (синтезис).

Категория отношения меры количество отражает коррелятивную определенность исследуемого объекта, т.е. то, каким является объект в сопоставлении с другим, имеющим универсальный характер (весы, линейка, часы). В результате рассмотрения такого отношения получают "нейтральные" величины. Они безразличны по отношению к тому, что ими измеряется, т.е. ничего не говорят о качестве тех объектов, которые подвергаются измерению.

Категория отношения меры отношение отражает, как один из показателей категории меры количество (масса, длина, время) соотносится с другими в пределах одного и того же объекта материального мира. В результате такого соотнесения получают величины, которые характеризуют данный объект материального мира, т.е. уже не являются безразличными, а раскрывают сущность (качественную специфику) само-

го объекта. Заметим, что непонимание этого приводит к грубым ошибкам, искажающим саму суть процесса познания. Например, В.С.Смирнов [139] приходит к парадоксальному утверждению, что при определенных условиях категория отношения меры количество и категория отношения меры отношение могут быть "тождественно равны между собой", а экстенсивная и интенсивная функции становятся неразличимыми. Они не могут становиться таковыми потому, что представляют собой разные формы отношений и характеризуют разные свойства материального мира.

Третьим шагом, завершающим определенный этап познания, является переход к категории отношения меры количество и меры отношение. В результате "нейтральные" величины и величины, имеющие отношение к совершенно конкретным объектам, увязываются друг с другом, что создает предпосылки для рассмотрения одного явления вслед за другим. Например, процесс развития, который связывается с переходом от одного уровня к другому, реализуется таким образом, что при переходе на вышележащий уровень категория отношения единства меры количество и меры отношение преобразуется в категорию отношения меры количество, т.е. синтезис нижележащего уровня становится тезисом вышележащего.

С физических позиций перемножение экстенсивной (меры количество) и интенсивной (меры отношение) функций дает представление об энергии. Учитывая, что существуют тезисы, антитезисы и синтезисы, относящиеся к разным уровням, мы имеем возможность получать энергетические характеристики разных уровней. Такие характеристики дают представление о разных качествах самой энергии. К примеру, имея представление о количестве тепла, произведенном организмом, которое в определенной системе рассуждений выступает в качестве отношения меры количество (тезис), а также о количестве тепла на единицу массы тела (антитезис), мы можем количественно определить энергию более высокого качества, в результате обесценивания которой образовалось это тепло. Для этого необходимо перемножить значения абсолютной и удельной теплопродукции.

Теория познания утверждает, что полное (завершенное) представление об объекте мы получим только тогда, когда противоречия типа количество-качество будут дополнены противоречиями типа лево-право, так как только синтезис второй формы противоречий дает нам представление о целом. Следовательно, чтобы завершить процесс познания, необходимо объединить две формы синтезиса. Именно с этих позиций и становится понятной сама суть концепции энергетического баланса, которую предложил Н.И.Калабухов.

Первым важным положением концепции энергетического баланса следует считать осуществление организмом ряда функций в процессе жизнедеятельности. На каждую из них тратится определенное количество

энергии. В результате суммарные затраты организма ( $E_0$ ) представляют собой сумму затрат на все реализуемые функции:

$$E_0 = F_1 + F_2 + F_3 + \dots + F_N,$$

где  $F_i$  - затраты энергии на какую-то отдельную функцию. Это положение широко использовалось и до формулировки принципа энергетического баланса, поэтому является исходным и еще не раскрывает саму сущность всего подхода. Его новизна проявляется в следующем: Сами функции, реализуемые организмом, взаимодействуют двояко: дифференциально и интегрально, т.е. в форме борьбы и единства противоположностей, что согласуется с теорией познания. Перераспределение энергии может произойти таким образом, что усиление одной функции повлечет за собой ослабление другой или всех остальных вместе взятых. Такой способ достижения конечного результата следует считать конкурентным, приводящим к тому, что другая или все остальные функции не реализуются. Чаще других в этом случае страдает последняя, обеспечивающая процесс воспроизводства. Например, на домашних мышах было показано, что в случае снижения температуры окружающей среды, вызывающего усиление терморегуляционной функции, происходит остановка роста и полового созревания, а половозрелые особи прекращают размножение [15]. К этому следует добавить, что такая ситуация однозначно трактуется как нарушение энергетического баланса организма. В результате организм терпит поражение в борьбе за существование, так как не в состоянии реализовать все свои функции и оставить потомство.

Тем не менее организм имеет возможность усилить одну из функций, не вызывая ослабления какой-либо другой или всех других вместе взятых. Это достигается, когда усиление функции совпадает с притоком энергии во внешней среде. Например, в период подготовки к миграции или зимней спячке может резко усиливаться процесс жиронакопления, что не влечет за собой каких-либо отрицательных последствий. Напротив, они возникают в случаях, когда усиления данной функции не происходит. Совершенно очевидно, что это не связано с нарушением энергетического баланса. Однако такой способ его поддержания следует считать затратным, т.е. требующим дополнительного притока энергии извне.

Поддержание энергетического баланса оказывается возможным и в том случае, когда организм реализует все свои функции на каком-то оптимальном уровне, что не требует усиления одних функций за счет ослабления других или всех остальных вместе взятых. Иными словами, достигается четкая последовательность реализации функций, что представляется возможным при условии их высокой согласованности и достаточно стабильных проявлениях окружающей среды.

Огромную роль играет еще одна возможность, связанная с интеграцией функций, когда реализация одной не только открывает возмож-

ности для осуществления другой, но и непосредственно ее поддержива-ет. Таким образом, в этом случае функционирование осуществляется не столько за счет автономии, сколько за счет взаимодействия функций.

Так, было показано, что некоторые рептилии способны поддержи-вать постоянную температуру тела [254]. Это достигается за счет уве-личения термической инерции (большой массы тела), изменения цирку-ляции крови между "центром" и "периферией", а у некоторых видов включается в теплопроизводство сократительный термогенез (непро-извольное мышечное дрожание). Сравнивая эти формы рептилий с млекопитающими, легко заметить, что у последних значительно боль-шую роль играет совмещение функций, обеспечивающих постоянство температуры тела. Так, треть поступающего тепла связана с процессом пищеварения- в период двигательной активности поддержание постоян-ной температуры тела определяется рабочим термогенезом. В результа-те, несмотря на общее увешение затрат энергии, обусловленное увели-чением числа реализуемых функций, затраты на каждую из них снижа-ются. Тем не менее для усиления какой-то одной функции организма млекопитающих необходимым условием является обязательный при-рост энергии в окружающей среде.

Наконец, не менее важным механизмом, обеспечивающим поддер-жание энергетического баланса, следует считать дифференциацию са-мой функции, существование альтернативных возможностей для ее реализации. Иллюстрацией этого может служить, например, взаимодей-ствие сократительного и несократительного термогенеза в мышцах или взаимодействие бурой жировой ткани и мышц в процессе поддер-жания постоянной температуры тела. На землеройках, в частности, бы-ло показано, что при переходе к состоянию покоя постоянство темпера-туры тела поддерживается за счет деятельности бурой жировой ткани, а при переходе к двигательной активности - за счет работы мышц [95]. Такой механизм обеспечивает чередование расхода и накопления энер-гии, а в экстремальных условиях в термогенез включаются и мышцы, и бурая жировая ткань, что позволяет осуществить усиление функции за счет двух источников энергии, а не за счет ослабления другой или всех остальных функций вместе взятых.

При таком сочетании взаимодействующих функций обеспечивается полный баланс: оптимальное взаимодействие отдельных функций и всего организма с окружающей средой. Последнее вытекает из простей-шего рассуждения, связанного с тем, что организм компенсирует свои затраты за счет энергии, которая имеется в окружающей среде. Это да-ет основания несколько расширить биоэнергетическое уравнение и представить его в следующем виде:

$$F_x + F_2 + F_3 + \dots + F_N = E_o = E_c,$$

где  $E_c$  - энергия окружающей среды, оказавшаяся доступной для дан-ного организма. Из этого уравнения вытекает, что поддержание энерге-

тического баланса между организмом и средой достигается на уровне совокупных затрат, а не связано с затратами на какие-то отдельные функции. В более широком смысле это означает, что организм взаимо-действует с окружающей средой как целое с целым. Последнее утверж-дение требует более детального обсуждения.

Процесс жизнедеятельности организмов всегда реализуется в оп-ределенном диапазоне воздействующих факторов. Однако это не озна-чает, что в этих пределах их жизнедеятельность характеризуется одни-ми и теми же показателями. Главным критерием, по которому оцени-вают характер жизнедеятельности, является скорость преобразования энергии. Последняя представляет собой комплексный показатель, включающий в себя скорости обесценивания энергии (превращения энергии в тепло) и образования энергии высокого качества. Здесь, в сущности, имеет место то же, что и в экономике автомобильных пере-возок, когда показателем эффективности работы автотранспорта ока-зывается не количество сожженного бензина или полный простой, а от-ношение расхода бензина к единице полезной работы, выразившейся в перевозках грузов.

Становится очевидным, что если организм очень быстро отдает теп-ло во внешнюю среду (скорость обесценивания энергии очень высока), то это означает, что скорость преобразования энергии у него достигает максимальных показателей. Она будет таковой лишь в том случае, если одновременно с теплоотдачей организм создаст определенный запас энергии в виде аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) или других энергоносителей для реализации последующих функций. Чтобы это происходило, каждая функция должна реализовываться в оптимальном режиме. Именно такая реализация исключает конкурентный характер взаимодействия функций, т.е. в этом случае не происходит усиления одной за счет ослабления другой или всех остальных вместе взятых.

Известно, что в пределах определенного диапазона воздействующе-го фактора скорость преобразования энергии не остается постоянной. Она минимальна у нижних и верхних значений воздействующего факто-ра, а максимальной, как правило, оказывается между двумя этими пре-делами. Там, где скорость минимальна, устанавливается пессимальное взаимодействие, где она максимальна — оптимальное. Эта зона у раз-ных организмов по отношению к одному и тому же фактору и у одного организма по отношению к разным факторам оказывается различной. Например, организм может переносить значительные колебания темпе-ратуры, но окажется очень чувствительным к незначительным измене-ниям концентрации каких-либо веществ.

В связи с этим на организм всегда влияет комплекс факторов, од-нако определяющее значение имеет тот или те, которые в данный мо-мент приводят к возникновению пессимального взаимодействия. Это получило название "узкое место" [62].

На основе изложенного можно сделать следующие выводы. Во-первых, изменение какого-либо фактора или появление нового приводит к изменению качества среды. Исходя из этого, С.С.Шварц делает вполне закономерное заключение, что изменение одного из факторов среды меняет отношение животных ко всему комплексу условий существования [165, 167].

Во-вторых, независимо от того, взаимодействие с каким из факторов приводит к появлению "узкого места", среда воздействует на организм, как целое на целое. Объясняется это тем, что изменение любого фактора вызывает у организма одну и ту же реакцию - изменяется скорость преобразования энергии. Однако такое изменение далеко неоднозначно у всех особей в пределах популяции.

Если среда изменилась в связи с похолоданием и воздействует на группу подопытных собак, то мы не сможем предсказать реакцию каждого из животных, так как они имеют много возможностей для поддержания своего энергетического баланса. Собака, у которой мех погуще, может вообще не реагировать на похолодание. Другая свернется в клубок, что также не потребует увеличения затрат энергии на терморегуляцию. Третья начнет резвиться, а поэтому расход энергии у нее окажется связанным с двигательной активностью. У четвертой начнется непроизвольное дрожание (включится сократительный термогенез), что будет связано с прямыми затратами энергии на терморегуляцию. Возможны и другие реакции: включится сократительный термогенез — собака начнет поедать пищу или заберется в укрытие. В результате, как легко заметить, животные могут отреагировать на одно и то же изменение среды не усилением, а ослаблением отдельных функций или путем их использования. Изложенное дает основание заключить, что, во-первых, несмотря на то что организм со средой всегда взаимодействует как целое с целым, конкретный ответ организма, приоритетное использование той или иной функции всецело зависят от самого организма; во-вторых, что скорость преобразования энергии может возрастать или снижаться. Процесс обесценивания энергии может быть также далеко неоднозначным.

Следовательно, изменения какого-либо фактора среды приводят к изменению ее качества, что в свою очередь воздействует на организм, вызывая у него изменения скорости преобразования энергии. Целое (среда) воздействует на целое (организм). Сам же организм меняет скорость преобразования энергии за счет усиления или ослабления той или иной функции. Выбор приоритетной функции всецело определяется состоянием организма. Из этого следует, что однотипное изменение среды однозначно не определяет, за счет какой функции произойдет изменение скорости преобразования энергии (рис. 5).

Анализ показывает, что в процессе эволюции (прогрессивной) возрастает качество энергии, уровень которой тем выше, чем большее чис-

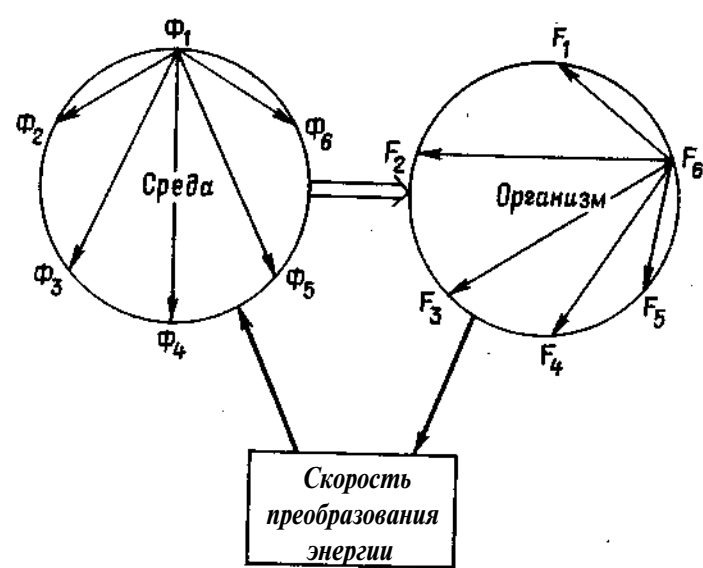


Рис. 5. Схема воздействия среды на организм. Изменение одного из факторов среды приводит к изменению ее качества (происходит изменение "узкого места"), что вызывает изменение скорости преобразования энергии организмом. Последняя изменяется таким образом, что происходит усиление одной функции и ослабление какой-либо другой или всех остальных вместе взятых ( $\Phi$  — фактор среды,  $F$  — функция организма)

ло функций может реализовать организм. Например, в процессе эволюционного развития у млекопитающих появляются новые функции: вынашивание детенышей, деторождение, выкармливание молодняка молоком, поддержание постоянной температуры тела (эндотермия), более сложные формы поведения, совершенные способы обработки пищи и передвижения. Увеличение их числа требовало более высокого суммарного расхода энергии, что объясняется не просто возрастающей мощностью энергетического обмена, а увеличивающимся количеством энергии, которая для своего поддержания требует большего количества энергии низкого качества. Однако суть прогресса заключается в том, что расход на поддержание каждой конкретной функции у млекопитающих оказывается ниже. Таким образом, прогресс имеет место тогда, когда одновременно с увеличением суммарных затрат энергии, затраты на каждую реализуемую функцию снижаются. Эта мысль подтверждается классическими исследованиями С.А.Северцова [132], который показал, что у млекопитающих до одного года не доживают 50-60 % приплода, у птиц — 85—90, у рептилий и рыб смертность оказывается еще больше. В результате эффективность размножения у млекопитающих

оказывается наибольшей, что требует меньших затрат энергии на производство.

Можно полагать, что это утверждение неверно, если мы будем рассматривать затраты энергии на терморегуляцию, которые у млекопитающих очень высоки. Однако это не так. Млекопитающие чаще всего используют для поддержания температуры своего тела вторичное тепло, которое образуется в результате реализации всех функций. Так, в процессе пищеварения они могут получать до трети всего необходимого тепла (рептилии его сразу теряют). В состоянии покоя на долю органов грудной и брюшной полости вместе с головным мозгом приходится 72 % всего производимого тепла. При переходе к двигательной активности млекопитающие используют тепло, которое образуется в результате выполнения мышечной работы (рабочий термогенез). Парнопалые используют внешние источники тепла для поддержания постоянной температуры тела и т.п. И только в определенных условиях АТФ или другие энергоносители специально используются для поддержания постоянной температуры тела. Поэтому эффективность поддержания постоянной температуры тела у млекопитающих зависит от числа реализуемых функций, максимальное количество их реализуется тогда, когда каждая из них осуществляется на оптимальном уровне. Сложность явления требует комплексного подхода к анализу реализуемых функций. Понимание этого возникло давно, по крайней мере с момента формулировки принципа энергетического баланса организма, однако практических шагов в этом направлении было сделано немного.

Третьим важным аспектом проблемы, на который обратил внимание Н.И.Калабухов, следует считать то, что метаболизм - это не элементарное явление, а взаимосвязанный комплекс их. Составляющими этого комплекса являются потребление вещества и энергии и их расход. В свою очередь, потребление и расход могут быть выражены в виде абсолютного показателя (иметь количественное выражение) и удельного (иметь качественное выражение), т.е. в виде потребления-расхода вещества и энергии всем организмом и единичной величиной массы его тела. Образно говоря, так же, как, характеризуя производственный процесс, мы используем понятия "валовый урожай" и "урожайность", численность и плотность популяции, следует характеризовать подобными показателями и метаболизм, да и теория познания прямо указывает на необходимость такого подхода. К тому же каждый из показателей, взятый порознь, не позволяет точно описать метаболизм, так как показатели ни при каких условиях не могут быть сведены один к другому. Более того, они часто ведут себя как выраженные альтернативы — один показатель может все время изменяться, а другой — оставаться неизменным. Так, для обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) было показано, что зимой в лабораторных условиях ее масса тела имеет тенденцию возрастать в связи с увеличением содержания жира и бурой жир-

ой ткани. При этом удельное потребление пищи остается постоянным. В то же время при снижении температуры среды и наличии гнезда абсолютное потребление пищи уже не зависит от массы тела и даже имеет тенденцию к установлению отрицательной корреляции с последней, а удельное потребление пищи изменяется [94].

Рождение млекопитающего хорошо показывает это чередование. Находясь в утробе матери, эмбрион представляет часть ее тела, особый орган, который, хотя и растет быстрее, тем не менее подчиняется требованиям всего организма, в том числе и по уровню метаболизма. Появление детеныша на свет означает преобразование его метаболизма, так как он становится самостоятельным существом. Интенсивность метаболизма при этом возрастает за 36 ч вдвое и достигает уровня, который на кривой "от мыши до быка" отвечает не массе тела матери вместе с плодом, а массе малыша.

Все современные представления в биологии в той или иной мере связаны с концепцией уровней организации. В пользу этого свидетельствует тот простой факт, что любой последовательный переход от одного представления к другому может быть описан одной универсальной формулой: элемент — совокупность элементов — совокупность совокупностей элементов (например, организм - популяция - биоценоз).

Несмотря на явное или неявное присутствие уровней организации в любом биологическом построении, мы и сегодня фактически не имеем ни одного метода, который бы учитывал многоуровневую организацию биологических объектов. Пожалуй, единственным инструментом биологического познания, который учитывает эту особенность, является микроскоп, обеспечивающий переходы от одного уровня к другому. Поэтому важнейшей задачей современного этапа развития науки является создание таких методов исследований, которые бы позволяли со всей очевидностью устанавливать и адекватным образом описывать переходы от одного уровня к другому. Такая попытка была предпринята. Однако, прежде чем перейти к ее описанию, рассмотрим, как осуществляются сами переходы от одного уровня к другому. Знание этих переходов обеспечивает поиск адекватных способов отражения каждого из них уже с применением количественных подходов.

Если взять в качестве модели развивающийся организм, то легко заметить, что весь процесс начинается с единичного элемента (зиготы), который включает в себя два начала (отца и матери). В дальнейшем осуществляется процесс дупликации (удвоение элементов), за которым следует дифференциация (множественное образование однообразных элементов), а весь процесс завершается интеграцией (рис. 6). Универсальность этой схемы подтверждается и тем, что именно на этом пути эволюционисты стремятся понять механизмы прогрессивной эволюции [115]. Имея на вооружении логическую схему, отражающую развитие биологических объектов, легко подвергнуть анализу любой

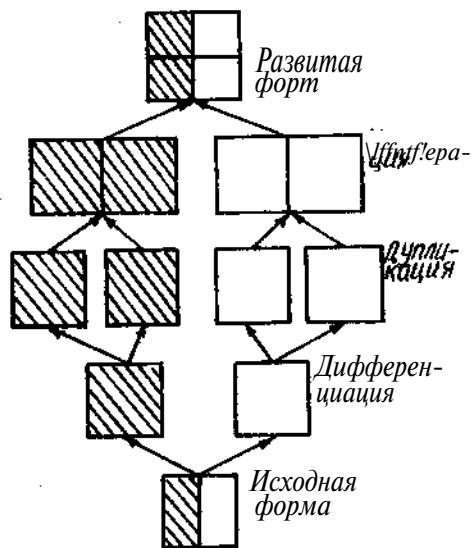


Рис. 6. Схема последовательных переходов от дифференциации к дупликации и последующей интеграции в процессе индивидуального развития

изучен, если для анализа будут использованы отдельные его признаки (именно они могут быть измерены), а это означает, что совершается переход на суборганизменный уровень. Именно на этом уровне и осуществляется переход к функциональным характеристикам в методе морфофизиологических индикаторов. Этот переход происходит благодаря тому, что параметр рассматривается через призму его отношений, т.е. во взаимодействии (осуществляется переход от категории отношения меры количество к категории отношения меры отношение).

Для большей ясности мысли приведем следующую аналогию. Если мы взвесим кость или измерим ее длину, то это не позволит нам судить о ее прочности. Однако если поступить так, как это делал Г. Файллей, т.е. рассмотреть отношение поперечного сечения кости к ее длине, то уже можно будет судить о величине нагрузки, которую она в состоянии выдержать. Поэтому чрезвычайно важно помнить, что любая функциональная характеристика есть ни что иное, как отношение.

Следовательно, с целью познания популяции неизбежно осуществляются две формы переходов. Одна из них представляет переходы с одного уровня на другой, другая — от структуры к функции (от значений признаков к их отношениям). Очевидно, что каждому структурному уровню соответствует и свой уровень отношений. А это означает, что для познания особенностей функционирования популяции необхо-

метод исследования, который используется для описания того или иного объекта.

В методе морфофизиологических индикаторов, разработанном С.С.Шварцем в 1958 г. [164], центральным объектом познания является популяция (см. гл. 2). С этой целью исследователь берет выборку из популяции, которая была бы в достаточной степени репрезентативной. В силу того что описать выборку можно лишь в процессе изучения отдельных организмов, исследователь неизбежно переходит с популяционного уровня на организменный. Однако сам организм может быть

димо осуществить ряд последовательных восхождений от отношений на суборганизменном уровне к отношениям на уровне популяции, т.е. каждому уровню организации необходимо подобрать свою степень "увеличения" (рис. 7).

Анализ биологических объектов убедительно свидетельствует, что существуют две формы альтернатив: одного и разных уровней. Первая связана с нашими представлениями о симметрии (лево-право), вторая — с представлениями о развитии (низший и высший). Понятно, что переход в пределах той или иной формы альтернатив происходит по принципу переворота, т.е. осуществляется переход в альтернативные состояния. Это представляется важным в том, что всегда позволяет проверить правильно ли совершен переход от одного уровня к другому.

Следовательно, в настоящее время существуют все основания считать, что неравномерность роста и развития сопряжена с альтернативным характером изменений интенсивности метаболизма и его абсолютных показателей. Поэтому, для того чтобы понять весь процесс в целом, необходимо одновременное рассмотрение всего процесса метаболизма. Точно так же как мы не можем оценивать производство зерна только по показателям валового урожая или урожайности, весь процесс метаболизма не может быть правильно понят без учета абсолютного и удельного расхода (потребления) энергии. Именно так путем сопряжения организм, популяция и экосистема приводят в соответствие свои потребности с теми возможностями, которые им предоставляет окружающая среда. На этом пути, как считал Н.И.Калабухов, только и возможен процесс познания адаптации. С.А.Северцов, обсуждая критерии высоты организации животных [132], выделял три таких критерия: видовая продолжительность жизни, эврибионтность вида и энергия жизнедеятельности. Последняя может быть определена на основании одновременного анализа удельного и абсолютного метаболизма. Далее он указывал, что сравнение энергии жизнедеятельности будет возможно, когда удастся выработать условный показатель (при этом вопрос может быть успешно решен только совместно экологами и физиологами, так как показатель должен быть физиологическим), который зависит, во-первых, от интенсивности обмена веществ, во-вторых, от количества и быстроты-усвоения пищи.

Р.Розен, рассматривая качественные аспекты оптимальности в биологии [124], приходит к выводу, что при решении задач на оптимизацию исходят из существования двух цен — внутренней и внешней. Полная цена некоторой определенной структуры должна быть, таким образом, равна алгебраической сумме внешних и внутренних цен (для приведения их к одинаковым размерностям умноженных, если это требуется, на соответствующим образом подобранные множители). Абсолютное потребление пищи, абсолютный метаболизм представляют собой внешнюю цену, так как они характеризуют взаимодействие организма

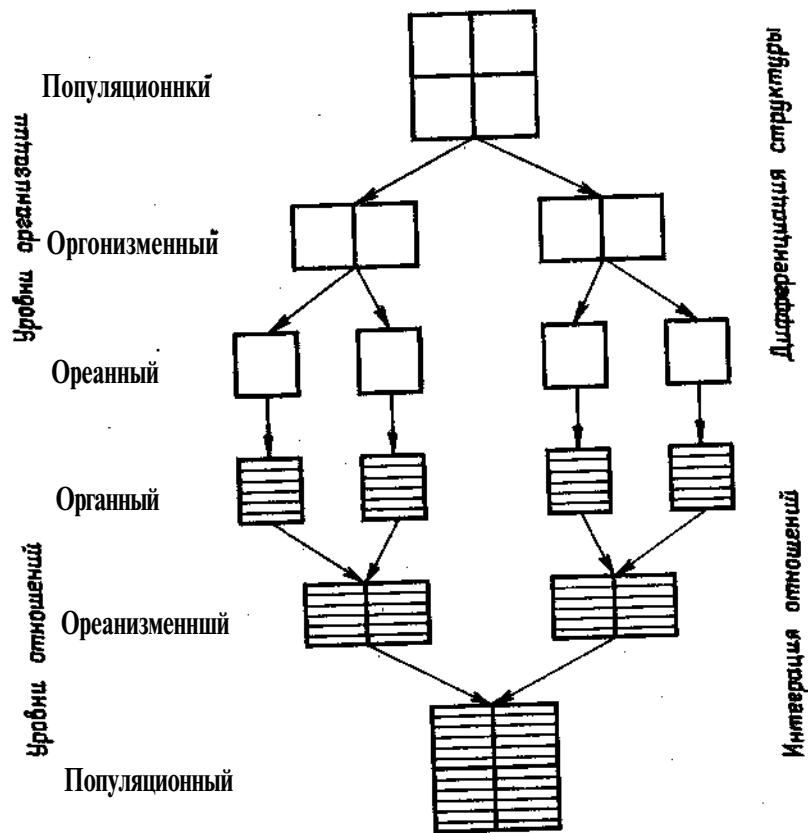


Рис. 7. Схема последовательности действий, осуществляемых в процессе изучения популяции

с доступной для него энергией. Удельные величины характеризуют преобразование энергии внутри самого организма, а потому представляют собой внутреннюю цену. Совмещение тех и других дает нам возможность определить полную цену организма. Существуют и другие возможности для обоснования совместного рассмотрения абсолютной и удельной характеристик [84, 85, 87, 96, 105]. Некоторые из них будут рассмотрены дальше, однако здесь следует отметить, что для решения разных задач можно использовать и разные пути совмещения. Уже апробированы различные методы: пересечения общей и удельной характеристик [31], аддитивный анализ двух переменных, а также анализ мультипликативной функции, получившей название потенциальной квази-энергии [30, 219, 255].

Таким образом, мы приходим к выводу, что в процессе изучения

энергетического баланса необходимо осуществить переход к третьему измерению, которое является синтетическим, одновременно оценивающим метаболизм с количественной и качественной сторон.

Заканчивая рассмотрение проблемы, необходимо отметить, что универсальными свойствами живого следует считать его способность поддерживать свой энергетический баланс за счет одной или нескольких из всего комплекса существующих у него возможностей, т.е. дифференцированно, а также за счет сочетания всех существующих возможностей. Первый способ поддержания энергетического баланса основан на физиологическом принципе, акцентирующем внимание на взаимодействии самих функций, когда организм подвергается воздействию внешней вреды, отклоняющемуся от нормы. Второй следует рассматривать в качестве экологического принципа, который оценивает характер взаимодействия организма с окружающей средой. В новой редакции [95] он звучит следующим образом: организм, популяция и биоценоз обеспечивают достижение соответствия между своими энергетическими затратами (потребностями) и средствами для их восстановления, предоставляемыми окружающей средой, путем сочетания разнообразных возможностей, включающих в себя и эволюционные преобразования.

#### ИССЛЕДОВАНИЕ ЭНЕРГЕТИКИ ПОПУЛЯЦИЙ

Современные биоэнергетические представления формировались под влиянием определенных физических идей и озаменовались введением в физиологию правила поверхности тела [138]. Это правило имело большое значение, так как устанавливало строгую функциональную зависимость между размерами тела и энергетикой организма, правда, при этом считалось, что основным фактором, определяющим его энергетику, является поверхность тела. Именно заключительная часть приведенного выше положения в дальнейшем сыграла отрицательную роль в развитии всей совокупности идей.

Интенсивные исследования, предпринятые в 40-х и начале 50-х годов нынешнего столетия, определили направление развития идей в биоэнергетике и в последующие 20 лет. К сожалению, это направление характеризовалось чрезвычайной односторонностью, которую, несмотря на значительные сомнения, не удалось преодолеть.

С того момента, как М.Клейбер [239] показал, что интенсивность потребления кислорода у шестисоткилограммовой коровы составляет лишь 1/13 часть таковой у мыши с массой тела в 21 г, причины изменений размеров тела животных стали рассматривать почти исключительно с позиций правила поверхности.

Как полагал В.С.Ивлев [52], необходимость компенсации расхода

энергии определяет соответствующее увеличение интенсивности питания, а поэтому одно и то же количество пищи более экономно используется крупными животными по сравнению с мелкими. Такое снижение энергетических затрат в несколько раз является исключительно мощным фактором, воздействие которого не могло не сказаться на филогенезе животных. Все это дало почву для выводов, что "большие размеры" связаны с потенциальным селективным преимуществом в отношении чуть ли не любой физиологической функции: так, увеличение размеров делает возможным максимальное использование листьями света для фотосинтеза (у деревьев) и максимальное сохранение тепла (у китов), создает достаточноеместилище для сложного мозга (у высших животных), определяет устойчивость к обезвоживанию, обусловленную низким отношением поверхности к объему (у некоторых кактусов) [185, с. 293].

Подобные утверждения нередко соседствовали с другими, которые буквально выбивали почву из-под них. Достаточно сказать, что при рассмотрении энергетических аспектов прогрессивной эволюции все исследователи единодушно отмечали возрастание интенсивности метаболических процессов. Уже один этот факт, казалось бы, должен был поставить под сомнение все рассуждения о какой-то особой целесообразности животных с крупными размерами. Ведь именно у крупных животных отмечается незначительная интенсивность метаболических процессов. Кроме того, биологам хорошо известно правило Копе-Депере. Согласно этому правилу, в основе всех филогенетических линий стоят животные с небольшими размерами тела. Как справедливо отмечал П.Эрлих и Р.Холм [185], правомерность этого обобщения в его самом широком смысле может оспаривать только тот, кто склонен предполагать, что величина первичных животных организмов лежала выше или около середины современного диапазона различий по этому признаку.

Правда, сторонники, видящие энергетические преимущества за животными с крупными размерами, рассматривали эту закономерность как подтверждение, а не отрицание предложенного ими тезиса. По их мнению, увеличение размеров тела в процессе развития отдельных филогенетических линий является свидетельством того, что направление развития идет в сторону наилучших энергетических преобразований. При этом они даже не обращали внимания на тот факт, что животные с крупными размерами тела, как правило, быстрее и вымирали.

Биологическая логика должна была бы подсказать совершенно иную трактовку этих фактов. Тот факт, что мелкие по размерам тела животные стоят в основе филогенетических линий, а также являются и наиболее многочисленными, должен был свидетельствовать о наличии у них определенных селективных преимуществ [214]. Трудно представить, чтобы победителями в борьбе за существование оказывались такие виды, которые в энергетическом отношении не имели бы извест-

ных преимуществ. Наконец, должно было бы настораживать и то обстоятельство, что с подобных позиций просто невозможно объяснить причины уменьшения размеров тела животных в процессе микро- и макроэволюции.

Существенная неудовлетворенность приведенным выше положением, естественно, вела исследователей по пути поиска все новых и новых объяснений изменений размеров тела животных. Уже давно широкое распространение получило иное объяснение причин изменения размеров животных, которое базировалось на том очевидном факте, что между размерами тела животного и абсолютным количеством пищи, потребляемым им, существует строгая функциональная зависимость. Эта зависимость была использована еще Ч.Дарвиным в его книге "Происхождение видов" [25] для объяснения причин вымирания жиивных. Он считал, что вымирание, прежде всего, следует связывать с состоянием кормовой базы. К этой зависимости обращались и другие исследователи [157,220] с целью объяснения причин изменения размеров тела млекопитающих в процессе микроэволюционных преобразований. Однако глубокую экологическую основу под него подвел только Н.И.Калабухов [57], который считал, что увеличение размеров тела сразу определяет возрастание затрат энергии на поддержание, что имеет своим следствием сокращение расхода энергии на воспроизводство (уменьшается плодовитость и доля массы потомства по отношению к массе тела матери). В результате стоимость собственного существования с увеличением массы тела возрастает, что требует значительного количества или высокой концентрации энергии в окружающей среде. Это неизбежно ведет к увеличению количества обесцененной энергии в ущерб росту количества высококачественной энергии. Особенно отрицательно на последующем выживании сказывается то обстоятельство, что производство энергии высокого качества в единицу времени резко снижается, а это не позволяет осуществить быстрое приспособление к меняющимся условиям существования, так как большая часть энергии тратится на поддержание структуры, а не на производство новой, которая более соответствовала бы создавшимся условиям существования.

В последнее время сложилось достаточно аргументированное представление о том, что увеличение размеров тела в филогенетических линиях следует связывать с возникновением у животных "новых конструкций", позволяющих обойти прежние ограничения [184]. Такие "конструкции" приводят к возникновению относительной избыточности энергии в окружающей среде, что позволяет увеличивать расход энергии на поддержание. Эти расходы могут возрастать и в связи с изменениями, происходящими во внешней среде (вымиранием пищевых конкурентов, возросшей продуктивностью экосистем, появлением новых источников пищи и т.п.).

Анализ современного состояния проблемы показывает, что точка



зрения, согласно которой оптимальными энергетическими преобразованиями характеризуются животные, имеющие крупные размеры тела, во многих отношениях представляется мало убедительной. Основные возражения заключаются в следующем.

Первое возражение состоит в том, что согласно современным представлениям энергетика организмов определяется их размерами. Это утверждение противоречит современным генетическим воззрениям, признающим наследование нормы реакции, а не признака. Поэтому следует признать правомерность иного взгляда на проблему — энергетика живой системы определяет ее размеры. Или, как отмечал Э.Бауэр [10], общее количество калорий, которое может быть рассеяно организмом в течение всей его жизни, зависит исключительно от "свободной энергии" яйцевой клетки и пропорционально этой энергии.

На первый взгляд данная поправка не может оказать сколь-нибудь существенного влияния на наши представления, но тем не менее это не так. Если исходить из первого представления, то во всех случаях, когда у животных в пределах одного класса встречаются одинаковые размеры тела, их энергетические потребности должны быть сходными. Однако факты во многих случаях не согласуются с этим. Исследованиями П.Моррисона и В.Тейтца [257] было показано, что потребление пищи (в калориях на единицу живой массы зверьков) у копытного лемминга (*Dicrostonyx torquatus*) такое же, как и у красной полевки (*Clethrionomys rutilus*), хотя масса тела последней была вдвое меньше, чем у лемминга. Данные того же П.Моррисона [256] свидетельствуют о том, что удельная теплопродукция у короткохвостой землеройки (*Blarina brevicauda*) при массе тела 20 г равна 370, а у лабораторных мышей массой тела 21 г — лишь 170 ккал/кг-сут.

Из материалов И.А.Аршавского [9] следует, что у кроликов (*Oryctolagus cuniculus*) и зайцев-беляков (*Lepus timidus*), достигших 4—5-месячного возраста и имеющих одни и те же размеры и массу тела (2—2,5 кг), уровень потребления кислорода на 1 кг массы тела различен — у кроликов на 50 % больше, чем у зайцев. В других исследованиях [83] было показано, что у землероек-бурозубок (р. *Sorex*) при одной и той же температуре воздуха, одинаковой пище и сходных размерах удельное потребление пищи выше, чем у землероек-белозубок (р. *Crocicidura*), а продолжительность голодания в 5 раз меньше.

Упомянутый выше второй подход дает возможность говорить о том, что животные, характеризующиеся сходными энергетическими потребностями, должны иметь и сходные размеры тела. В то же время он вполне допускает и такую ситуацию, когда качественно различные энергетические преобразования могут определять и сходные размеры тела. Здесь, следовательно, проявляется то, что разные генотипы могут определять формирование сходных фенотипов.

Такой подход содержит одно достаточно важное методическое ус

ловие: с целью познания закономерностей энергетических преобразований животных необходимо, прежде всего, исследовать тех из них, которые в генетическом отношении оказываются чрезвычайно близкими.

Второе возражение следует связывать с теми широко известными фактами, которые свидетельствуют, что в пределах различных групп от простейших до млекопитающих наибольшим числом в пределах вариационного ряда представлены те особи или виды, размеры которых совпадают со средним геометрическим этого ряда, а не относятся к числу самых мелких или крупных. Если крупные по величине животные характеризуются столь выгодными энергетическими преобразованиями, как это представляется сторонниками "правила поверхности", то данный факт просто не может быть объяснен.

Третье возражение обусловлено тем, что у млекопитающих, птиц и ракообразных при подготовке к зиме и в процессе зимовки отбор идет на более мелкие размеры, а у некоторых из них размеры тела уменьшаются при подготовке к зиме. С позиций правила поверхности эти процессы, которые протекают в популяции гомойотермных животных, не только необъяснимы, но и представляются просто абсурдными.

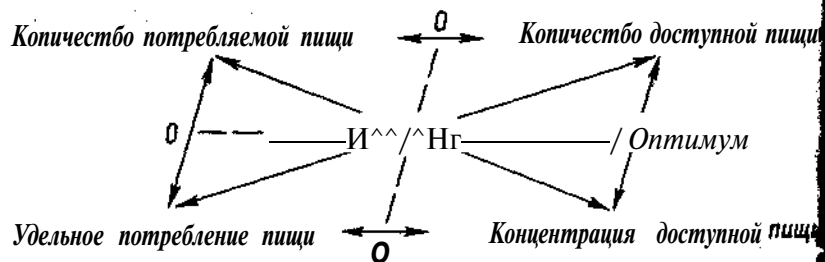
Четвертое возражение сводится к тому, что в период резких изменений ландшафтных условий вымирают в первую очередь животные, обладающие крупными размерами. Ярким подтверждением этого может служить антропогенная история млекопитающих Палеарктики и Неарктики [137]. С позиций правила поверхности этот факт не находит своего объяснения.

Пятое возражение связывается с группой фактов, которые свидетельствуют о том, что наиболее продуктивной частью популяции (вносящей наибольший вклад в совокупную биомассу) оказываются не самые крупные особи, а те, размеры тела которых в пределах вариационного ряда совпадают со средним геометрическим. Трудно представить, чтобы особи, которые характеризуются низкой эффективностью использования энергии, могли создавать наибольшую продукцию.

Шестое, чрезвычайно важное возражение заключается в том, что в основе законов развития живых систем могут лежать только физические закономерности. Поэтому, как уже отмечалось многими исследователями, формирование энергетического баланса живых систем определяется не только характером расхода или потребления энергии, но и количеством доступной для этих систем энергии. Это обстоятельство очень важно, так как абстрактно мы не можем себе представить существование систем, у которых бы характер использования энергии был очень нерациональным, если вокруг данной системы имеется избыточное количество необходимой ей энергии. В то же время ни одна система, как бы она ни была рационально устроена, не может существовать, если во внешней среде не будет достаточного количества необходимой для нее энергии. Поскольку между размерами тела животных и количе-

ством потребляемой ими пищи существует выраженная зависимость, то, очевидно, это обстоятельство не могло не учитываться в процессе эволюции.

Следовательно, раз энергетический баланс любой живой системы формируется в зависимости от характера расхода (потребления) энергии, который может быть выражен двояко, а также от количества и концентрации доступной пищи, то имеются все основания считать, что энергетический оптимум любой системы, формирующейся под контролем этих четырех воздействующих "сил", должен размещаться там, где их взаимодействие уравнивается. Схематически это можно представить в следующем виде:



Если такое построение оказывается справедливым, то следует рассчитывать и на нахождение чисто эмпирических доказательств. Такие доказательства были получены в результате использования разных подходов [31, 105]. Важность полученных результатов сводилась к тому, что совпадение энергетического оптимума с оптимальными размерами тела, а также с конфигурацией вариационных рядов позволило прийти к следующему заключению: статистическое состояние биологической системы зависит от ее энергии. Это открыло возможность анализировать энергетику популяций по кривым распределения массы тела, а в дальнейшем используя и результаты изучения изменчивости организмов. Учитывая дискуссионность этих положений, в Приложении 1 дан математическая интерпретация метода пересечения общей и удельной характеристик метаболизма животных.

#### ДВА ПОДХОДА К ИЗУЧЕНИЮ ЭНЕРГЕТИКИ ПОПУЛЯЦИЙ

В недавно вышедшей книге А.В.Яблокова [187] в числе главных подходов к изучению популяций лишь упоминается энергетический, но не раскрываются его возможности и специфика. Последней автор объясняет тем, что одному человеку невозможно быть специалистом в различных областях. К этому следует добавить, что энергетика популяций - сравнительно новая область исследований, развитие которой осуществляется в нескольких направлениях. Одно из них реализовано в гидробиологии и основывается на использовании уравнения энеу-

гетического баланса организма. В его основе лежит предельно упрощенный взгляд на популяцию, которая реализует те же функции, что и организм, отличаясь от него лишь чисто количественно.

Что касается двух подходов к изучению энергетики популяций, сложившихся во второй половине 60-х годов, то они основаны на более серьезных теоретических представлениях. Возникновение одного из них связано с работами американских экологов, другого - советских. Основателями первого подхода считают М.Коуди [210] и Р.МакАртура [252], второго - свердловскую школу советских экологов, которую долгое время возглавлял С.С.Шварц. Эти два направления объединяются: необходимостью дифференцированного анализа всей совокупности функций; оценкой совокупных затрат популяции, которые характеризуют ее потребности, и тех возможностей, которыми располагает окружающая среда; невозможностью прямого определения энергетических затрат и потребностей популяции.

Американская школа исходит из двух принципиальных положений, включающих цели (стратегии) и способы их достижения. При этом цели, которые явно привносятся из экономики, рассматриваются как альтернативные и предусматривающие либо получение "прибыли", выходящей в росте популяции, либо выигрыш в конкурентной борьбе. Достигается цель на основе использования представлений об энергетическом балансе организма, в котором распределение энергии между основными функциями отражает баланс между преимуществами и стоимостью каждой функции, обеспечивающей изменения внутренней (генетически детерминированной) скорости роста, что повышает в будущем выживание или приспособление. Оптимизация достигается за счет минимизации времени на добычу пищи (рост "производительности труда") или минимизации чистой энергии (рост "валового продукта").

В результате того, что популяция представляет собой совокупность особей одного вида, а каждая особь реализует ту или иную стратегию, популяционный эффект достигается благодаря действию естественного отбора, который может привести к реализации одной или другой стратегии уже на популяционном уровне. Стратегия, направленная на получение прибыли, была названа  $\wedge$ -стратегией, а обеспечивающая конкурентоспособность -  $\wedge$ -стратегией.

Чтобы выявить одну из двух тенденций, необходимо определить "стоимость" и "доход", которые непосредственно измерить невозможно. Поэтому прибегают к весьма сложным сопоставлениям, которые сводятся к тому, чтобы выявить экологически эквивалентные виды, использующие морфологические, метаболические и поведенческие адаптации для сохранения приспособленности в сходных местообитаниях.

Более подробное изложение подходов американских биоэнергетиков см. в Приложении 2.

ях, но в географически разных областях. Если параметры приспособленности очень сходны, т.е. наблюдается конкуренция, то можно заключить, что отбор приводит к оптимальному решению, несмотря на различия в истории, масштабе времени и генетическом происхождении (детальнее см. [ИЗ]).

В более обобщенном виде эта совокупность идей исходит из того, что потребности популяции включают энергию на поддержание (тот минимум энергии, который необходим для выживания) и производство продукции, т.е. вся совокупность функций сводится к двум основным - самосохранению и сохранению своего рода. При таком подходе уравнение энергетического баланса имеет вид:

$$E_n = E_{nd} + E_{np},$$

где  $E_{Ц}$  - энергетические затраты популяции,  $E_{ц\pm}$  - затраты на поддержание,  $E_{PP}$  - затраты на производство продукции.

Эти потребности по своей сути альтернативны (конкурентны) - снижение затрат на поддержание обеспечивает прирост энергии, который используется на производство продукции. Распределение энергии между ними и представляет баланс, который определяет эффективность использования энергии. В обычном случае эффективность выражается в виде прибыли, которая оказывается тем выше, чем ниже затраты на поддержание. Прибыль расходуется на "расширенное воспроизводство" - рост популяции. Другим показателем эффективности является повышение конкурентоспособности, обеспечивающей более эффективное выживание отдельных особей и популяции в целом.

С.С.Шварц делает переход к энергетике популяций также на основе представлений об энергетическом балансе организма [164, 174]. Главным в его рассуждениях являлось то, что каждое изменение условий существования непосредственно или косвенно вызывает изменение способов реализации энергетического баланса организма. Это приводит к тому, что приспособление к условиям среды идет на морфофункциональном уровне и обычно связано с интенсификацией функций. Самые функции организма связаны с конкретными органами. Поэтому усиление функций должно получить соответствующее отражение в изменении органов, которое, прежде всего, проявляется в изменении относительных размеров. Именно так, судя по всему, он приходит к методу морфофизиологических индикаторов, с помощью которого делается попытка осуществить анализ энергетического баланса. Сама же реализуется таким образом, что средние показатели индексов органов присущие животным в той или иной популяции, при сравнении их с другими, позволяют определить тот орган, а следовательно, и ту функцию, реализация которой приобретает приоритетное значение.

На первом этапе такой подход к изучению энергетики популяций у советских экологов становится доминирующим. В нем особенно по-

купала простота исследований. Тем не менее становилось очевидным, что функции организма, усиление или ослабление которых может быть отмечено по изменениям отдельных органов, неадекватны популяционным. Например, популяционный гомеостаз не может быть сведен к гомеостазу одного, пусть и усредненного, организма. Организм вообще не в состоянии поддерживать численность на определенном уровне, создавать биомассу и т.п. Следовательно, необходимо осуществить переход от уровня функционирования отдельных организмов (органов) к уровню функционирования самой популяции. В самом методе морфофизиологических индикаторов такого перехода не было. Автор метода осуществлял его, используя не строго количественный анализ, а силу своего теоретического мышления или присущую ему интуицию. Руководящими принципами для него служили следующие утверждения: любые изменения среды вызывают перестройку свойств и, следовательно, структуры популяции; изменения экологической структуры популяций всегда связаны с перестройкой адаптации и генетической структуры.

Из этих руководящих принципов вытекает, что свойства (функции) популяции связаны с ее структурой, изменения которой должны свидетельствовать о числе реализуемых популяцией функций, а также выявлять среди них приоритетные. Такой подход к проблеме оказался новаторским, что стало особенно заметным с позиции представлений, распространявшихся в последующий период и оказавшихся связанными с представлениями о ресурсах.

Решение приоритетных задач каждой из структурных единиц дает основание говорить о том, что они реализуют специфические функции, т.е. в пределах общей задачи, связанной с процессом преобразования ресурсов, каждая структурная единица по-своему относится к ним, что обеспечивает более полное их освоение. Образно говоря, в популяции имеет место "разделение труда". О таком разделении могут свидетельствовать известные факты, когда разные возрастные, половые или пространственные группировки используют разные корма; выбор самцами и самками разных мест зимовок и т.п.

Новизна подхода С.С.Шварца к изучению энергетики популяций заключается не только в том, что он стремился совместить индивидуальную стратегию, выявляемую с помощью метода морфофизиологических индикаторов, с популяционной, проявляющейся через посредство структурированности популяции. Необходимость такого рассмотрения вытекает уже из того, что одна и та же особь входит в состав разных структурных подразделений популяции, т.е. принимает участие в реализации ее различных функций. В результате С.С.Шварц приходит к идеям, которые пытаются развивать американские экологи, однако кладет в основу многоуровневый подход - рассматривает взаимодействие индивидуальной и популяционной стратегий. Об этом фактически и идет речь в концепции американских экологов. Ведь конкурентоспособ-

ность — это сугубо индивидуальное качество, а "прибыль" (рост популяции) - характеристика совокупности.

Итак, из идей, которые развивал С.С.Шварц, вытекало, что для анализа состояния популяции необходимо сопоставление числа функций, реализуемых организмом, с числом таковых, реализуемых всей популяцией. Сразу отметим, что полного развития эта мысль в трудах С.С.Шварца не получила. Ему удалось определить направление поиска и поставить на повестку дня понимание такой необходимости. Последнюю он связывал со вторым принципом энергетического баланса. Н.И.Калабухова, согласно которому организм обеспечивает достижение соответствия между своими энергетическими затратами и средствами для их восстановления, предоставляемыми окружающей средой, путем сочетания разнообразных возможностей. Отсюда вытекало, что поддержание энергетического баланса достигается лишь тогда, когда организм реализует всю совокупность присущих ему функций. Чтобы это могло произойти, взаимодействие между функциями должно быть не конкурентным, а взаимодополняемым. Иными словами, реализация одной функции должна вести не к ослаблению другой или всех остальных вместе взятых, а обеспечивать возможность перехода к реализации другой.

Сложилось достаточно устойчивое представление, что при суровых условиях существования целесообразнее усиливать какие-то отдельные функции. Однако результаты исследований показывают, что типичные субаркты характеризуются более низким уровнем обмена в сравнении с другими видами, осваивающими эту зону, а относительно более высокая плодовитость леммингов по сравнению с другими субарктическими полевыми обуславливает более быстрое развитие молодняка, что обеспечивает эффективное воспроизводство популяции [172].

Многолетние наблюдения за состоянием популяции рыжей полевой (Clethrionomys glareolus) грабовой дубравы Каневского заповедника (Черкасская обл.) свидетельствуют, что изменения плотности населения этого вида сопряжены с изменениями величины выводка, а ее варьирование достигает 20 %. Однако в годы, когда на стадии выкармливания молодняка отмечается высокая смертность, а состояние кормовых базы не характеризуется максимальными показателями, происходит существенное изменение всей картины. Размер выводка оказывается близким к средним значениям, а его варьирование сокращается вдвое. Такая стратегия обеспечивает максимальный размер выводка при минимальной эмбриональной смертности. В результате популяция снижает затраты на воспроизводство и обеспечивает его максимальную эффективность. При этом она переходит с экстенсивного на интенсивный путь развития, благодаря чему удается поддерживать численность на оптимальном уровне.

Для реализации функций на оптимальном уровне необходима специ-

фичность их оптимумов. Это возможно при условии, если каждая функция дифференцирована в пространстве и во времени, т.е. должна быть связана с какой-то конкретной структурной единицей популяции.

Оптимизация структуры приводит к тому, что мы не можем рассматривать популяцию как сумму особей, реализующую разные функции и только под действием естественного отбора осуществляющую ту или иную стратегию. В действительности в популяции каждая ее структурная единица преимущественно реализует ту или иную функцию и тем самым создает условия для реализации всей совокупности популяционных функций.

С точки зрения экологического баланса организм или популяция может расходовать такое количество энергии, которое в состоянии предоставить им окружающая среда. В этом случае биоэнергетическое уравнение приобретает следующий вид:

$$F_1 + F_2 + F_3 + F_4 = E_o = E_c$$

Нарушение этого баланса может произойти в двух случаях, когда

$$F_1 + F_2 + F_3 + F_4 = B_o < E_c$$

$$F_1 + F_2 + F_3 = E_o = E_c$$

Во втором случае из всех реализуемых функций чаще всего страдает последняя, обеспечивающая процесс размножения. В результате нарушение экологического баланса проявляется либо через усиление, либо через ослабление процесса воспроизводства, что, собственно, дало основание говорить о реализации г- и ^-стратегии.

Всю эту систему рассуждений можно перенести и на популяцию, правда, используя при этом совокупность популяционных функций. Такой переход, казалось бы, и обеспечивает решение всей проблемы. Однако это не так. При обсуждении энергетики популяций возникает необходимость осуществлять одновременное рассмотрение числа функций, реализуемых на организменном и популяционном уровнях. Объясняется это тем, что стратегия организма и популяции не совпадают. При ухудшении условий существования организму выгоднее увеличивать число реализуемых функций, а популяции — снижать. Классическим примером этого может служить проявление неотении у амбистом в зависимости от высоты над уровнем моря. Напротив, когда количество доступной энергии возрастает, организму выгоднее стать монофункциональным, а популяции — увеличивать число реализуемых ею функций, резко усложняя свою структуру. Именно с этим и следует связывать существенное упрощение структуры популяций зимой и ее усложнение летом.

Таким образом, совокупность идей в плане изучения энергетики

популяций, которую предложил С.С.Шварц, предстает перед нами в следующем виде:

анализ морфофизиологических индикаторов позволяет обнаружить нарушение энергетического баланса организма, так как дает возможность выявить усиление одних и ослабление других функций;

изучение структуры популяции дает основание судить о числе реализуемых ею функций;

число реализуемых функций связано с эффективностью использования энергии — чем больше реализуется функций, тем выше эффективность использования энергии;

сопоставление числа функций, реализуемых организмом и популяцией позволяет выявить доминирующую стратегию и определить степень приспособленности популяции к условиям существования.

Представляет интерес практическая проверка этих идей на конкретном материале. С этой целью была поставлена задача определить эффективность зимней депрессии массы тела обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*). Для этого была использована следующая система рассуждений.

Величина, характеризующая отдачу в зависимости от вложений, должна быть связана с энергией самого метаболизма, которую можно определить на основании данных о потреблении кислорода. Сами ВЛЮжения связаны с энергией потребления пищи. Чтобы оценить и то и другое, необходимо одновременно охватить абсолютное и удельное потребление кислорода, а также абсолютное и удельное потребление пищи (осуществить переход к третьему измерению) и только после этого рассмотреть их отношение. С этой целью использованы данные о сезонных изменениях потребления кислорода у обыкновенных бурозубок, полученные в лабораторных условиях [228], а также результаты изучения потребления однообразной пищи зверьками этого же вида в условиях приближенных к естественным [288]. Были рассчитаны произведенные абсолютных и удельных величин для каждого сезона, которые в дальнейшем выражались в процентах от максимальных значений. Затем для этих величин, выраженных в процентах, рассматривалось отношение отдача/вложение. Все изменения оценивались с учетом не только сезонно и возраста зверьков (начиная с анализа прибылых и заканчивая перезимовавшими).

Результаты анализа (рис. 8) показывают, что летом у прибылых землероек эффективность метаболизма поддерживается на каком-то среднем уровне. В период зимней депрессии массы тела (ноябрь) она возрастает, а затем снижается. Самая низкая эффективность у перезимовавших особей отмечается в марте, а самая высокая — летом. Тем не менее такой результат не может нас удовлетворить, поскольку оказалось неучтенным число реализуемых функций, которое непостоянно.

В августе прибылые зверьки не растут и не размножаются, а за

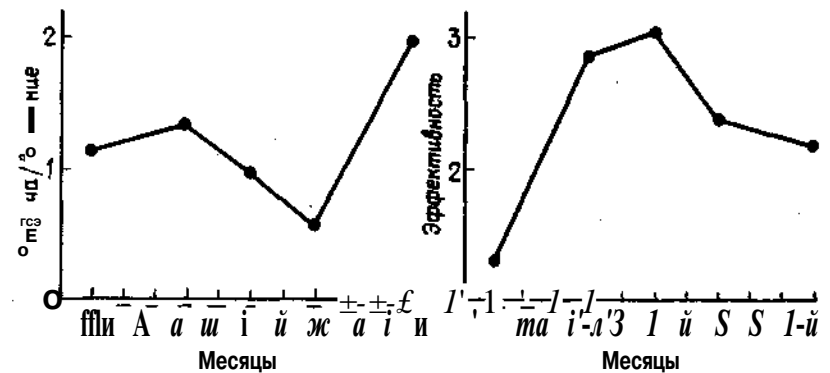


Рис. 8. Сезонно-возрастная динамика отношения энергии метаболизма к энергии потребляемой пищи (отдача/вложение) у обыкновенной бурозубки

Рис. 9. Сезонно-возрастная динамика отношения отдача/вложение у обыкновенной бурозубки с учетом числа реализуемых ею функций

ты энергии на теплоотдачу сравнительно невелики. Это дает основания считать, что они с напряжением реализуют только одну функцию — пищедобывательную. В ноябре, когда происходит первое снижение массы тела, терморегуляционная функция должна усиливаться (возрастает индекс бурой жировой ткани), хотя температура воздуха еще не такая низкая, как зимой. И все же в ноябре зверьки реализуют две функции — пищедобывательную и терморегуляторную. В январе, когда у них еще больше снижается масса тела, а температура воздуха достигает минимальных значений, терморегуляция приобретает приоритетное значение. Следовательно, и в этом случае зверьки реализуют две функции. Однако в эксперименте масса тела у них была на 2 г больше, чем в естественных условиях. Такое увеличение массы тела зимой обусловлено резервированием липидов в бурой жировой ткани, что свидетельствует о реализации еще одной функции. В результате функций становится три.

В марте у землероек начинаются повторная волна роста и половое созревание, к которым следует приплюсовать пищедобывательную и терморегуляторную функции. В июне, когда зверьки уже достигли репродуктивных размеров и половой зрелости, они реализуют лишь одну функцию — пищедобывательную, так как в условиях эксперимента не размножаются, а затраты на терморегуляцию оказываются самыми низкими в течение всей их жизни.

Разное число реализуемых функций — это разные виды работы, которые выполняются за счет однообразной энергии, потребляемой организмом. Из этого следует сделать вывод, что качество ее использования существенно меняется в зависимости от того, какое число функций реализует организм. Оно тем выше, чем больше видов работы выполняется за ее счет. Это дает основание умножить отношение отдача/вложение

(принято, что это отношение одинаково для разных функций) на число реализуемых функций. В результате оказывается, что максимальная индивидуальная эффективность использования энергии у землероек отмечается зимой (рис. 9). Тем не менее на основании этого факта еще нельзя говорить об аналогичных изменениях эффективности использования энергии популяций в целом, если, конечно, не считать, что популяция представляет собой простую сумму функционирующих индивидуумов. Ведь зимой популяция реализует наименьшее число функций, так как она представлена практически одновозрастными неполовозрелыми зверьками. Нельзя также говорить о наличии у них выраженных фенотипических различий, поскольку изменчивость морфометрических показателей оказывается самой низкой. Следовательно, популяционная эффективность выше летом, когда усложняются половая, возрастная и фенотипическая структуры популяции и осуществляются воспроизводство и рост молодняка.

Таким образом, проведенный анализ позволяет сделать вывод, что при повышении индивидуальной приспособленности, когда все особи реализуют одну и ту же стратегию, снижается эффективность функционирования популяции в целом. На этом основании можно считать, что отбор, реализующий только одну из двух стратегий ( $z$ - или  $K$ -), должен приводить не к возрастанию приспособленности популяции, а, напротив, к ее снижению. Такое снижение может иметь смысл в период эволюционных преобразований популяции, когда в ее пределах должны получить распространение новые тенденции.

Отсюда можно заключить, что в процессе функционирования популяции действительно реализуются две стратегии, однако каждая из них соответствует иному уровню организации. Первая связана с индивидуальным уровнем ( $m$ -стратегия) и предусматривает реализацию большого числа индивидуальных функций, что обеспечивает более высокую эффективность использования энергии каждым индивидуумом. Реализация такой стратегии наиболее целесообразна тогда, когда снижаются количество и разнообразие ресурсов, обеспечивающих компенсацию расходов. Вторая - связана с популяционным уровнем ( $i$ -стратегия) и предусматривает реализацию большого числа популяционных функций, что сопровождается уменьшением числа функций, реализуемых каждым индивидуумом. В результате индивидуальная эффективность использования энергии несколько снижается, однако возрастает популяционная эффективность. Реализация  $i$ -стратегии наиболее целесообразна в периоды, когда у окружающей среды существуют большие возможности для компенсации возрастающих затрат.

#### МЕТОД МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИНДИКАТОРОВ

Как мы уже отмечали, в 1958 г. С.С.Шварц [164] опубликовал работу, которая положила начало длительному периоду интенсивных исследований популяций позвоночных животных. За истекший с тех пор период экологи страны накопили огромный фактический материал, потенциальные возможности которого оставались неиспользованными. Г.А.Новиков, освещая историю развития экологии животных, писал: "Правда, метод индикаторов при всей его внешней эффективности при недостаточно критическом отношении к нему создает преувеличенные представления о точности получаемого с его помощью исходного цифрового материала. Однако в целом этот метод, безусловно, способствовал успеху популяционных исследований" [111, с. 199—200]. Такое суждение следует признать относительно верным и справедливым для условий, при которых метод остается неизменным, если не развивается вместе с развитием самого познания.

Суть метода морфофизиологических индикаторов проста и выкристаллизовалась в те времена, когда в центре внимания исследователей находился организм [174]. Уже тогда было принято рассматривать один структурный компонент организма относительно другого, принятого в качестве базового. Чаще всего как базовую биологи использовали наиболее общую из характеристик, например массу или длину тела. Эти отношения выражались по-разному, что вылилось в дальнейшем в представлениях об аллометрии, корреляциях и индексах. Именно последние и были положены в основу метода морфофизиологических индикаторов. Сразу отметим, что все эти направления исследования имеют общее происхождение, т.е. основаны на отношениях каких-то параметров. Последнее и объясняет существование взаимопереходов между ними.

Сейчас трудно установить, что послужило аналогией при первичной интерпретации индексов в физиологических исследованиях, однако совершенно очевидно, что существует безусловная связь между интерпре-

тацией индексов в экономике, сельском хозяйстве и методе морфофизиологических индикаторов. Например, если в сельском хозяйстве для иллюстрации производительности гектара пашни используется индекс урожайности, то в методе морфофизиологических индикаторов для характеристики интенсивности процессов используется индекс, выражающий отношение массы органа к массе тела. Правда, между этими двумя характеристиками существуют альтернативные отличия. Так, в первом случае величина, определяющая среднюю урожайность на 1 га, характеризует производительность земли, базовой переменной. В методе же морфофизиологических индикаторов осуществляется противоположная интерпретация. Например, взяв отношение массы сердца к массе тела и получив большую величину этого отношения, чем в каком-либо другом случае, метод морфофизиологических индикаторов интерпретирует это как показатель более интенсивной работы сердца.

Альтернативные преобразования не являются запрещенными. Напротив, это обычная форма перехода от одного состояния к другому, причем она обязательно должна использоваться в процессе познания. Показать это можно на примере индекса урожайности. Например, если в народном хозяйстве с 1 га получают 30 ц пшеницы, а в другом только 20, то мы можем использовать эти показатели для характеристики интенсивности производственных процессов, осуществляемых при возделывании данной культуры, говорить о применении интенсивных технологий. Другими словами, урожайность может характеризовать не только базовую величину (производительность гектара), но и производительную деятельность людей. Однако при такой интерпретации можно сделать серьезную ошибку. Например, большая урожайность может быть достигнута при меньшей интенсивности возделывания культуры, если почвы в разных хозяйствах окажутся существенно различными. Сразу заметим, что метод морфофизиологических индикаторов не защищен от подобного рода ошибок. Объясняется это тем, что в нем никак не учитываются возможности изменения (разные качества) физиологического состояния самой массы тела, в то время как последняя существенным образом изменяется по сезонам. Например, для обыкновенной бурозубки показаны существенные сезонные различия в содержании воды и сухого вещества в теле зверьков [259].

В методе морфофизиологических индикаторов существенным моментом является изменение индексов. Их увеличение трактуется как показатель возрастающей нагрузки на тот или иной орган, уменьшение - как ее снижение. Однако такая линейная интерпретация чрезмерно упрощает существо рассматриваемых явлений, а это порождает неточности. Чтобы убедиться в сложности самих процессов, с которыми сталкиваются исследователи, достаточно сопоставить изменение индексов органов с коэффициентами корреляции между массой этих органов и массой тела (табл. 1). Видно, что индексы могут изменяться

Т а б л и ц а 1. Сезонные изменения индексов органов и коэффициентов корреляции между массой органа и массой тела в популяции рыжей полевки грабовой дубравы Каневского заповедника (1973 г.)

Сезон	Сердце		Почка		Надпочечник		n
	M±m	r	M±m	r	M±m	r	
Зима	7,3±0,170	0,53	6,9±0,223	0,56	1,5±0,130	0,14	23
Весна	6,5±0,125	0,09	7,6±0,183	0,27	3,0±0,225	0,36	50
Лето	6,2±0,155	0,88	7,8±0,169	0,86	2,1±0,164	0,75	50
Осень	6,7±0,112	0,87	6,9±0,129	0,85	1,4±0,088	0,56	50

Т а б л и ц а 2. Коэффициенты корреляции между значениями обычных индексов разных органов рыжей полевки (n=373)

Орган	Легкие	Печень	Почка	Надпочечник
Сердце	0,496	-0,462	-0,003	-0,361
Легкие		-0,448	0,245	-0,023
Печень			0,483	0,473
Почка				0,663

как при выраженных изменениях коэффициентов корреляции, так и при их постоянстве. Они оказываются различными и при наличии корреляционной связи, и при ее отсутствии. Только это уже не дает нам никакого права однозначно интерпретировать изменение индексов.

Метод морфофизиологических индикаторов фактически оставляет в стороне случаи, когда индексы оказываются неизменными. Эта ситуация даже привела к выводу, который непосредственно не вытекал из самого материала. Так, С.С.Шварц обратил внимание, что индексы одних и тех же органов у разных видов животных оказываются сходными [171]. Это сходство он интерпретировал таким образом, что популяции и подвиды характеризуются выраженными анатомо-морфологическими различиями, а видовые различия проявляются на тканевом уровне. Однако анатомо-морфологические различия наблюдаются и между близкими видами, что и лежит в основе морфологической концепции вида. И это легко обнаруживается при сравнении весовых значений массы тела и органов тех видов, у которых индексы сходны (табл. 2). Постоянство индексов в этом случае является следствием того, что массы органов и тела при переходе от одного вида к другому часто изменяются пропорционально друг другу. А это открывает возможности для иной интерпретации тех же фактов. Например, наблюдая различия между двумя популяциями по какому-либо индексу органа и коэффициенту корреляции между массой этого органа и массой тела, можно констатировать, что факторы отбора вызывают существенные Диспропорции, которые исчезают в процессе видообразования. В такой же степени правомерно утверждение, что у популяций поддержание энергетического баланса достигается за счет усиления или ослабления каких-то отдельных функций. Отсюда возникают основания утверждать,

что популяционные различия являются следствием дифференциации, а видовые — интеграции всех существующих возможностей.

Проведенный анализ показывает, что для реализации идеи, заложенной в методе морфофизиологических индикаторов, необходимо основываться не на одном показателе — индексе, а одновременно с ним использовать коэффициент корреляции. Использование двух показателей имеющих отношение к одним и тем же переменным, повышает надежность интерпретации. Причем при таком подходе поддаются интерпретации не только случаи, когда индексы изменяются, но и когда они остаются неизменными. Однако этим не ограничиваются возможности развития самого метода.

### КВАДРАТИЧНЫЕ ИНДЕКСЫ

В методе морфофизиологических индикаторов для характеристики популяции используется отношение массы органа к массе тела. Это отношение показывает, какое число единиц массы тела приходится на среднюю единицу массы органа. В дальнейшем средние значения для различных органов вновь усредняются (индексы отдельных организмов суммируются и делятся на величину выборки). Предполагается, что такая операция обеспечивает переход на популяционный уровень, т.е. по среднему значению индекса мы можем судить о функциональном состоянии популяции. Однако такое представление ошибочно. Ошибка возникает уже на самом начальном этапе рассуждений. Она связана с тем, что функционирует не доля, пусть и усредненная, а орган в целом. В связи с этим требуется пропорциональное увеличение индекса органа, т.е. необходимо совершить переход от суборганного к органному уровню организации. Вспомним, что, рассматривая под микроскопом различные объекты, мы устанавливаем увеличение пропорционально их размерам. В методе морфофизиологических индикаторов переход от индексов органов к популяционной характеристике осуществляется без пропорционального их изменения. А это означает, что мы не получаем характеристик, соответствующих данному уровню организации. Другими словами, разрешающая способность данного метода ниже уровня задач, для решения которых его используют.

Преодолеть это несоответствие можно, если принять во внимание необходимость пропорционального увеличения индексов при переходе от одного уровня организации к другому. С этой целью было предложено [91] на каждом уровне осуществлять умножение индексов на число элементов этого уровня. Так, если первый уровень характеризует отношение определенного числа усредненных единиц массы тела к средней единичной массе органа, а функционирование всего органа оказывается зависимым от его совокупной массы, то данный индекс должен быть

умножен на массу этого органа. Такое действие обеспечивает пропорциональное увеличение индекса (функциональной характеристики) до уровня всего функционирующего органа (устанавливается соответствие между структурой и функцией). В результате получаем квадратичный индекс

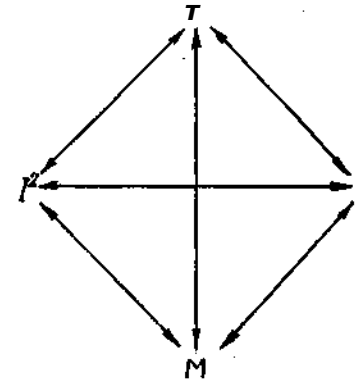
$$I^2 = m^2/M,$$

где  $m$  — масса органа,  $M$  — масса тела,  $I^2$  — квадратичный индекс.

В 1933 г. этот индекс предложил отечественный антрополог Я.Я.Ропшекий [123], правда, необходимость его применения он обосновывал иным образом. Отличительной особенностью величины  $I^2$  является то, что она учитывает сразу четыре характеристики организма: массу тела ( $M$ ), массу органа ( $m$ ), индекс органа ( $I$ ) и число элементов ( $n$ ), так как она может быть представлена следующими эквивалентными выражениями:

$$P = ml = m^2/M = In.$$

Это приводит к тому, что данный показатель "реагирует" на изменение любого из 4 параметров, входящих в него [99], а обычный индекс остается неизменным (не реагирует), если масса органа изменяется пропорционально массе тела. Графически зависимость между четырьмя показателями (двумя экспериментальными и двумя расчетными) можно представить в виде симметричной схемы:



Это свидетельствует о завершенности цикла определенных операций на данном уровне анализа явления.

Данная величина несет и новую информацию, на что ранее указывал Я.Я.Рогинский на конкретном примере. Мы попытаемся проиллюстрировать это же положение на простой модели. Возьмем симметричное распределение частот каких-либо событий: 1, 4, 7, 10, 13, 10, 7, 4, 1. Общее число событий в этой модели равно 57, а наибольшее число однообразных событий (модальное значение) равно 13. Можно получить индекс, отнеся наибольшее число однообразных событий к общему их



числу  $13/57 = 0,228$ . Если теперь умножить модальное значение на популяционный индекс -  $13 \cdot 0,228 = 2,964$ , то получим величину, которая примерно ( $2,964 \approx 3$ ) определяет "шаг" изменения частот в симметричном распределении:

$$1 \quad 3 \quad 3 \quad 3 \quad 3 \quad 3 \quad 3 \quad 3 \quad 3$$

$$1 \quad 4 \quad 7 \quad 10 \quad 13 \quad 10 \quad 7 \quad 4 \quad 1.$$

Таким образом, эта величина характеризует процесс изменения частот в симметричном распределении. В приведенной модели умножение индекса на величину, взятую в качестве соизмеряемой, дает нам новую информацию об анализируемом явлении.

Я.Я.Рогинский, предлагая квадратичный показатель массы мозга исходил из того, "... что у животных близких видов и родов, и мал различающихся по уровню развития их высшей нервной деятельности (образу жизни, поведению), но различающихся по величине тела, масса мозга одного животного относится к массе мозга другого, как массы их тел, взятых в определенной степени, т.е.

$$E : E_1 = S^r : S_1^r \quad \text{или} \quad S^r = \frac{E_1}{S_1^r},$$

где  $E, E_1$  — масса мозга,  $S, S_1$  — масса тела".

Величина  $r$  равна в среднем 0,56 (Дюбуа). Подставляя вместо  $r$  величину 0,56 (или округленно 0,5), получаем:

$$\frac{E}{S^{0,56}} = \frac{E_1}{S_1^{0,56}}. \quad (1)$$

Был предложен так называемый квадратичный указатель массы мозга ( $E^2/S$ ), представляющий собой произведение абсолютной массы мозга ( $E$ ) на его относительную массу ( $E/S$ ). Этот указатель является видоизменением указанной выше формулы (1); при возведении в квадрат обеих частей приведенного выше равенства получаем

$$\frac{E^2}{S} = \frac{E_1^2}{S_1}. \quad [12]$$

Слабым местом в обосновании предложенной Я.Я.Рогинским величины является то, что он исходит из аллометрических зависимостей и показателя степени 0,5. Сам факт, что показатель степени может быть и не равным 0,5, дает основание отрицать правомерность такой операции. Возможно, именно этим объясняется то, что данная операция получила широкого распространения в биологических исследованиях.

В.С.Смирнов с И.Н.Брусныниной предложили взамен квадратичного указателя мозга Я.Я.Рогинского использовать новый показатель "приведенный вес мозга" [140]. Основной причиной такой замены послужило то обстоятельство, что "индекс Рогинского... несопоставим с объ-

ными индексами других органов, вес которых в квадрат не возводится" [140, с. 21].

Рассматривая нововведение, предложенное В.С.Смирновым и И.Н.Брусныниной, интересно сопоставить с формальной стороны "индекс Рогинского" и такой показатель, как "приведенный вес мозга". Авторы, предложившие последний показатель, исходят из того, что зависимость массы мозга от массы тела описывается степенным уравнением типа

$$y = ax^b,$$

где  $b = 0,5$ .

Проделав простые преобразования

$$y = ax^{0,5} = a\sqrt{x},$$

получим

$$a = y\sqrt{x},$$

т.е. эта величина и является "приведенным весом мозга" (и здесь целесообразность нововведения обосновывается показателем степени).

Используя эту же формулу доказательства для двух показателей, сопоставим "приведенный вес мозга" с "индексом Рогинского", обозначив первый [Да второй]:

$$U = y\sqrt{x} = ax^{0,5}/x^{0,5} = a = \text{const},$$

$$I^2 = y^2/x = a^2x/x = a^2 = \text{const}.$$

Формальный анализ показывает, что при условии  $b = 0,5$  вряд ли следует считать целесообразной замену "индекса Рогинского" показателем "приведенный вес мозга". Различия между ними оказываются чисто количественными: "индекс Рогинского" становится равным квадрату "приведенного веса мозга".

Учитывая, что популяция является совокупностью организмов, а квадратичный индекс характеризует функционирование всего органа в пределах организма, для характеристики популяции необходимо осуществить дополнительное пропорциональное его увеличение, которое должно соответствовать численности функционирующих организмов. Функциональной характеристикой такой совокупности является плотность популяции  $P = N/S$ , где  $P$  - плотность популяции,  $N$  - численность организмов,  $S$  - площадь или объем. В результате популяционный индекс органа может быть охарактеризован следующей величиной:

$$I_p = P\bar{x}^2,$$

где  $I_p$  - популяционный индекс,  $\bar{x}^2$  - среднее значение квадратичного индекса органа для всей выборки.

Приведенные выше положения показывают, что используемая система рассуждений может быть подвергнута проверке, которая включает

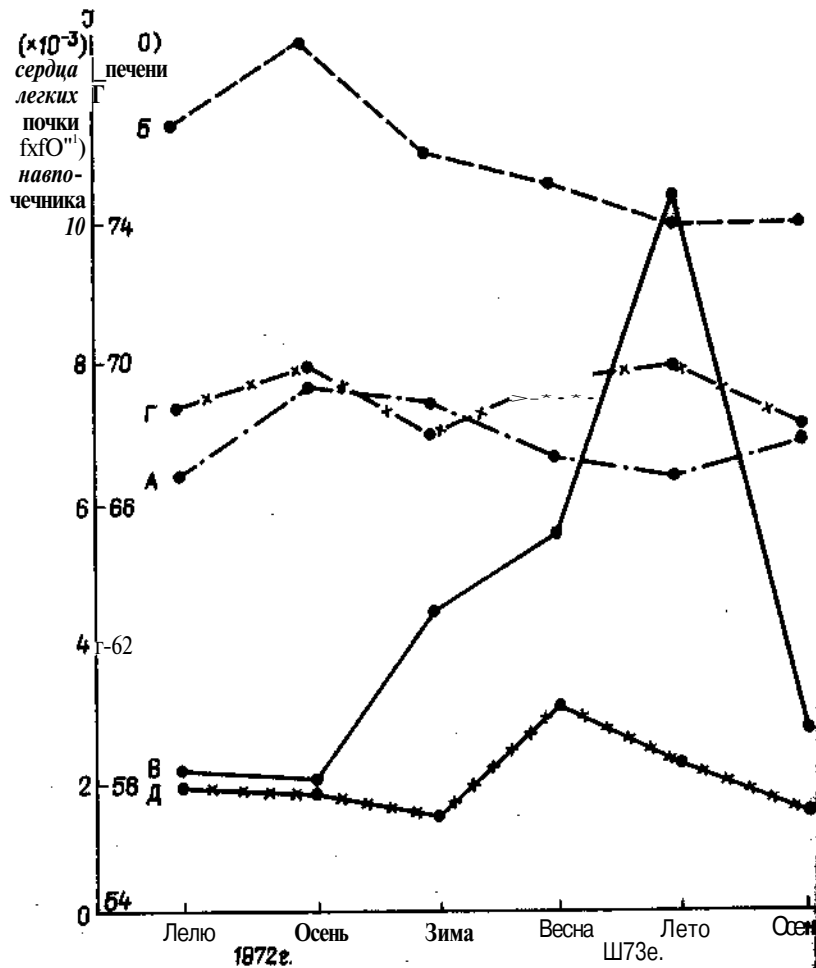


РИС. 10. Сезонные изменения индексов органов (Л в популяции рыжей полевки в грабовой дубраве Каневского заповедника. Здесьinaris. 11-15: \* А — сердце, Б - печень В - легкие, Г - почка, Д - надпочечник

несколько моментов. Во-первых, последовательность операций должна отвечать общей схеме познания, в которой восхождение от простого, сложному должно осуществляться в результате последовательных переходов от тезиса к антитезису, а в дальнейшем — к синтезису. Этот цикл повторяется столько раз, сколько уровней необходимо преодолеть.

Во-вторых, расчленение целостной структуры и переход на более низкие уровни организации сопровождаются уменьшением количественных показателей (например, биомасса популяции больше, чем масса

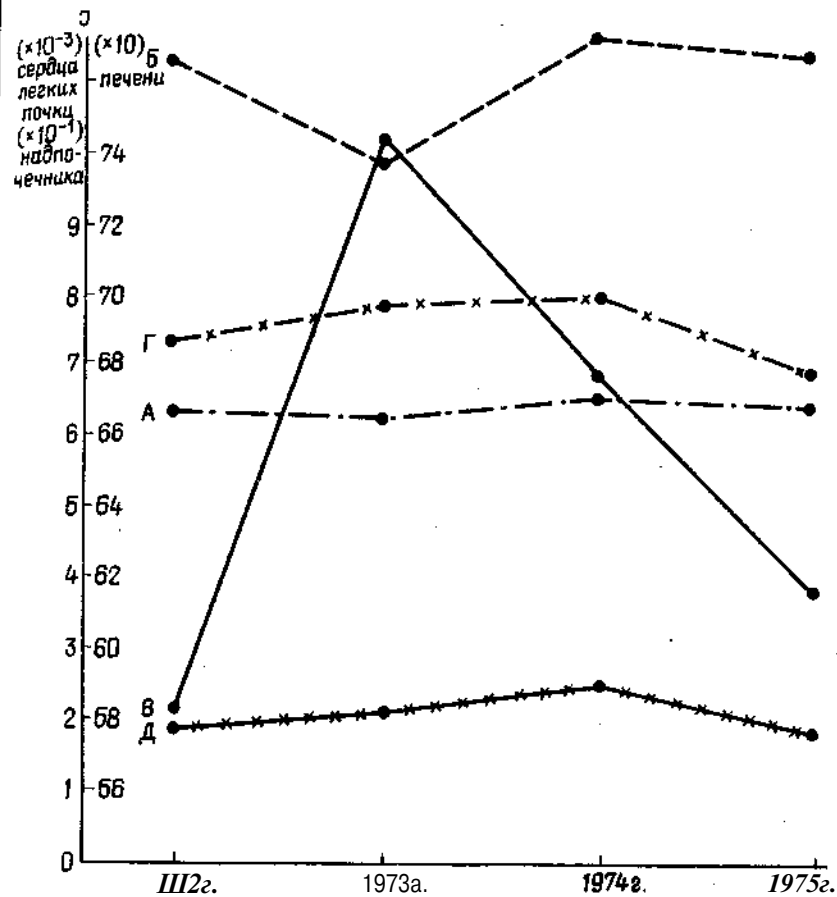


РИС. П. Годичные изменения индексов органов (Л) в популяции рыжей полевки в грабовой дубраве Каневского заповедника в летний сезон

организма, а последняя больше массы органа). Поэтому переход от величин, характеризующих количество вещества, к их отношениям (индексам) и последующие переходы ко все более высоким уровням организации должны сопровождаться увеличением самих показателей. В методе морфофизиологических индикаторов это правило не выполняется, так как индекс органа отдельного организма может быть не только меньше, но и больше, чем среднее значение индекса, используемого для характеристики всей популяции.

Как отмечалось, С.С.Шварц пришел к заключению, что различия между близкими видами проявляются на тканевом уровне, поэтому

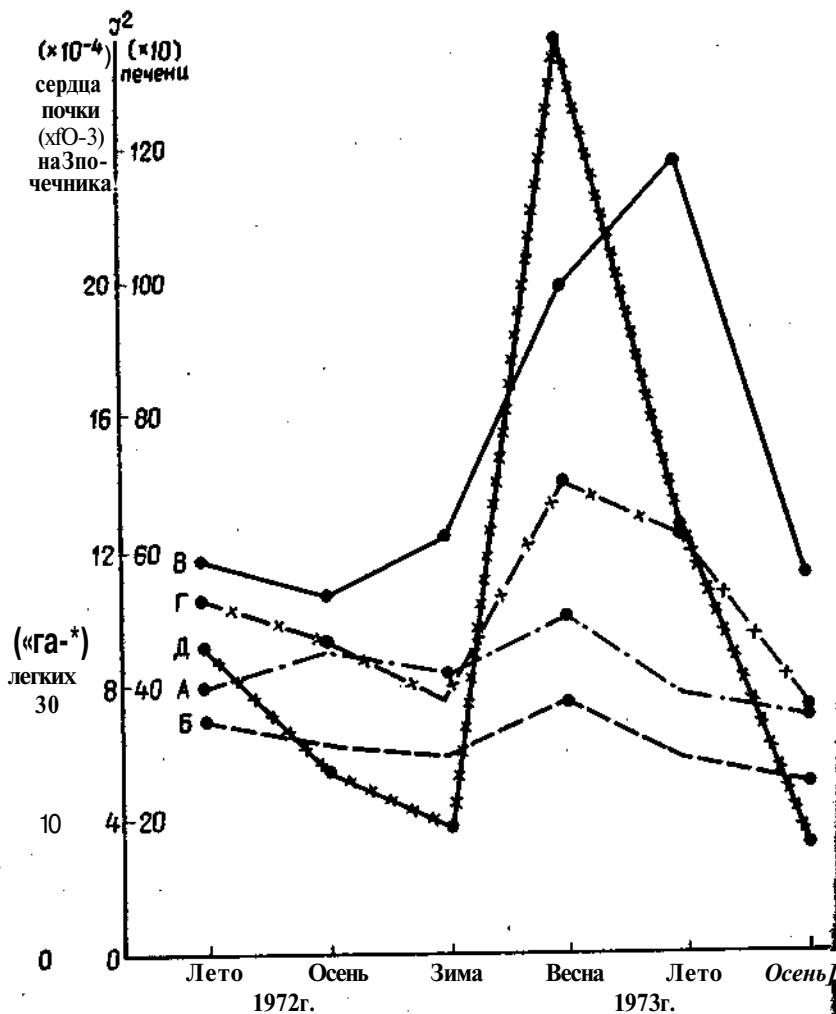


Рис. 12. Сезонные изменения квадратичных индексов органов ( $I^*$ ) в популяции рыжей полевки в грабовой дубраве Каневского заповедника

они имеют сходные значения индексов органов. Тем не менее это так, ибо индекс органа, как правило, уменьшается с увеличением массы тела. В то же время переход к квадратичным индексам не обнаруживает такой связи, что в большей степени соответствует выводу, сделанному С.С.Шварцем.

Целесообразность перехода к квадратичным индексам вытекает только из общетеоретических положений, но хорошо подтверждает

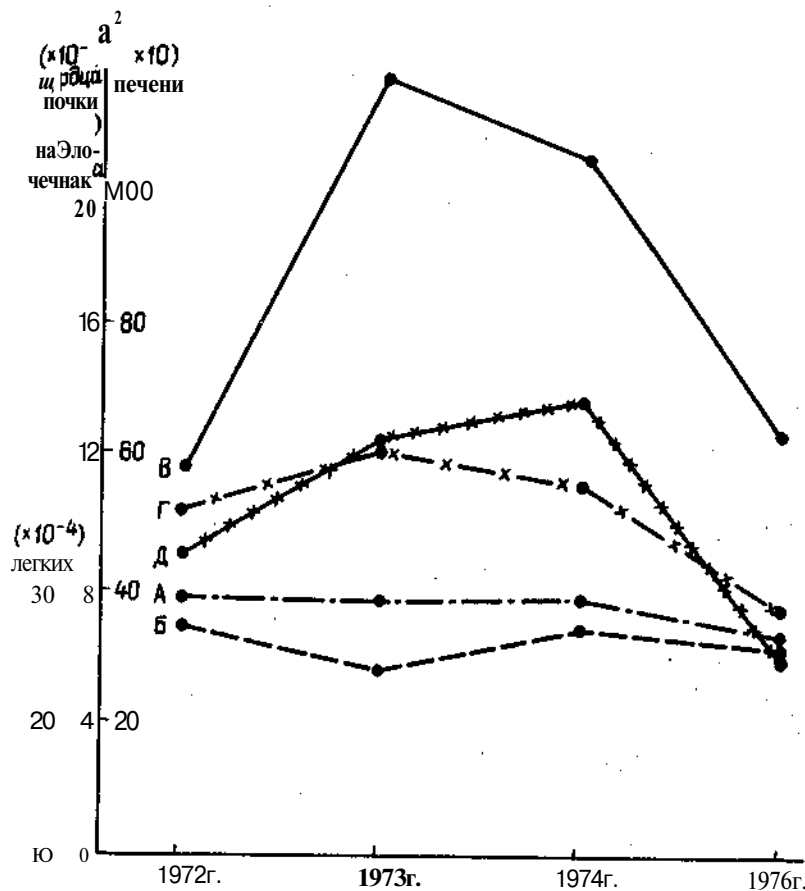


Рис. 13. Годичные изменения квадратичных индексов органов ( $I$ ) в популяции рыжей полевки в грабовой дубраве Каневского заповедника в летний сезон

на эмпирическом материале. Так, например, анализ сезонных и годовых различий обычных индексов в популяции рыжей полевки дает основание говорить о достоверных их изменениях (рис. 10, 11). Это подтверждает вывод С.С.Швар-

Таблица 3. Коэффициенты корреляции между значениями квадратичных индексов разных органов рыжей полевки ( $n = 373$ )

Орган	Легкие	Печень	Почка	Надпочечник
Сердце	0,593	0,315	0,699	0,768
Легкие		0,332	0,640	0,716
Печень			0,800	0,701
Почка				0,912

ца о существовании анатомо-физиологических отличий между популяциями. Правда, по другим индексам органов такие различия нами не ус-

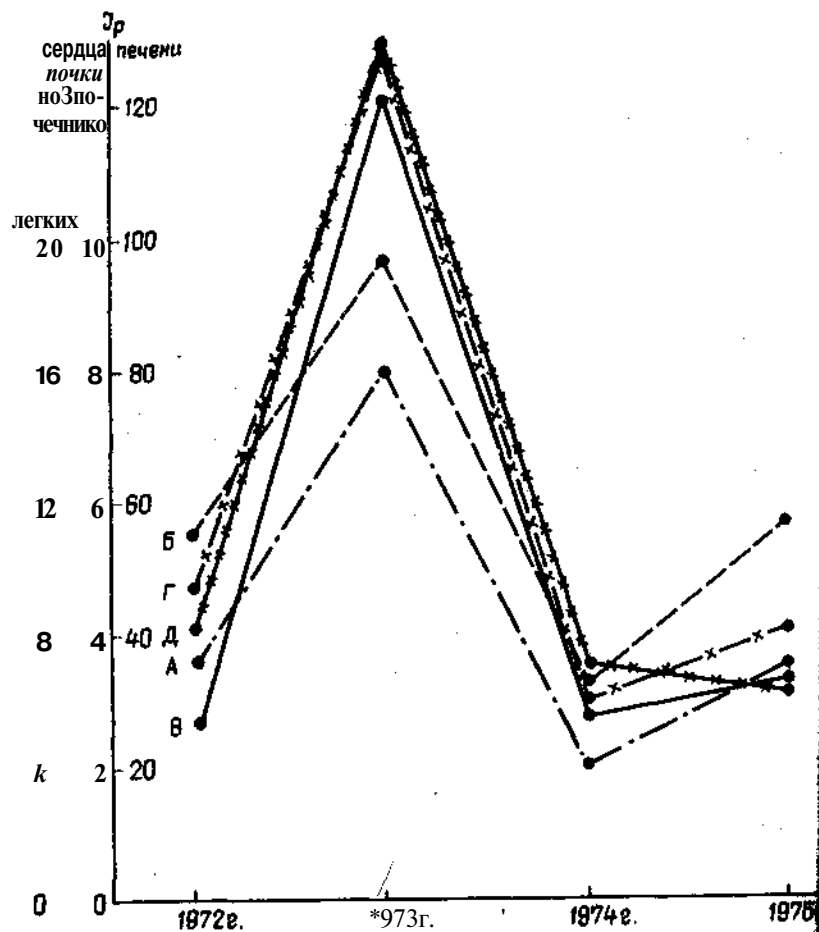


РИС. 14. Сезонные изменения популяционных индексов органов ( $r$ ) в популяции рыжей полевки в грабовой дубраве Каневского заповедника

тановлены. С квадратичными индексами дело обстоит иначе. Для рядов органов они практически не изменяются в течение длительного времени, достигая значительных отличий в годы существенных изменений численности популяции. Для других органов отличия в квадратичных индексах обнаруживаются в периоды резких изменений в характере функционирования органов. Особенно заметно это на примере надпочечников (рис. 12, 13).

Примечательным следует считать то, что между обычными индексами не обнаруживается высокой скоррелированности, причем корреляция может быть не только положительной, но и отрицательной. Пе

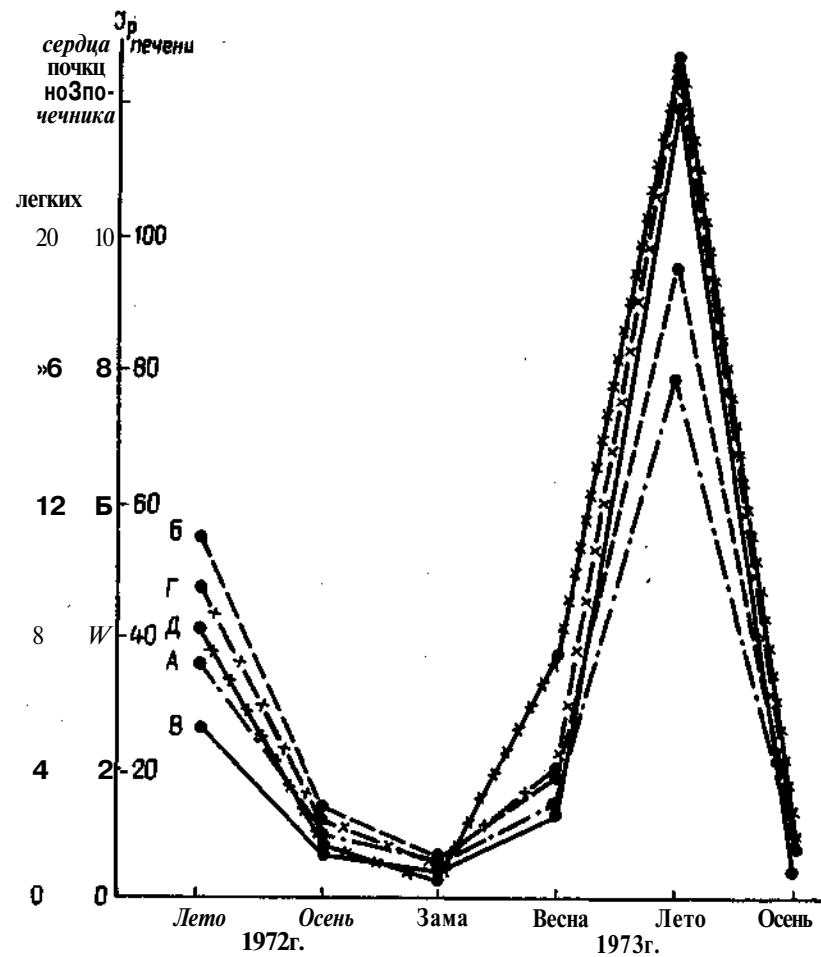


РИС. 15. Годичные изменения популяционных индексов органов ( $r$ ) в популяции рыжей полевки в грабовой дубраве Каневского заповедника

ход же к квадратичным индексам приводит к резкому возрастанию коэффициентов корреляции, которые во всех случаях оказываются положительными (табл. 3).

Последующий переход к популяционным индексам органов должен давать возможность судить об изменениях потока вещества и энергии, проходящего через популяцию. Очевидно, что фактором, определяющим величину этого потока, является плотность популяции, а не величина индекса, на который делается ставка в методе морфофизиологических индикаторов. В связи с этим изменения популяционных индек-

сов всех органов оказываются согласованными. Последнее открывает возможность характеризовать поток вещества и энергии, проходящий через популяцию, по любому из исследованных органов. А это упрощает задачу, так как нет необходимости анализировать весь комплекс взаимодействующих органов (рис. 14, 15).

Использование трех индексов, каждый из которых соответствует определенному уровню организации, позволяет решать важную задачу определять способы поддержания баланса организма и популяции в целом. Другими словами, на этом пути создаются возможности не только охватить явления на разных уровнях их проявлений, но и взаимодействий между ними.

#### МЕТОД КОРРЕЛЯЦИОННЫХ ПЛЕЯД

Существенным недостатком метода морфофизиологических индикаторов следует считать то, что орган рассматривается в качестве монофункциональной структуры. В действительности любой из них полифункционален. В связи с этим анатомо-морфологические изменения органа не характеризуют однозначно изменения функции. Можно предположить, что разные органы или структуры организма, реализующие одну и ту же функцию, должны определенным образом взаимодействовать друг с другом. Последнее должно проявляться в форме скоординированных их изменений. При таком подходе на первый план выдвигается не изучение индексов органов, а скоррелированность их абсолютных значений. В сущности эта идея своими корнями уходит еще к Ж.Кювье, который считал, что весь взаимосвязанный комплекс свойств характеризует внутреннюю организацию животных. На важность такого подхода указывали Ч.Дарвин и В.О.Ковалевский.

Не вдаваясь в детали этой проблемы, отметим, что интересным походом к использованию корреляционного анализа в комплексе является метод корреляционных плеяд, предложенный П.В.Терентьевым [145]. Под корреляционной плеядой подразумевается комплекс признаков, связанных тесными коррелятивными связями.

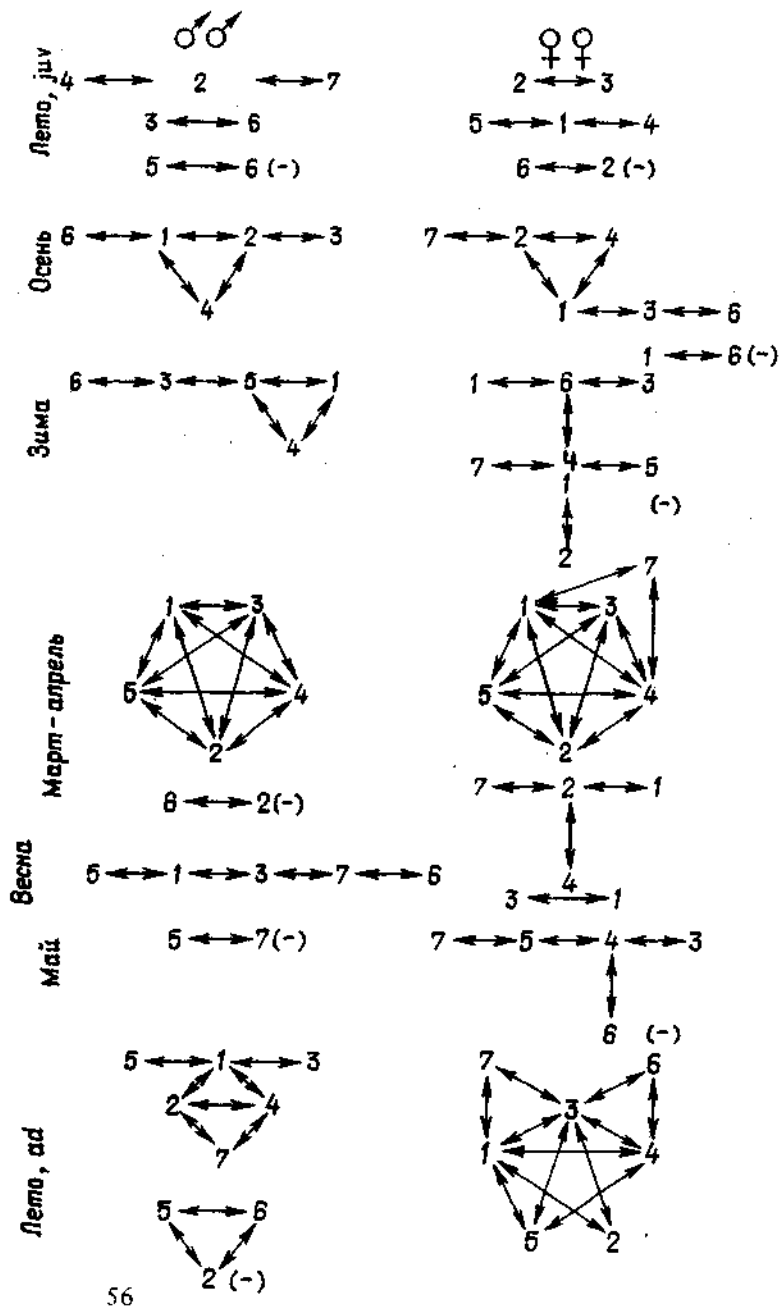
Достоинство этого метода в том, что, устанавливая коррелятивные связи между отдельными признаками, мы получаем картину в форме определенной структуры, которая может сопоставляться с другими подобными образованиями. В результате создается представление о сложности структуры, о степени ее развитости. Проведя срез через нее и учитывая разную силу коррелятивных связей, можно установить иерархию этих связей, выделить наиболее сильные, которые, как можно полагать, обеспечивают реализацию приоритетных функций. П.В.Терентьеву удалось обнаружить [146, 147], что структура коррелятивных связей м

может быть нескольких типов: "цепь" (линейно упорядоченная), "звезда" (перекрест "цепей"), "сеть" (многомерная структура, основанная на типе "звезда", со скрепляющими связями).

Применение этого метода для изучения популяций мелких млекопитающих позволило выявить ряд интересных особенностей. Были исследованы 3 вида мелких млекопитающих: обыкновенная бурозубка, рыжая и общественная полевки. Для каждого из них была взята своя совокупность признаков, что обеспечивало установление общих тенденций в изменениях плеяд.

Анализ материалов показал, что популяционные корреляционные плеяды у всех 3 видов подвержены сезонным изменениям. Если не учитывать переходные состояния, то можно выделить 3 типа структур: линейно упорядоченную, циклическую и многомерную (см. рис. 16—18). Последовательность преобразования структуры корреляционных плеяд хорошо видна на примере популяции обыкновенной бурозубки (см. рис. 16), возрастная структура которой проста в период с ноября по май, а летом различить прибылых и перезимовавших зверьков тоже нетрудно. Молодые зверьки характеризуются плеядами наиболее простого типа (линейно упорядоченные). Этот тип сохраняется фактически в течение осени и зимы и лишь в период повторного роста и полового созревания (март-апрель) приобретает структуру циклического типа (вторичная структура). В период размножения (май) структура плеяд становится линейно упорядоченной и несколько усложняется в процессе старения зверьков. Это дает основание считать, что с увеличением числа реализуемых функций популяционные корреляционные плеяды имеют тенденцию усложняться. В пользу этого свидетельствует анализ, проведенный на популяции рыжей полевки, у которой не производилась разбивка на возрастные и половые группы. В результате можно заметить (рис. 17), что в летне-осенний период, когда структура популяции оказывается наиболее сложной и реализуется максимальное число популяционных функций, структура корреляционных плеяд в наибольшей степени усложнена. Зимой и весной, когда происходит значительное упрощение структуры популяции (прежде всего возрастной), структура корреляционных плеяд оказывается наиболее простой. Аналогичная картина характерна и для общественных полевок. Сезонные изменения структуры корреляционных плеяд проанализировали на группе половозрелых зверьков, играющей наиболее важную полифункциональную роль в популяции (рис. 18): животные этой группы вносят наибольший вклад в продукционный процесс, для них характерны высокие темпы роста и развития.

Таким образом, пространственно структура корреляционных плеяд может быть представлена в виде 3 уровней: первичного, вторичного и третичного. Емкость характерного пространства максимальна, если корреляционная плеяда представляет высший уровень организации.



Изменения корреляционных плеяд носят выраженный циклический характер- Это позволяет считать, что определенным образом изменяются „ функциональные особенности популяции.

Анализируя сезонную динамику корреляционных плеяд у рыжей полевки (см. рис. 17), можно заметить, что зимой корреляционная плеяда исследованных признаков носит отчетливо выраженный "энергетический характер", так как включает в себя массу сердца, почки, тела и длину последнего. С точки зрения метода морфофизиологических индикаторов индекс сердца характеризует величину физических нагрузок, индекс почки связан с интенсивностью процессов метаболизма, а отношение массы к длине тела определяет характер теплопродукции. Весной исследуемая корреляционная плеяда приобретает репродуктивную направленность. Летом и осенью она охватывает весь комплекс функций. И это понятно, так как в это время популяция характеризуется наиболее сложной структурой, что и определяет ее полифункциональность.

Основываясь на этом материале, можно сделать несколько достаточно важных выводов: 1) структура взаимосвязей в популяции не остается постоянной, что не позволяет использовать какой-то универсальный способ их интерпретации; 2) сам характер взаимосвязей не всегда только линейен, что еще требует своего объяснения; 3) совокупность взаимодействующих переменных всегда векторизована, т.е. направлена на выполнение определенной функции или комплекса функций, что также не позволяет использовать какой-то универсальный способ их интерпретации; 4) структура взаимосвязей подвергается постоянным перестройкам, каждая из которых соответствует определенным условиям существования. Наиболее сложная структура взаимосвязей наблюдается в период, когда продукционный процесс достигает максимальных показателей, при этом структура популяции значительно усложняется. Снижение интенсивности воспроизводства и упрощение структуры популяции при переходе к существованию в экстремальных условиях сопровождаются упрощением структуры взаимосвязей.

Когда мы столкнулись с достаточно сложной картиной взаимосвязей в пределах популяции, возникла необходимость выделить наиболее существенные из них. Нами преследовалась цель проверить основную идею метода морфофизиологических индикаторов. Метод базируется на предположении, что основной характеристикой следует считать отношение (взаимосвязь) между массой органа и массой тела. С этой

Р" с. 16. Сезонно-возрастные изменения структуры корреляционных плеяд в популяции обыкновенной бурозубки из окрестностей Киева (Знак "-" означает наличие отрицательных коррелятивных связей) :

1 - масса тела, 2 - масса печени, 3 - масса сердца, 4 - масса почки, 5 - длина тела, 6 - длина хвоста, 7 - длина задней ступни

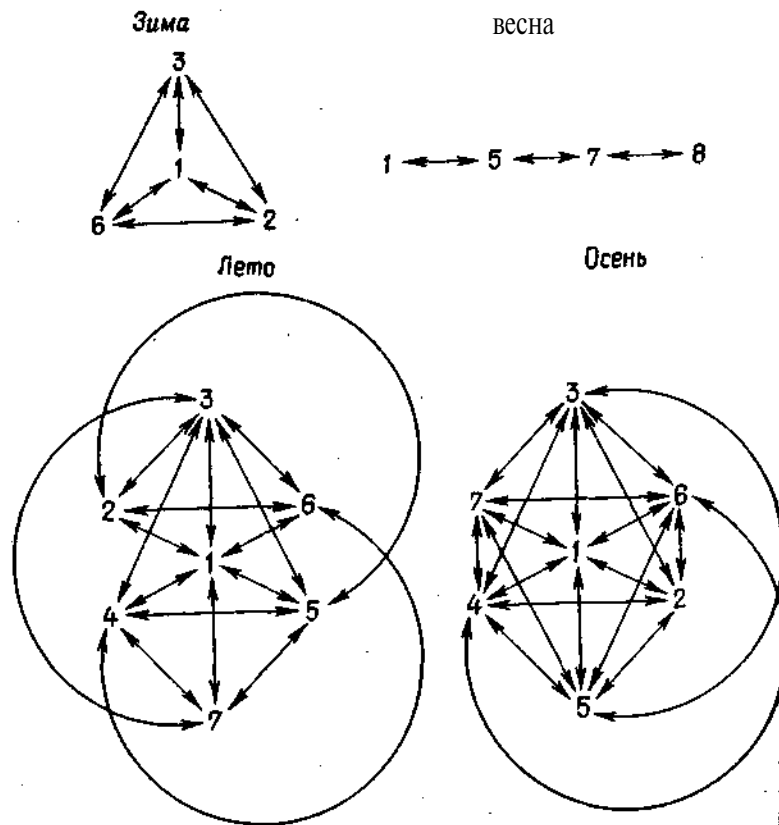


Рис. 17. Сезонные изменения структуры корреляционных плеяд в популяции рыжей полевки из грабовой дубравы Каневского заповедника (принято, что в корреляционную плеяду входят признаки, значения коэффициентов корреляции между которыми равны или больше 0,5):

1 — масса тела, 2 — длина тела, 3 — масса сердца, 4 — масса легких, 5 — масса печени, 6 — масса почки, 7 — масса надпочечника, 8 — масса селезенки

целью была использована идея корреляционного цилиндра [147], которую правильнее называть корреляционной пирамидой, так как число самих связей при переходе от одного уровня значимости к другому убывает. Суть этой идеи сводится к тому, что корреляционные связи можно разместить по уровням их значений.

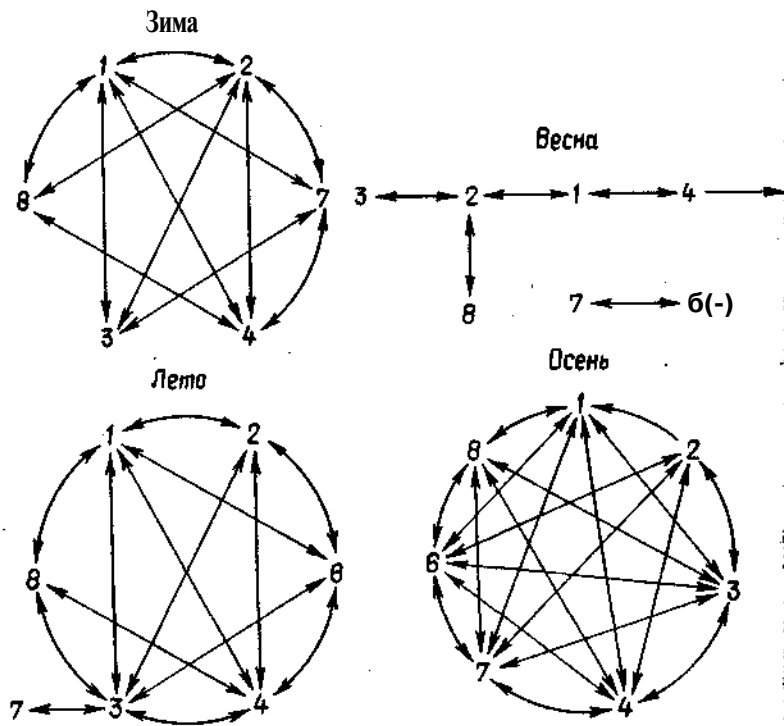
Использование идеи показало, что при переходе от одного уровня значений коэффициента корреляции к другому структура корреляционных связей упрощается. Обращает на себя внимание и тот факт, что число уровней корреляционных связей по сезонам не остается пост-

ным. Максимальным оно оказывается тогда, когда сама корреляционная плеяда характеризуется наибольшей сложностью своей организации. Этот факт подтверждает точку зрения на то, что сложность системы определяется числом уровней ее организации. Процесс упрощения корреляционной плеяды сопровождается снижением силы коррелятивных связей. Так, зимой и весной заполняются лишь два нижних уровня. Наконец, следует считать важным и то, что на каждом уровне формируется свой комплекс взаимосвязей, а это свидетельствует о выполнении каждым уровнем специфической функции. Образно говоря, анализируемый нами текст записан в разных строках, а в каждой строке содержится специфический смысл и для нее характерна специфическая структура записи. Это дает основание утверждать, что какая-то общая функция, определенная на основе выделения приоритетных связей, оказывается многоуровневой. Каждый функциональный уровень вносит свой специфический вклад в эту обобщенную функцию.

Анализ корреляционной пирамиды показывает, что на верхнем уровне летом и осенью формируется структура взаимосвязей, включающая массу тела, сердца, печени и почек. Считая эти связи самыми значимыми и основываясь на структуре взаимосвязей уровня и принципе соответствия, можно предположить, что индексы сердца и почки однозначно характеризуют функциональное состояние популяции, т.е. могут быть взаимосвязанными элементами. Однако печень, особенно осенью, имеет самостоятельную связь с массой тела, что делает ее отношения незаменимым элементом. Из этого следует, что для описания функционального состояния популяции, по крайней мере, необходимо использовать два индекса: почки (сердца) и печени одновременно. Иначе обстоит дело зимой. Здесь высшим уровнем связи характеризуются отношения между длиной тела и массой печени. Именно это отношение необходимо использовать прежде всего для характеристики состояния популяции, но в методе морфофизиологических индикаторов такого рода отношения вообще не учитываются.

Весь анализ показывает, что оценка морфофизиологического состояния популяции является делом сложным. Чтобы обеспечить верный отбор индексов для такой характеристики, необходимо осуществить корреляционный анализ. Однако после выделения наиболее существенных корреляционных связей, в сущности, отпадает необходимость рассчитывать индексы. Это утверждение справедливо для тех случаев, когда не осуществляется переход от обычного индекса к квадратичному, а от последнего к популяционному. Объясняется это тем, что популяционный индекс выступает в роли показателя, характеризующего поток энергии, проходящей через популяцию, т.е. дает принципиально новую информацию.

Метод корреляционных плеяд оказывается полезным и при сравнении популяций разных видов. Сопоставление структуры корреляцион-



Р И С . 18. Сезонные изменения структуры корреляционных плеяд в популяции общественной полевки (группа полувзрослых) из целинной степи заповедника Аскания Нова в 1974 г. (знак "-" означает наличие отрицательных корреляционных связей):

1 - общая длина черепа, 2 - длина лицевого отдела, 3 - длина носовой кости, 4 - скуловая ширина, 5 - межглазничная ширина, 6 - длина верхней диафизмы, 7 - длина верхнего зубного ряда, 8 - ширина мозговой камеры

ных плеяд четырех видов мелких млекопитающих (см. рис. 19-22) летний период показывает существование определенного сходства различий, имеющих у этих видов. При значениях коэффициентов корреляции  $r > 0,5$  можно отметить, что у всех исследованных видов плеяды многомерны и достаточно сложны, хотя у обыкновенной бурозубки оказываются самыми простыми. Также специфической особенностью следует считать отсутствие у этого вида очень сильных коррелятивных связей, соответствующих уровню  $r > 0,9$ . У трех других видов число связей больше или меньше, однако во всех случаях обнаруживается выраженная связь между массой тела и сердца.

Этот метод относится к методам многомерной статистики. Он позволяет перейти от исходных переменных  $x_1, \dots, x_n$  к новым переменным  $C_1, \dots, C_m$ , которые называются главными компонентами и обладают свойствами, делающими их полезными при анализе структуры данных.

Не вдаваясь в математическую суть метода, которая детально изложена в соответствующих руководствах [7], отметим, что круг задач, к которым может применяться метод главных компонент, довольно широк, а поэтому большое значение при его использовании имеет правильная интерпретация полученных результатов, которая нередко бывает достаточно сложной. Учитывая, что этот метод только недавно был впервые применен для характеристики популяций [98], отметим особенности, которые использовались для последующей интерпретации материала.

1. Векторы-вклады, или просто "векторы", определяют нагрузки того или иного признака и выражаются коэффициентами при реальных значениях признаков в формуле главных компонент. Чем больше коэффициент, тем больше функциональная нагрузка признака или какого-либо другого параметра животных, тем сильнее он коррелирован с другими показателями, которые имеют также максимальные значения векторов.

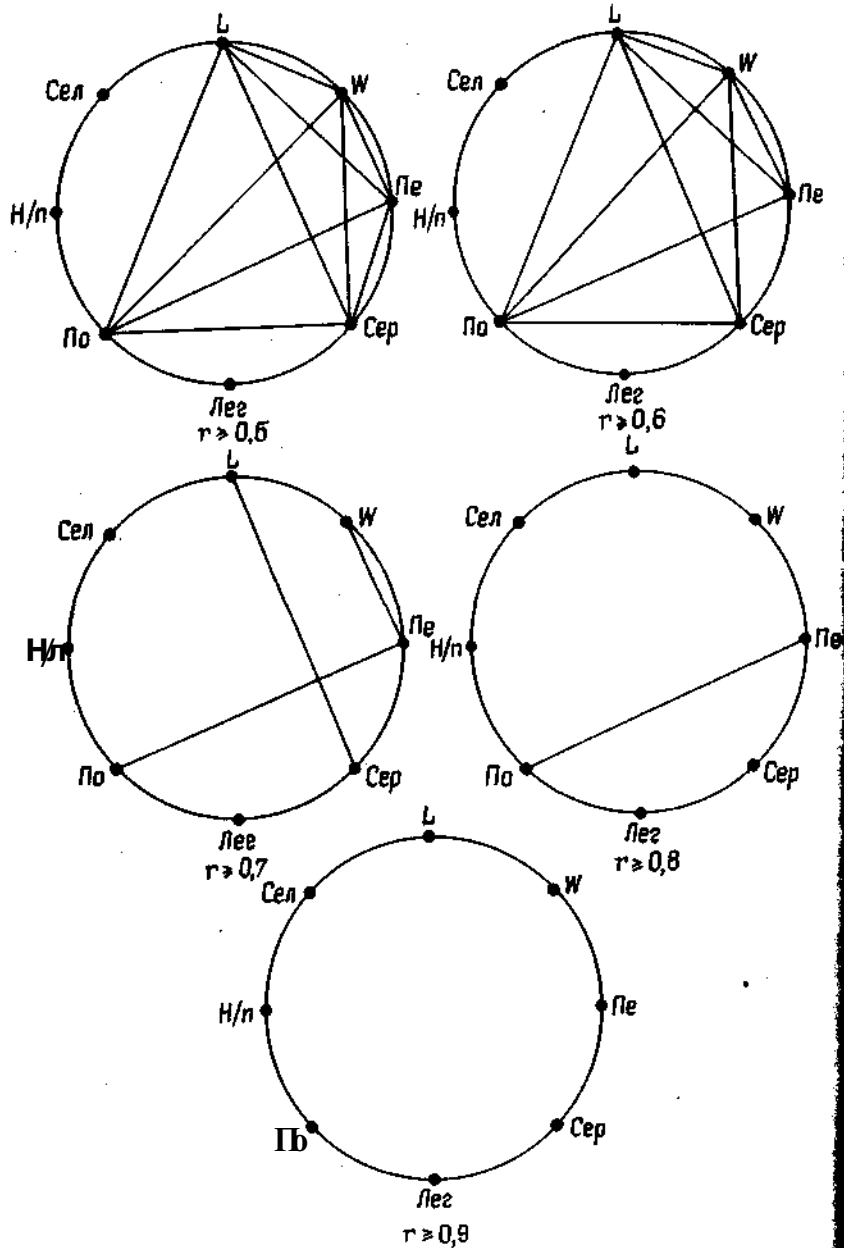
2. Корреляционные плеяды — это группы наиболее сильно коррелированных признаков. Они полностью совпадают с группой максимальных (по сравнению с другими) векторов-вкладов в первой главной компоненте, которая выбирает максимальный процент дисперсии. С их помощью можно характеризовать состояние популяции.

3. Дисперсия характеризует полноту описания главными компонентами эколого-физиологического состояния популяции. Максимальный процент выбираемой дисперсии приходится в основном на три первые главные компоненты, с помощью которых и оценивалось состояние популяции.

4. Главная компонента — это новая (по сравнению с реальной, но соответствующая ей) нормированная величина, которая характеризует совокупность исследуемых параметров животных.

Сумма влияний всех главных компонент (а их столько же, сколько исследуемых показателей) с максимальной полнотой исчерпывает дисперсию каждого признака и всего исследуемого комплекса. При достаточной контрастности корреляционной структуры дисперсия каждого признака полностью или почти полностью определяется влиянием одной главной компоненты. Однако она может характеризоваться и корреляционной плеядой, что бывает чаще. Например, в первую главную компоненту входит с большим значением вектора масса тела. Поэтому





в данном случае первую главную компоненту можно определить как весо-возрастную, или онтогенетическую, поскольку популяция разнородна по своему возрастному составу. Однако с массой тела скоррелированы и другие признаки. Образуется корреляционная плеяда признаков. Характеризуя эту плеяду, можно дать иное определение главной компоненты в зависимости от нагрузки других параметров. Все сказанное в равной мере касается и последующих главных компонент.

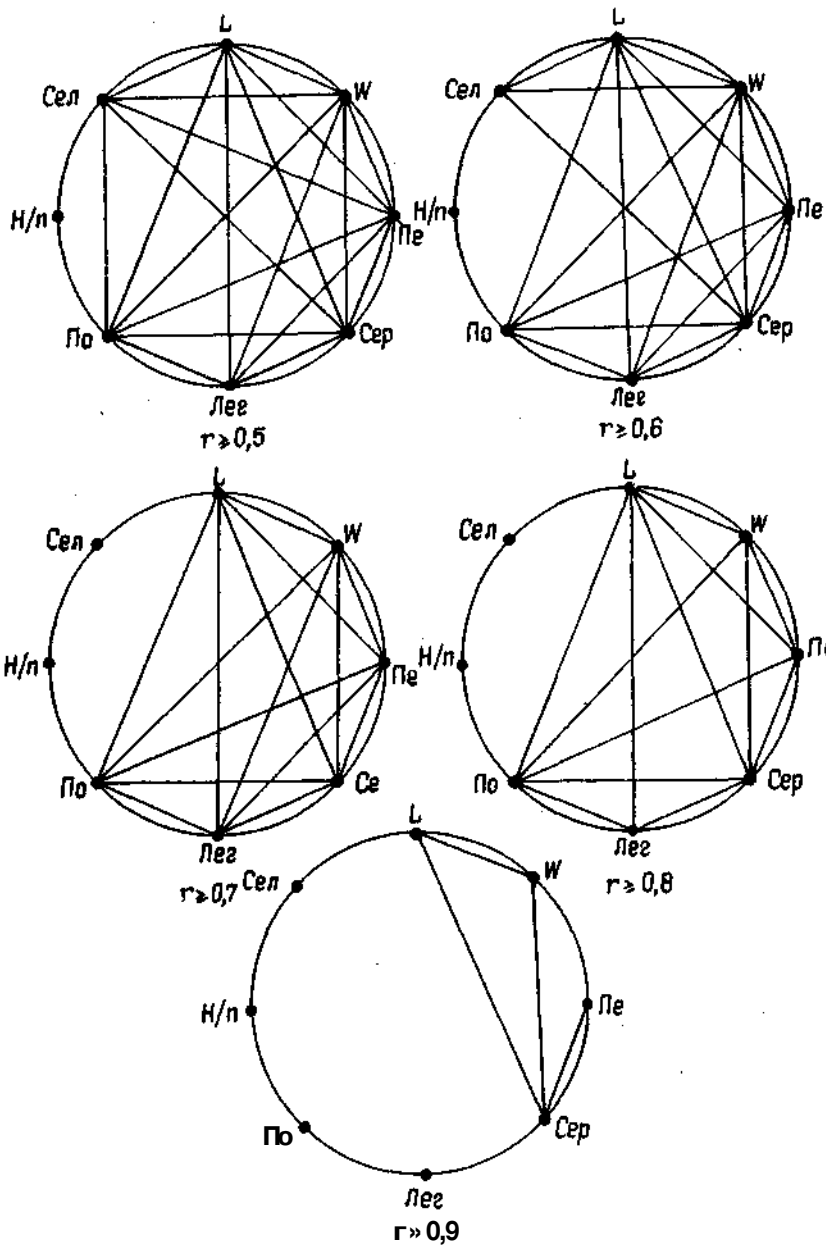
5. Пространство физиологических возможностей определяется в пределах минимальных и максимальных значений всех главных компонент в многомерном пространстве. В зависимости от эколого-физиологического состояния и структуры популяции пространство физиологических возможностей изменяется по сезонам года, что также является очень важным показателем для характеристики популяции.

В ходе изучения популяции рыжей полевки (рис. 23) выявлены изменения: 1) процента дисперсии, изымаемой главными компонентами, по сезонам (см. табл. 4, 6); 2) роли тех или иных переменных в качестве векторов-вкладов по сезонам (см. табл. 5, 7); 3) количества переменных, образующих корреляционные плеяды; 4) самого пространства физиологических возможностей популяции (см. табл. 8). Кроме того, анализ векторов-вкладов и плеяд показал, что в популяции рыжей полевки изменяется по сезонам функциональная нагрузка совокупности признаков, обеспечивающих вклад в первую главную компоненту. Так, зимой основной вклад вносят признаки, в наибольшей степени связанные с энергетикой организма. Весной картина меняется, и основной вклад вносит та часть совокупности признаков, которая играет важную роль в период размножения. Летом и осенью вклад вносит почти вся совокупность исследованных признаков - в это время популяция решает комплекс задач. Переориентация связей (разная их направленность) на выполнение различных функций не может осуществляться без учета изменений, происходящих в структуре вещественно-энергетического потока. Об этом прежде всего свидетельствует выраженная энергетическая направленность корреляционной плеяды в зимний период.

Характерное пространство физиологических возможностей популяции оказалось максимальным в зимний период и минимальным летом и осенью (см. табл. 8, рис. 23). Это можно объяснить тем, что в различные сезоны изменяется число переменных, входящих в корреляционную плеяду, и структура самих плеяд. Одновременно с этим может образовываться и разное число плеяд. Образно говоря, в различные се-

Р и с. 19. Сечение корреляционного цилиндра (пирамиды) для разных уровней значимости коэффициента корреляции в популяции обыкновенной бурозубки из окрестностей Киева:

*L* - длина тела, *W* - масса тела, *Pe* - масса печени, *Сер* - масса сердца, *Лег* - масса легких, *По* - масса почки, *H/n* - масса надпочечника, *Сел* - масса селезенки



31, ны года из одного и того же числа "букв" образуется разное число "слов". Можно предположить, что большее число "сл>в" несет и большую информацию, ибо зимние условия требуют от популяции более "осмысленного" существования. Это и понятно, так как зимой млекопитающим вынужденнее включать эндогенные механизмы регуляции, т.е. вести более контролируемое существование [92].

Интересно проанализировать обобщенное пространство физиологических возможностей той же популяции рыжей полевки в целом за год без учета сезонов (см. рис. 23). Анализ показывает, что на протяжении года все без исключения исследуемые параметры играют важную роль. Это видно из величины их вклада в общие оценки физиологического состояния популяции в разные сезоны. Значения векторов-вкладов (см. табл. 6) изучаемых параметров в первой главной компоненте почти одинаковы, за исключением массы селезенки, вектор которой велик лишь в третьей главной компоненте и равен +0,68.

Таблица 5. Сезонные изменения векторов-вкладов в первую главную компоненту в популяции рыжей полевки. Значения приведены для переменных, образующих корреляционную плеяду

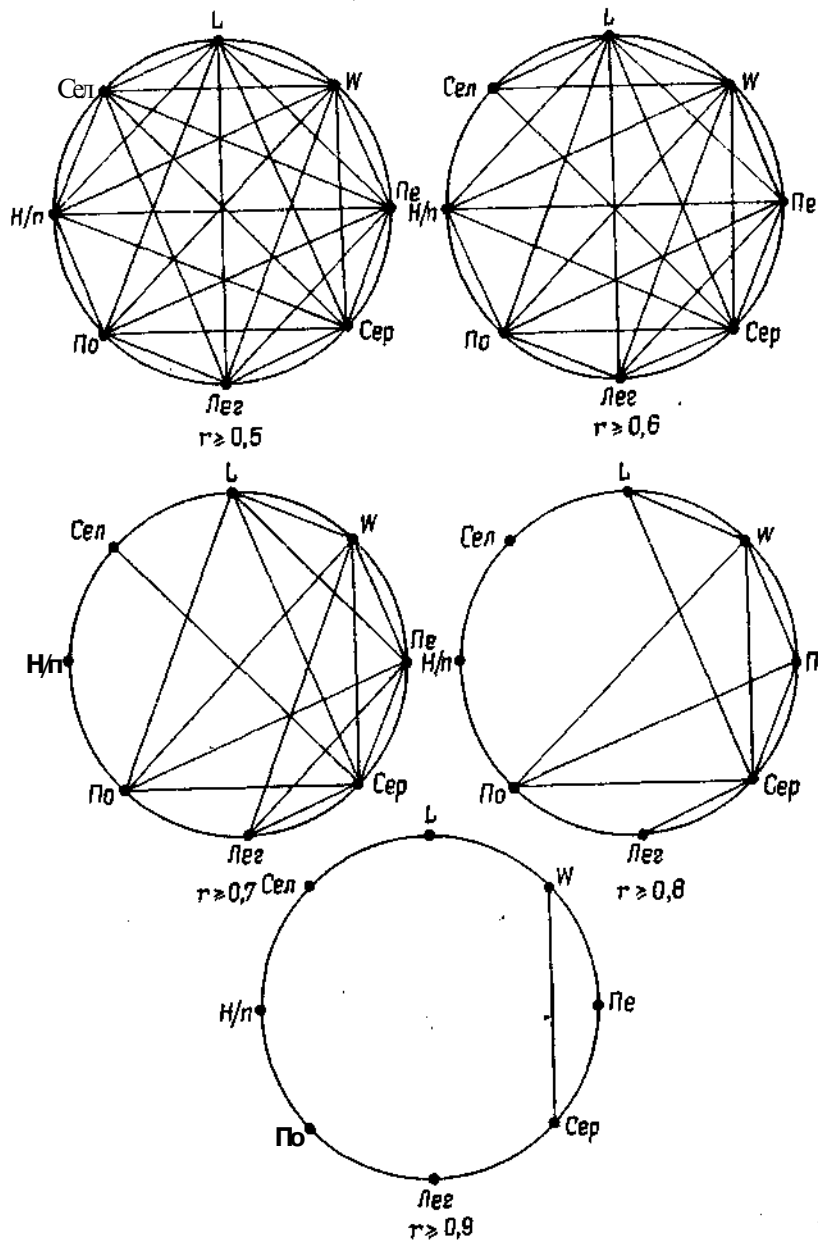
Переменная		Сезон			
№ п/п	Название	Зима	Весна	Лето	Осень
1	Масса тела	0,41	0,44	0,37	0,37
2	Длина тела	0,43	-	0,27	0,35
3	Масса сердца	0,46	-	0,36	0,36
4	легких	-	-	0,30	0,28
5	печени	-	0,51	0,34	0,34
6	почки	0,39	-	0,36	0,36
7	надпочечника	-	0,43	0,30	0,27
8	селезенки	-	0,34	-	-

Несмотря на то что совокупная выборка весьма разнообразна по своей возрастной структуре (а ведь для каждой возрастной группы характерна реализация своей приоритетной функции, которая должна бы и, связана с тем или иным органом), наблюдается относительная качественно-количественная однородность значений векторов. При этом

Рис. 20. Сечение корреляционного цилиндра (пирамиды) для разных уровней значимости коэффициента корреляции в популяции желтогорлой мыши из граб-и Д\ браны Каневского заповедника. Обозначения, как на рис. 19

Таблица 4. Сезонные изменения значений главных компонент в популяции рыжей полевки из Каневского заповедника в год ее высокой численности (1973 г.)

Главная компонента	Сезон			
	Зима	Весна	Лето	Осень
I	31,25	26,51	59,50	57,72
II	17,45	18,59	9,39	12,20
III	13,43	11,13	7,68	8,15
n	23	64	438	77



Заметить, что при рассмотрении совокупной выборки объединяются в единое целое и различные стратегии реализации эколого-физиологического состояния популяции в разные сезоны года. Подобная однородность значений векторов-вкладов могла, по-видимому, возникнуть за счет жесткой коррелированности в функционировании различных органов (систем органов) животных, составляющих популяцию, что хорошо видно на примере квадратичных индексов (см. табл. 3). Это же подтверждается и результатами корреляционного анализа абсолютных значений признаков, свидетельствующими, что почти все исследованные признаки, за исключением селезенки, образуют единую корреляционную плеяду, в достаточной мере характеризующую физиологическое состояние популяции.

Объединение в группы на плоскости первой-второй главных компонент проекций точек, соответствующих организмам, позволяет определить связи между физиологическими состояниями популяции в различные сезоны года и переходы от одного состояния к другому, т.е. вполне наглядно проследить тенденции имеющихся изменений.

Пространство физиологических возможностей популяции для совокупной выборки определяется следующими пределами значений главных компонент: по горизонтали — от -5,4 до +6,4, а по вертикали — от -3,3 до +3,1. Изменение пространства физиологических возможностей для того или иного сезона определяется лишь физиологическим состоя-

Таблица 6. Собственные значения главных компонент, выбираемая ими дисперсия (%) и значения векторов-вкладов переменных, перечисленных в табл. 5. Совокупная выборка из популяции рыжей полевки за 1973 г.

Характеристика	Главная компонента		
	1	2	3
Собственные значения	6,08	1,28	0,90
Дисперсия	55,23	11,60	8,17
$A_1$	0,38	-0,07	-0,04
$A_2$	0,29	0,05	-0,48
$A_3$	0,36	0,03	-0,23
$A_4$	0,30	-0,10	-0,14
$A_5$	0,36	-0,15	0,04
$A_6$	0,37	-0,03	-0,13
$A_7$	0,30	-0,27	0,23
$A_8$	0,21	-0,34	0,68

Таблица 7. Корреляционная матрица для совокупности исследованных признаков (обозначения, как в табл. 5). Совокупная выборка за 1973 г.

J	1	2	3	4	5	6	7
2	0,68						
3	0,83	0,68					
4	0,65	0,43	0,69				
5	0,85	0,57	0,74	0,59			
6	0,84	0,65	0,86	0,62	0,79		
7	0,68	0,43	0,54	0,49	0,68	0,59	
8	0,48	0,16	0,35	0,33	0,48	0,38	0,48

Грчс. 21. Сечение корреляционного цилиндра (пирамиды) для разных уровней значимости коэффициента корреляции в популяции полевой мыши грабовой дубравы Каневского заповедника. Обозначения, как на рис. 19

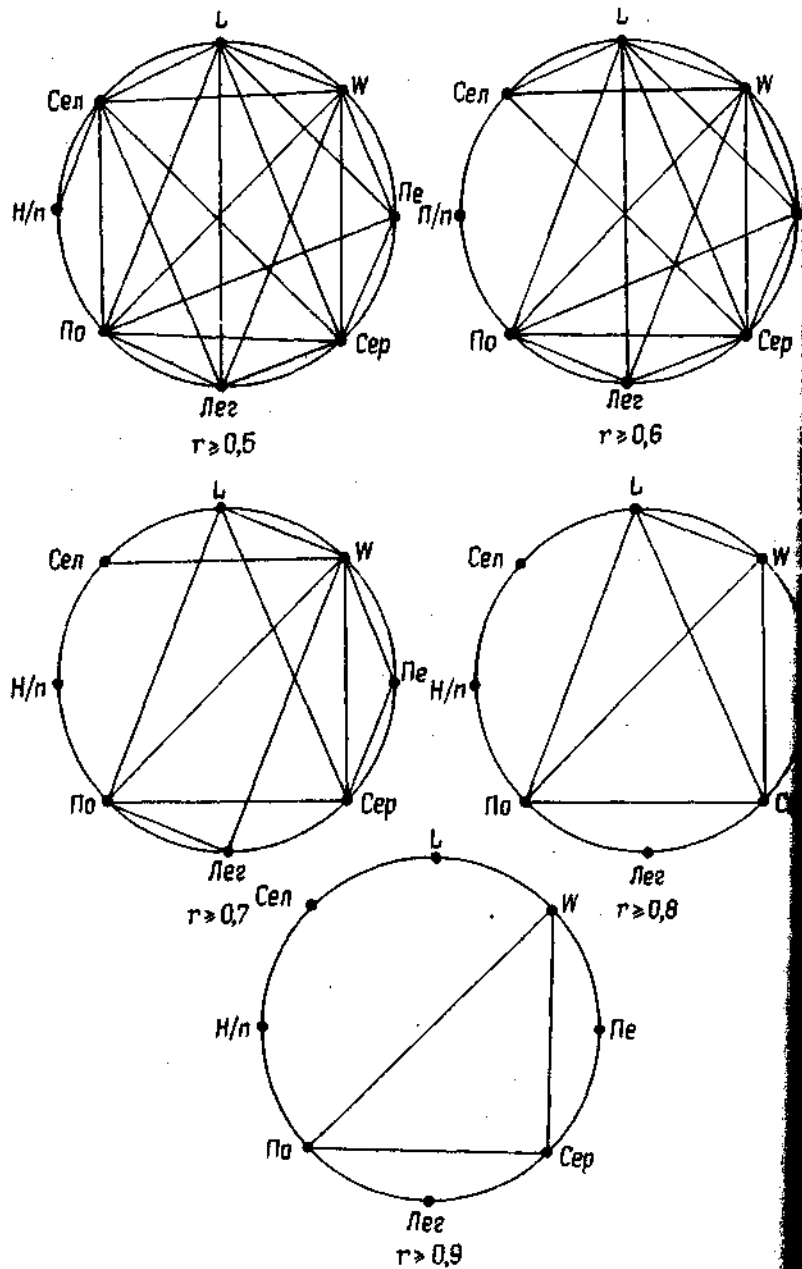


Рис. 22. Сечение корреляционного цилиндра (пирамиды) для разных уровней лжкшности коэффициента корреляции в популяции обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) из грабовой дубравы Каневского заповедника. Обозначения, как на Р»<sup>с</sup> - 19.

нием популяции, характерным для него, и не зависит от состояний в ируине сезоны. На фоне обобщенного пространства для каждого сезона пространство физиологических возможностей оказывается меньше. Лишь в летнее время оно существенно приближается к обобщенному

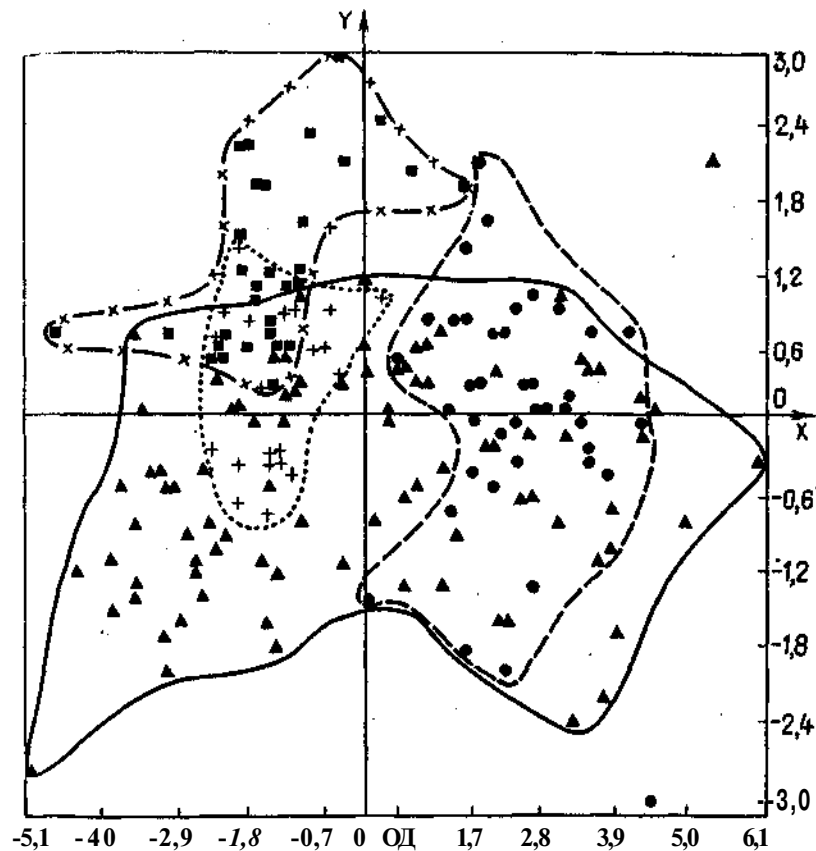


Рис. 23. Структура пространства физиологических возможностей популяции рыжей полевки из грабовой дубравы Каневского заповедника в 1973 г. в координатах первой (X) и второй (Y) главных компонент (+ - зима, • - весна, A - лето, • - осень)

пространству физиологических возможностей. Это естественно, так как в этот период структура популяции оказывается наиболее сложной, причем популяция в это время реализует наибольшее число функций.

Т а б л и ц а 8. Сезонные изменения объемных значений пространства физиологических возможностей популяции рыжей полевки, определенные на основании величин выбираемой дисперсии и собственных значений главных компонент (ГК)

Сезон	Объем	
	по дисперсии	по собственным значениям ГК
Зима	7340,5	9,8
Весна	5471,2	7,2
Лето	4306,6	4,0
Осень	5772,0	7,0

Следует также отметить, что метод главных компонент позволяет определить обобщенное пространство физиологических возможностей популяции, а также соответствующие пространства для каждого конкретного сезона, при этом можно выяснить как совокупную, так и конкретные сезонные стратегии, реализуемые популяцией.

Закапчивая рассмотренные проблемы, необходимо подчеркнуть, что метод морфофизиологических индикаторов может обеспечить изучение энергетики популяций, если он будет включать в себя ряд исследований энергетических операций. Они охватывают корреляционный анализ выделения наиболее существенных связей, расчет индексов для наиболее важных в функциональном отношении переменных и последующий переход к квадратичным индексам, а от них - к популяционным. Использование метода главных компонент (или любого другого аналогичного ему метода многомерного анализа) позволяет не только качественно анализировать изменения, происходящие в популяции, но и оценивать их количественно.

### ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Изучение закономерностей изменчивости организмов представляет собой очень сложную проблему, так как исследователь сталкивается с различной природой этого явления, его масштабами и проявлениями. Все это требует разных методов ее выявления, а также соответствующей обработки получаемых результатов. По всем этим вопросам не существует единства взглядов. Именно это обстоятельство дает основание исключить необходимость дискуссии по всем аспектам проблемы и приступить к конструктивному ее анализу в следующих разделах.

Авторы принимают, что между изменчивостью организмов и состо-

Интересно отметить, что пространство физиологических возможностей популяции в осенний и зимний периоды смещается одну, а весной — в другую область обобщенного пространства физиологических возможностей. Это позволяет предположить, что популяция в эти сезоны не только реализует разные функции, но в ней происходят и определенные перестройки, которые можно связывать с переключением механизмов эндогенных и экзогенных регуляций.

Важным фактором окружающей среды существует определенная связь, но при этом придерживаются той точки зрения, что взаимодействие организма с окружающей средой всегда реализуется в форме целого с целым, в пределах которого вполне допустимо осуществлять рассмотрение "влияния" отдельных факторов среды на те или иные признаки организма. Поэтому следует понимать так, что изменение одного из факторов приводит к изменениям качества среды. В результате новое качество среды и пепельно упрощенном виде можно связывать с изменениями какого-либо из ее факторов, хотя, конечно, речь идет не столько о количестве проявлении самих факторов, сколько об изменениях характера и мимодействия. Поясним эту мысль следующим образом. Общеизвестно, что любое взаимодействие организма с конкретным фактором реализуется в определенном диапазоне, который называется зоной толерантности. Вероятность обнаружения организма в пределах его возможного взаимодействия с фактором среды не равновероятна — она наибольшая в зоне, которая обеспечивает оптимальное взаимодействие, и наименьшая там, где такое взаимодействие оказывается пессимальным. В результате возможности взаимодействия организма с фактором среды разрешаются в направлении реализации оптимального состояния, соответствующего условиям той среды, в которой оно осуществляется.

Оптимальное взаимодействие не приводит к минимальным затратам энергии на поддержание. Оно соответствует такому состоянию, которое позволяет максимизировать скорость преобразования энергии. Одни и те же величины, характеризующие затраты энергии организма, не свидетельствуют о характере его взаимодействия с фактором среды. Оценить это взаимодействие представляется возможным только при одновременном сопоставлении двух величин, связанных с затратами энергии и значениями самого воздействующего фактора.

Оптимум неодинаков не только для различных видов — он неодинаков для различных физиологических процессов, что приводит по мере их переключения к изменениям скорости преобразования энергии и приспособленности к той или иной среде. Последняя оказывается наименьшей тогда, когда осуществляется пессимальное взаимодействие, сопровождающееся возрастанием количества обесцененной энергии.

Одно и то же количественное выражение фактора имеет различное значение для организма и зависит от того, в сочетании с какими другими факторами он оказывает воздействие на организм (например, некоторые водные животные диаметрально противоположно реагируют на свет в щелочной и кислой средах).

В совокупности факторов каждый, который поддерживает процесс жизнедеятельности, необходим для организма. В этой связи сформулирован закон незаменимости факторов (для обеспечения процесса жизнедеятельности невозможно один фактор заменить другим). Однако в этой совокупности всегда существует некий приоритетный фактор, ко-

торый оказывает преимущественное воздействие на формирование совокупной зоны толерантности. Такой фактор определяет "узкое место" [62] во взаимодействии организма со средой. На этом основании считают, что многомерная зона толерантности максимальна в том случае, когда со всей совокупностью взаимодействующих факторов организм устанавливает оптимальное взаимодействие. В этой ситуации узким местом будет взаимодействие с тем из факторов, по отношению к которому у организма существует наименьшая зона толерантности.

В процессе изменения условий существования узкое место во взаимодействии организма со средой определяется фактором, который в наибольшей степени урезает многомерную зону толерантности. Совершенно очевидно, что для того чтобы узкое место возникло за счет изменений фактора, по отношению к которому у организма существует максимальная зона толерантности, его параметры должны очень сильно изменяться.

Однако, несмотря на все это, существует теоретическая возможность обсуждать всю проблему в более упрощенном виде, связывая многомерную зону толерантности с адаптивным диапазоном и влиянием на него изменяющихся факторов среды. Изменения реализации адаптивного диапазона можно связывать с энергетическими тратами и действием естественного отбора, который определяет возможности проявления изменчивости, оказывая воздействие на ее пределы. Последнее позволяет характеризовать величину изменчивости с помощью коэффициента вариации.

Вполне очевидно, что урезание адаптивного диапазона, обусловленное заменой узкого места, должно сопровождаться не только изменениями пределов варьирования, но и средних величин тех или иных признаков. Значит, теоретически возможно существование двух ситуаций: когда коэффициент вариации изменяется, а среднее значение остается неизменным, и когда изменение коэффициента вариации сопровождается изменением средних значений тех же признаков. Конечно, возможен и третий вариант, когда коэффициент вариации остается неизменным, а среднее значение признака подвергается изменениям. Все перечисленные выше ситуации обычно трактуются с позиций действия различных факторов отбора, хотя, как будет показано ниже, для их объяснения существуют и другие возможности.

Анализируя сезонные изменения кривых распределения обыкновенных бурозубок, полевых мышей, рыжих полевок и полевок-экономок (*Microtus oeconomus*) в популяциях из окрестностей г.Киева по массе тела (рис. 24, 25; табл. 9, 10), мы столкнулись с одним довольно любопытным явлением. В популяциях мелких грызунов в осенний период и в первой половине зимы наибольшее число особей сохраняло одинаковое значение массы тела. А весной отмечается увеличение средних размеров особей в популяции. Такое изменение связано с волной

Рис. 24. Сезонные изменения кривых распределения массы тела в популяции обыкновенной бурозубки (за ряд лет):  
i IV, X, XII - месяцы

торного роста. Только тогда анализ уже давал возможность сделать предположение, что сдвиг средних значений массы тела в пределах популяции может определенным образом свидетельствовать о природе указанного явления.

Анализ кривой распределения обыкновенных бурозубок по массе тела еще убедительнее свидетельствовал в пользу такого предположения, так как

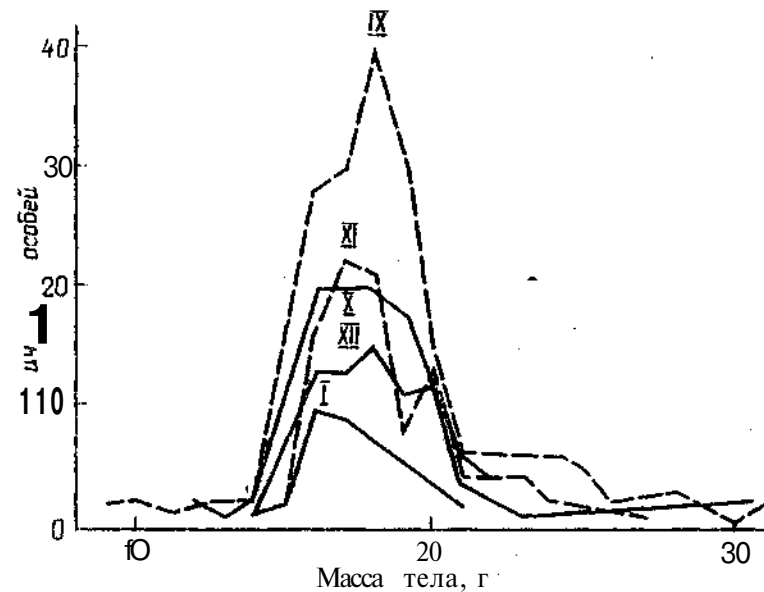
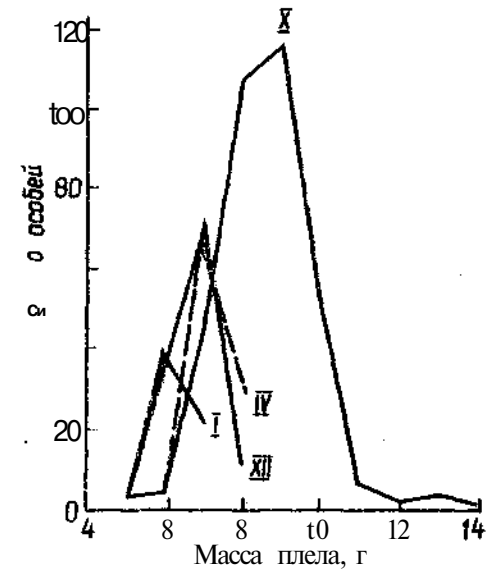


Рис. 25. Сезонные изменения кривых распределения массы тела в популяции полевой мыши:  
IX, X, XI, XII - месяцы

Таблица 9. Сезонные изменения средних величин и коэффициента вариации массы тела (г) в популяциях мелких млекопитающих из окрестностей г.Киева

Месяц	Полевая мышь			Рыжая полевка			Полевка-экономка		
	M	CV±S <sub>cv</sub>	n	M	CV±S <sub>cv</sub>	n	M	CV±S <sub>cv</sub>	n
IX	17,4	29,3±1,24	284	18,3	18,4±0,93	194	25,3	34,0±4,30	31
X	16,6	19,4±0,98	197	18,0	14,1±0,89	126	27,4	32,9±5,22	20
XI	16,4	12,4±1,43	38	17,9	7,3±0,53	95	25,2	18,4±1,47	78
XII	18,0	12,4±0,98	82	17,9	11,0±0,86	83	27,9	23,2±1,86	39
I	-	-	-	17,1	9,0±1,06	36	24,3	12,1±2,37	13
II	-	-	-	18,0	10,7±1,57	23	-	-	-
III	-	-	-	22,5	12,3±1,54	32	-	-	-
IV	28,0	21,8±2,91	28	-	-	-	-	-	-
V	26,0	17,4±3,05	16	-	-	-	-	-	-

Таблица 10. Изменения средних величин и коэффициента вариации массы тела в течение жизни обыкновенной и малой бурозубок из окрестностей г.Киева

Месяц	Бурозубка обыкновенная			Бурозубка малая		
	M	CV±S <sub>cv</sub>	n	M	CV±S <sub>cv</sub>	n
VI	7,3	10,2±0,90	64	-	-	-
VII	7,9	10,7±1,03	54	-	-	-
VIII	7,4	14,6±2,43	18	-	-	-
IX	8,2	12,8±0,75	144	3,1	10,2±1,42	26
X	8,5	11,4±0,45	323	3,2	10,0±1,03	47
XI	7,1	8,5±0,59	109	2,7	5,0±0,67	28
XII	6,8	8,0±0,48	138	2,6	6,5±0,76	36
I	6,3	6,3±0,60	57	2,5	5,2±1,30	8
II	6,5	10,8±1,30	35	-	-	-
III	9,7	13,0±1,26	53	-	-	-
IV	12,2	2,3±0,27	37	4,5	17,4±3,00	17
V	12,2	5,3±8,78	23	4,4	10,7±2,68	8
VI	12,2	11,9±1,68	25	-	-	-
IX	11,8	10,9±2,22	12	-	-	-
X	11,8	10,7±2,38	10	-	-	-

здесь отмечался сдвиг средних значений не только в весенний, но и в осенне-зимний период, когда проявляется зимняя депрессия массы тела. Правда, нельзя исключить допущение, что изменение значений средних величин не происходит в результате действия естественного отбора. Чтобы проверить подобную возможность, мы провели следующие расчеты. Особи с массой тела 7 г в исследуемой популяции обыкновенной бурозубки в октябре составляют 12,3 % общей численности зверьков, однако в ноябре их доля возрастает до 82,7 %. Для того, чтобы такой сдвиг мог произойти под давлением факторов отбора, численность популяции только за счет крупных особей должна была бы сократиться в 6,7 раза. Это представляется маловероятным (в нашем распоряжении подобных данных нет).

В декабре особи с массой тела 7 г составляют 84,5 % общей численности популяции, т.е. этот показатель остается на том же уровне, что и в октябре. Однако уже в январе в популяции численно доминируют особи с массой тела 6 г. Если в октябре эта весовая группа составляла всего 6,3 % всей популяции, то в январе на их долю приходилось 63,3 %. Для того, чтобы в популяции произошел такой сдвиг под давлением факторов отбора, численность ее в результате элиминации более крупных особей должна была бы сократиться более чем в 105 раз. Такое сокращение численности популяции представляется просто невероятным.

Приведенные данные со всей определенностью свидетельствуют, что изменения массы тела землероек-бурозубок при подготовке их к зиме происходят в результате перестройки каждой особи в пределах популяции. Из этого материала также отчетливо видно, что изменения массы тела бурозубков происходят в 2 этапа: с октября по ноябрь и с декабря по январь. Как отмечалось [104], первая волна изменений обусловлена первой перестройкой, вторая — связана с условиями зимовки. Подводя итоги рассмотренным здесь материалам, следует заключить, что сдвиг размерного оптимума, который отмечается в популяциях животных, может быть проявлением наследственно обусловленного ритма изменений данного признака. Анализ кривых размерного распределения может указать на природу этого явления.

Рассматривая изменчивость различных признаков землероек-бурозубок, средние значения которых в течение жизни закономерно изменяются (масса и длина тела, масса сердца, печени и почек, высота черепа) или остаются неизменными (кондилобазальная длина и ширина черепа, длина хвоста, задней ступни), мы смогли сопоставить характер изменчивости этих двух групп признаков и отметить ряд важных моментов. Прежде всего замечено, что параллельно с изменениями средних величин той или иного признака происходят закономерные изменения коэффициентов вариации этих признаков (см. табл. 10—14). Наиболее закономерный и четкий характер прослеживается в изменениях коэффициента вариации массы тела землероек, а поэтому в качестве основы для анализа и используется данный материал.

Как видно из табл. 11, коэффициент вариации массы тела землероек-бурозубок постепенно увеличивается от июня к октябрю, однако в дальнейшем происходит существенное уменьшение данного показателя, достигающего своего минимального значения в конце зимы. После перезимовки коэффициент вариации вновь резко возрастает (март, апрель), а в начале лета опять снижается. Сравнивая изменения коэффициента вариации с изменениями абсолютных значений данного признака, следует отметить, что до мая оба показателя находятся в прямой зависимости, однако уже в мае и в течение всего лета эта связь становится обратной.

Сопоставляя полученные нами результаты с материалами других

Т а б л и ц а 11. Изменения средних величин и коэффициента вариации массы тела в течение жизни обыкновенной бурозубки в двух популяциях (по материнскому г.Шубарта [277])

Месяц	Обыкновенная бурозубка					
	популяция 1			популяция 2		
	<i>M</i>	<i>CV±S<sub>CV</sub></i>	<i>n</i>	<i>M</i>	<i>CV±S<sub>CV</sub></i>	<i>n</i>
VII	7,6	10,1±0,92	61	7,9	14,4±1,97	27
VIII	7,6	14,7±1,44	52	7,5	16,1±2,37	23
IX	7,7	11,0±1,07	53	8,1	12,1±1,78	23
X	8,3	15,7±1,69	43	8,4	14,2±2,25	20
XI	7,0	12,7*1,31	47	6,9	11,3*1,64	24
XII	6,4	8,5±0,99	37	6,3	9,2*1,53	18
I	6,3	8,2±1,04	31	6,1	6,0*1,09	15
II	7,3	17,5*2,07	35	6,6	18,9*3,86	12
III	8,8	20,0±1,94	53	7,8	22,8*3,80	18
IV	11,1	8,1±1,05	30	-	-	-
V	11,6	9,8±1,66	14	-	-	-
VI	10,9	14,9±3,55	9	-	-	-

Т а б л и ц а 12. Изменения коэффициента вариации массы тела у прибылых обыкновенных бурозубок в двух популяциях в зависимости от уровня численности

Год	Месяц	<i>M±m</i>	<i>CV±S<sub>CV</sub></i>	<i>n</i>	Число зверьков на 100 ловушек
1959	X	7,6*0,134	8,0*1,27	20	3,9
1964	IX	8,0*0,092	8,0±0,82	48	6,1
1964	X	8,1±0,115	10,1*1,00	51	6,1
1965	X	8,8*0,084	8,0*0,68	69	7,9
1965	X	8,9±0,083	9,5*0,65	108	10,4
1960	X	8,4*0,134	9,6*1,13	36	13,8
1961	IX	8,1*0,219	14,7*2,04	26	16,6

Т а б л и ц а 13. Различия в коэффициентах вариации массы тела и длины хвоста в зависимости от уровня численности в двух популяциях обыкновенной бурозубки при одновременном взятии выборок (сентябрь-октябрь 1965 г.)

Признак	Урочище	<i>M±m</i>	<i>CV±S<sub>CV</sub></i>	<i>n</i>	Число зверьков на 100 ловушек
Масса тела	Оболонь	8,8*0,073	7,6*0,58	85	7,9
	Бортнички	9,0*0,099	10,8*0,78	96	10,4
Длина хвоста	Оболонь	40,0*0,741	5,4±0,42	84	7,9
	Бортнички	34,0±0,251	6,6*0,47	100	10,4

авторов [216, 277] и подвергнув их соответствующей обработке, смогли убедиться в их высокой достоверности. Обращает на себя внимание и вполне очевидный факт, что сходные изменения коэффициента вариации массы тела протекают достаточно синхронно в географически

Т а б л и ц а 14. Изменения средних величин и коэффициента вариации концентрации холестерина в головном мозге обыкновенной бурозубки (% к сухому весу мозга) из окрестностей г.Киева

Месяц	<i>M</i>	<i>CV±S<sub>CV</sub></i>	<i>n</i>
IX	38,8	63,8*15,99	8
XI	41,2	50,8* 9,24	15
XII	81,3	9,8* 1,92	13
I	76,1	4,8±1,07	10
II	66,0	17,0* 3,78	10
IV	45,9	11,2* 2,80	8

Т а б л и ц а 15. Скорость относительного роста внутренних органов (в) общественных полевков

Месяц	Возрастная группа	Печень		Надпочечник	
		♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
Февраль	Молодые	1,062	1,114	1,247	0,535
	Полувзрослые	0,834	0,339	-0,034	1,033
	Взрослые	1,249	1,346	0,473	0,257
Апрель	Молодые	1,102	0,968	1,141	0,842
	Полувзрослые	0,981	1,114	0,554	0,800
	Взрослые	1,126	1,140	0,824	0,246
Июль	Молодые	1,105	1,079	1,356	0,808
	Полувзрослые	1,162	1,455	0,533	-0,184
	Взрослые	1,050	0,704	0,585	0,970
Октябрь	Молодые	1,144	1,023	2,139	1,029
	Полувзрослые	1,068	1,142	0,686	0,595
	Взрослые	1,095	0,967	0,326	1,222

Месяц	Возрастная группа	Почка		Сердце	
		♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
Февраль	Молодые	0,769	0,744	0,861	0,789
	Полувзрослые	0,558	1,113	0,907	0,636
	Взрослые	0,780	0,609	0,241	0,522
Апрель	Молодые	0,839	0,912	0,916	0,827
	Полувзрослые	0,543	0,553	0,585	0,894
	Взрослые	0,809	0,762	0,725	0,815
Июль	Молодые	0,745	0,814	0,880	0,774
	Полувзрослые	0,919	1,180	0,870	0,078
	Взрослые	0,559	0,956	0,668	0,058
Октябрь	Молодые	0,895	0,792	0,954	0,911
	Полувзрослые	0,952	1,046	0,763	0,736
	Взрослые	0,804	0,790	0,362	0,635



ски удаленных друг от друга популяциях землероек-бурозубок (см. табл. 13). Изменения коэффициента вариации длины тела, как и *снеб* вало ожидать, тождественны изменениям варибельности массы тела. Подобные же изменения можно отметить, анализируя изменчивость массы сердца, печени и почек.

Противоречивые результаты были получены при анализе сезонных изменений коэффициента вариации высоты черепной коробки. По нашим данным и Г.Шубарта [277], изменения коэффициента вариации этого признака не совпадают с картиной изменений варьирования массы тела. В то же время обработка материалов А.Денеля [216] позволила выявить однонаправленность изменений варьирования этих признаков.

Рассмотрение коэффициента вариации кондилобазальной длины черепа, длины хвоста и задней ступни, т.е. признаков, средние величины которых закономерно не изменяются в течение года в одной популяции, не позволило установить каких-либо закономерных изменений.

Анализируя изменения коэффициента вариации и средних значений массы тела некоторых видов мелких млекопитающих (полевая мышь, рыжая полевка и полевка-экономка) в одном биоценозе, удается отметить закономерные изменения диапазона изменчивости в течение осеннего, зимнего и весеннего сезонов (см. табл. 9). Картина оказывается почти тождественной той, которую мы наблюдаем у землероек-бурозубок: осенью коэффициент вариации очень велик, к зиме он уменьшается и вновь возрастает к весне (табл. 10).

Однако изменения средних величин массы тела грызунов в этот отрезок времени имеют существенные отличия по сравнению с землеройками. У трех рассматриваемых видов в период с сентября по декабрь средняя масса тела особей в популяции остается почти неизменной и лишь в январе несколько уменьшается. В весенние месяцы данный показатель существенно увеличивается. Такое специфическое изменение средних величин свидетельствует о том, что причины изменения коэффициента вариации массы тела, очевидно, иные, чем у землероек-бурозубок. Эти отличия, естественно, могли пролить свет и на природу сезонных изменений массы тела землероек, а поэтому их объяснение представлялось нам чрезвычайно перспективным.

Указанные особенности, свойственные грызунам, стали понятны благодаря исследованиям В.Г.Оленева [114]. При изучении возрастной структуры популяций полевой мыши и некоторых других видов мелких грызунов ему удалось показать, что перезимовавшие зверьки овечивают, как правило, первую волну размножения. В дальнейшем к размножению подключаются прибылые зверьки первой, второй и третьей генераций. К середине лета размножение идет почти исключительно за счет животных текущего года рождения, поскольку перезимовавшие зверьки к этому времени из популяции исчезают. В конце сезона размножения популяции полевых мышей оказываются на 100 % состоящими из грызунов текущего года рождения. Однако зверьки различны

раций, в первую очередь принимавшие участие в размножении (3-я и часть 4-й), оказываются в физиологическом отношении незначительными тем, которые появляются в популяции последними (4-я и 5-я).

Таким образом, высокая степень изменчивости массы тела мелких грызунов в сентябре и октябре обусловлена чрезвычайно сложной феноменической (физиологической) разнородностью популяций. При этом температурного фактора к нижней границе зоны нормальной жизнедеятельности организма зверьки, характеризующиеся высоким уровнем метаболизма, элиминируют, что обуславливает большую однородность популяции по фенотипу. В дальнейшем (в январе, апреле и мае) изменения коэффициента вариации и средних величин массы тела, очевидно, обуславливаются теми же причинами, что и в популяциях землероек-бурозубок. Однако следует заметить, что изменения средних значений массы тела у мелких грызунов в январе не столь существенны, как это характерно для землероек.

Итак, можно предполагать, что сужение диапазона изменчивости массы тела с сентября по декабрь у мелких грызунов обусловлено элиминацией зверьков, характеризующихся высокими показателями обмена. А поэтому природа изменений коэффициента вариации массы тела здесь иная, чем у землероек-бурозубок. Это дает возможность объяснить и причины, которые обусловили такую сложную перестройку землероек-бурозубок при подготовке их к зиме. Таковой могла явиться необычайно простая возрастная структура их популяций. Это определяется не тем, что популяции землероек в осенний период состоят исключительно из зверьков одной генерации, а тем простым фактом, что даже прибылые зверьки первых генераций, как правило, не принимают участия в размножении в год своего рождения (все самцы и большинство самок).

Таким образом, к концу сезона размножения (в сентябре—октябре) когда в популяции землероек-бурозубок исчезают перезимовавшие зверьки, она становится в большей степени мономорфной по своим физиологическим показателям по сравнению с рассмотренными нами популяциями мелких грызунов. Именно эта особенность структуры популяции землероек не позволяет зверькам использовать только популяционные механизмы регуляции, а требует осуществлять перестройку на индивидуальном уровне. Для того чтобы избежать конкуренции из-за пищи, особенно жесткой в зимний период, становится выгодным идти по пути снижения индивидуального уровня обмена за счет уменьшения массы тела каждым зверьком. Это позволяет сократить абсолютную потребность в пище не только отдельной особи, но и популяции в целом.

Значительная физиологическая разнокачественность популяций мелких грызунов в конце генеративного периода обуславливает отсутствие необходимости уменьшения массы тела каждой особью при подготовке их к зиме, поскольку в связи с элиминацией преимущественно

зверьков первых генераций, характеризующихся значительными размерами и большим потреблением пищи в абсолютных показателях, происходит снижение биомассы популяции, а значит, и ее энергообмен. Следовательно, уменьшение общей биомассы популяции к зиме у этих грызунов связано с закономерным сокращением их численности.

В настоящее время установлено, что закономерные изменения средних величин массы и длины тела, массы внутренних органов коррелируют с сезонными изменениями температуры воздуха. Границы ареалов различных видов определяются изотермами января. Географическая изменчивость высоты и ширины черепа, массы тела, кондиллобазальной длины черепа, длины хвоста и задней ступни зависит от климатической температуры [125, 126]. Все это дало возможность искать причины изменений коэффициента вариации в течение года в одной популяции в связи с изменениями температуры среды.

Исследованиями М.Гембчинского было показано, что у обыкновенной бурозубки зона предпочитаемых температур лежит в пределах от Ю до 15 °С, летом же - от 15 до 20° [228]. Поскольку эти материалы характеризуют температурный оптимум зверьков в состоянии покоя, естественно предполагать, что в активной фазе он будет значительно ниже. Поэтому мы позволили себе для наших дальнейших построений использовать лишь значение нижнего лимита зоны предпочитаемых температур.

Рассматривая сезонные изменения температуры воздуха в окрестностях г.Киев, можно легко заметить, что в летний период среднемесячные температуры имеют значения выше оптимального для данного вида, в зимний - значительно ниже. Весной и осенью среднемесячные температуры оказываются достаточно близкими к зоне предпочитаемых для этого вида температур. Важно отметить, что диапазон рассматриваемого фактора среды существенно не меняется по сезонам. Проанализировав характер изменений температуры воздуха относительно зоны температур, предпочитаемых данным видом, можно предположить, что понижение температуры воздуха с июня по октябрь приводит к наибольшему сближению средних значений температуры воздуха и предпочитаемых популяцией температур, а это значит, что адаптивный диапазон, или зона нормальной жизнедеятельности данной популяции, будет в наибольшей степени отвечать дисперсии крайних значений этого фактора среды. Дальнейшее снижение температуры воздуха с ноября по февраль, приводящее к установлению среднемесячных температур ниже оптимального для данной популяции уровня, обуславливает значительное несоответствие крайних значений зоны нормальной жизнедеятельности и температурного фактора. Последнее, естественно, должно приводить к изменению степени варьирования признаков, зависящих от этого фактора.

Увеличение среднемесячных температур весной вновь приводит к сближению крайних значений действующего фактора и зоны нор-

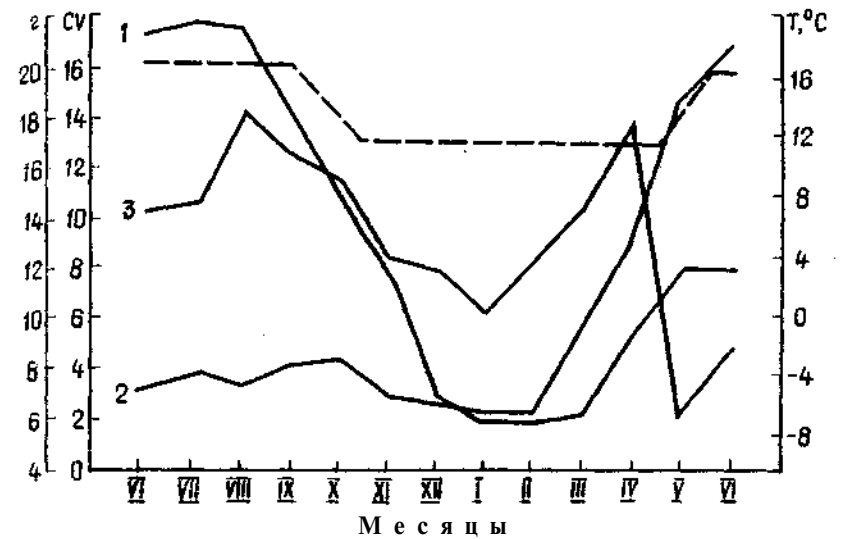


Рис. 26. Связь сезонных изменений массы тела (2, г), коэффициента вариации массы тела (3, CV) обыкновенной бурозубки с температурой воздуха (I, °C). Пунктирной линией показан температурный оптимум

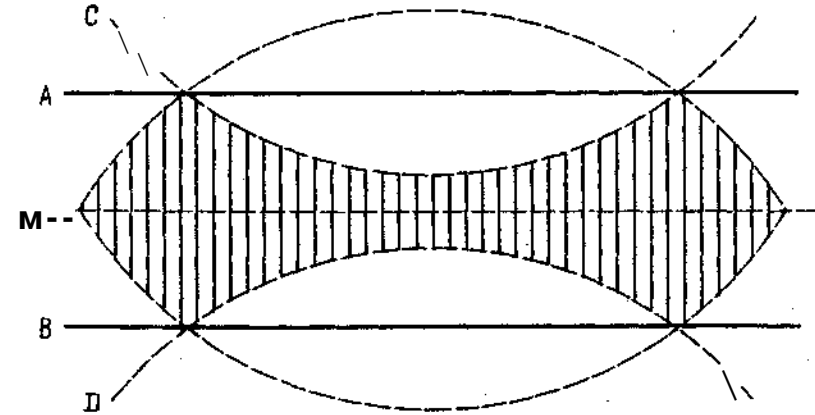


Рис. 27. Схема изменения фенотипической изменчивости в популяции при сдвиге фактора внешней среды в пределах адаптивной зоны:

*A* - верхняя граница, *B* - нижняя граница адаптивной зоны, *C* - *D* - диапазон изменений действующего фактора; вертикальные линии показывают изменение коэффициента вариации, *M* - среднее значение признака

маьшой жизнедеятельности популяции, что вызывает повышение вариабельности соответствующих признаков и их средних значений. Однако дальнейший рост температуры среды в летние месяцы приводит

\* Установлению выше оптимального для данной популяции значения

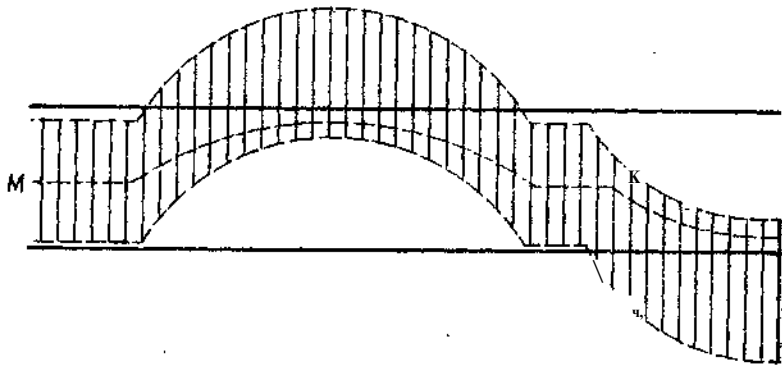


Рис. 28. Схема изменения фенотипической изменчивости в популяции при изменении ее численности. Обозначения, как на рис. 27; прерывистыми линиями обозначен диапазон изменений воздействующих факторов

температур, что определяет повторное уменьшение диапазона изменчивости признаков и увеличение их абсолютных значений.

Все это дает основание считать, что изменения температуры в пределах зоны нормальной жизнедеятельности оказывают опосредованные воздействия на диапазон варьирования признаков, связанного непосредственно с энергетическим обменом. Сдвиг температуры в сторону верхней или нижней границы зоны нормальной жизнедеятельности данных видов сопровождается уменьшением диапазона изменчивости. Однако в одном случае происходит уменьшение средних величин признака, а в другом — их увеличение. При максимальной реализации адаптивного диапазона изменчивость достигает наибольших значений (см. рис. 26-28).

Таким образом, рассмотренный материал позволяет отметить важные особенности, речь о которых уже шла выше. Во-первых, главным является то, что изменчивость признаков оказывается определенным образом связанной с энергетикой популяций. Правда, эта связь характерна для таких признаков, которые выступают в качестве морфологических индикаторов, т.е. определенным образом отражают интенсивность обмена животных. Она проявляется таким образом, что сокращение потребления энергии сопровождается резким снижением коэффициента вариации этих признаков. Во-вторых, удалось обнаружить наличие двух различных стратегий. Первая сводится к тому, что каждая особь в популяции снижает собственную массу тела, что в итоге приводит к уменьшению диапазона изменчивости. Вторая реализуется благодаря упрощению возрастной структуры популяции, что также ведет к уменьшению диапазона варьирования ряда признаков. Первую стратегию можно назвать индивидуальной, хотя ее реализация обеспечивает также и популяционный эффект, вторую — популяционной. Различия между ними проявляются также и в том, что в процессе реализации

индивидуальной страши максимальные значения коэффициента вариации отмечаются весной и осенью, когда многомерная зона тодерантности оказывается наиболее широкой. При реализации популяционной стратегии максимальной изменчивость отмечается тогда, когда возрастная структура популяции оказывается наиболее сложной.

Ш.И.Новоженков [112] подчеркивает, что любое биологическое явление необходимо рассматривать на всех уровнях организации. Лишь в условиях можно соблюсти принцип системности. Изменчивость как материальная основа эволюционного процесса, не составляет исключения из этого правила. На организменном уровне она представлена различными типами мутаций, на популяционном уровне — полиморфизмом. Подобно тому как эти два уровня не изолированы друг от друга, так и оба типа изменчивости имеют переходную форму. Такой переходной формой является рекомбинативная изменчивость, возникающая в результате полового процесса, а также включающая разные способы транссексуального переноса генетической информации; сыгравшие существенную роль в эволюции прокариот.

А.С.Северцов [130] показал, что в некоторых случаях внутривидовое разнообразие может быть причиной эволюционной стабильности. В данном случае под эволюционной стабильностью (стазисом) понимается способность видов и/или внутривидовых группировок существовать неопределенно долгое время, не меняя своего фенотипического облика. Продолжительность стазиса колеблется от десятков тысяч до миллионов лет. Генетические процессы, приводящие к прогрессивной эволюции, т.е. к выработке новых адаптаций, при таком подходе несут существенные. Поддержанию стазиса способствует стабилизирующий отбор, равновесие векторов движущего отбора и внутривидовое разнообразие. Фенотипическая изменчивость обеспечивает существование видов и внутривидовых группировок в определенном диапазоне условий среды. Чем шире изменчивость, тем шире сбалансированный полиморфизм, тем больше экоэлементов, рас и других компонентов включается, тем выше его экологическая устойчивость и менее вероятно возникновение новых адаптаций. На изменение условий вид отвечает увеличением численности уже существующих вариантов, адаптированных (или преадаптированных) к происходящим изменениям, и сокращением численности остальных. После прекращения действия фактора утраченная изменчивость и/или морфы полиморфизма восстанавливаются, что дополнительно повышает эволюционную стабильность. Выработка новых приспособлений под действием движущего отбора может, по-видимому, происходить только тогда, когда существующее внутривидовое разнообразие становится недостаточным для поддержания численности группировки и тем самым ее экологической устойчивости. Таким образом, представление об изменчивости как материале эволюции и внутривидовых морфах как ее этапах, а также представление о том, что эти компоненты внутривидового разнообразия служат одной

из причин эволюционного стазиса, не противоречат, а, напротив, взаимно дополняют друг друга.

## МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ОТНОСИТЕЛЬНОГО РОСТА

Как уже отмечалось, в основу теории Ч.Дарвина легли три постулата: наследственность, изменчивость и размножение видов в геометрической прогрессии. Первые два постулата вытекали из твердо установленных фактов, а третий - представлял собой теоретический вывод и был заимствован у К.Линнея.

Постулируя геометрическую прогрессию, Ч.Дарвин, во-первых, предложил общебиологическую теоретическую концепцию, а во-вторых, пришел к выводу о существовании естественного отбора. Ведь если в пределах реальных биологических систем геометрическая прогрессия не выполняется, то должна существовать какая-то сила, препятствующая реализации данной тенденции. Такой силой, по мнению Ч.Дарвина, и является естественный отбор.

Выбор общебиологической теоретической концепции определил основной вывод теории Ч.Дарвина: признаки, повышающие приспособленность, если они наследуются, накапливаются из поколения в поколение, что в современном толковании приводит к постепенным изменениям генетического состава популяции. Такие постепенные изменения и составляют содержание филетической эволюции, цель которой - максимальная приспособленность, а движущая сила — естественный отбор.

Таким образом, Ч.Дарвин показал, что теория непрерывных изменений может служить в качестве общебиологической теоретической концепции. Ее сутью следует считать то, что определенные биологические параметры имеют тенденцию непрерывно увеличивать свои значения во времени, а сам ход этих изменений может быть описан степенным уравнением.

Количественные исследования биологических явлений, казалось бы, подтверждали справедливость такого выбора. Правда, в них произошла одна замена: вместо времени в основу всех рассуждений были положены размеры тела, точнее, его масса, которая имеет тенденцию возрастать в процессе онтогенеза или исторического развития. Первые обсуждения такого рода были осуществлены еще до выхода исторического труда Ч.Дарвина "Происхождение видов" [25] и выразились в том, что частота ударов пульса и дыхания, продукция и потери тепла в зависимости от массы тела животных могут быть описаны уравнением типа

$$y = ax^b \quad \text{при } 0 < b < 1.$$

Таким образом, было показано, что количественные изменения определенных биологических параметров могут быть описаны степенными уравнениями определенного вида, отличающимися от тех, в основе которых лежит геометрическая прогрессия.

Первое теоретическое обоснование этого факта получил почти 100 лет спустя, когда Дж. Геккель [235] сформулировал закон гетерогонии (иначе закон неравномерного, или "аллометрического", роста), являющийся частным случаем закона "гетеронормного" роста И.И.Шмальгаузена [176]. Он заключается в том, что различные константы роста отдельных частей организма животного при увеличении его размеров приводят к изменению пропорций тела. Несомненно, что пропорции тела животных зависят как от скорости роста всего организма, так и от скорости роста каждой системы и органа. А так как в одно и то же время темп роста различных органов будет неодинаковым в зависимости от значений их функций в жизненных процессах в разные периоды онтогенеза [81, 150], то изучение относительного роста важнейших внутренних органов, служащих индикаторами физиологического состояния животных, представляет большой интерес для выяснения функционального значения того или иного органа (систем органов) в разные периоды жизни животных.

И.И.Шмальгаузен при определении понятия "рост" указывал, что "... рост живых существ состоит в увеличении массы активных частей организма, при котором количество свободной энергии организма возрастает" [177, с. 8]. Мерой общего количества свободной энергии организма может служить масса тела, которая, в свою очередь, является обобщающей характеристикой составляющих ее переменных. Важнейшим же показателем взаимодействия этих переменных является скорость роста. А так как в процессе роста формируются пропорции тела, то скорость роста и пропорции тела оказываются взаимозависимыми. Последнее крайне важно, так как позволяет по характеру роста отдельных органов или систем органов животных судить об энергетических тратах организма в тот или иной период онтогенеза.

Эволюционные преобразования хода онтогенеза осуществляются различными способами. Каждый из них характеризуется своими особенностями и определенной ролью в эволюции животных. Среди этих способов видную роль играют изменения темпов индивидуального развития, частным случаем которых являются гетерохронии, хорошо известные еще со времен Э.Геккеля (см. [43]). Б.Ренш (цит. по [43]) отмечал, что большинство филогенетических изменений формы происходит путем изменения темпа онтогенетического развития отдельных органов и структур, т.е. с помощью гетерохроний. Поэтому изучение гетерохронии в ходе онтогенеза по классификации С.В.Емельянова [42, 43] является одним из аспектов решения проблемы темпов индивидуального развития животных, исследование которой имеет большое значение как для теории эволюции, так и для практических целей [273].

При изучении относительного роста органов обычно используется, как мы отмечали, степенное уравнение

$$y = ax^b.$$

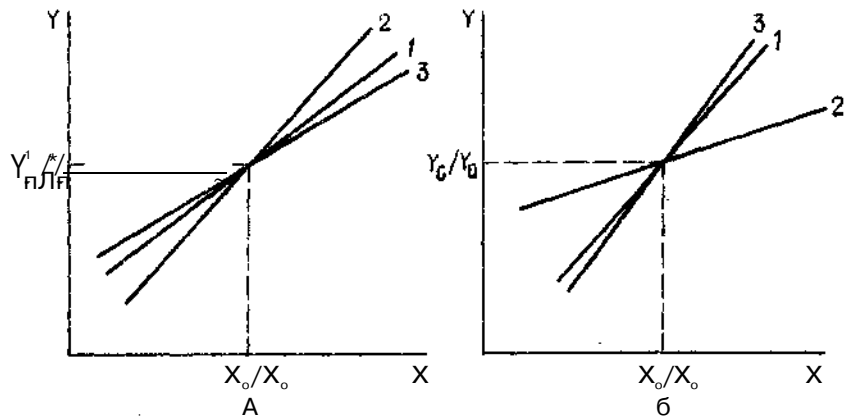


Рис. 29. Скорость относительного роста почек (А) и печени (Б) самцов общественной полевки разных возрастных групп в феврале 1973 г.: 1-3 - возрастные группы

Показатель степени (аллометрический экспонент) указывает на соотношение темпов роста органов и целого организма. Если аллометрический экспонент  $> 1$ , то наблюдается положительная аллометрия (орган растет быстрее тела), если он  $< 1$  — имеет место отрицательная аллометрия (орган растет медленнее тела).

В связи с тем, что наибольший интерес представляют возрастные особенности энергетико-организмов, целесообразно проводить анализ относительного роста в пределах возрастных групп животных. А так как рост того или иного органа в возрастных группах близок к прямолинейному, то при исследовании скорости относительного роста органов в этих группах можно пользоваться уравнением прямолинейной регрессии  $Y = BX + A$ .

При использовании уравнения прямолинейной регрессии, а также в последующем анализе относительного роста различных количественных признаков, в том числе и разных органов, значительно различающихся по массе, возникают трудности, связанные с размерностью. Поэтому необходим переход к каким-либо безразмерным характеристикам. Обычно это делается логарифмированием. Мы использовали метод, заключающийся в рассмотрении биологических систем через собственную систему координат [87]. В основе его лежит тот факт, что любая биосистема может быть рассмотрена не в обычной, а в собственной системе координат, т.е. относительно своей пространственно-временной оси (оптимума). При этом преобразование исходных значений признаков биологических систем (нормирование их) можно осуществить с помощью среднего арифметического значения того или иного признака, выступающего в роли нормирующего целителя [34]. В результате такого метода анализа все прямые, характеризующие темпы относительного

роста количественных признаков в безразмерной системе координат, проходят через одну и ту же точку, где пересекаются все анализируемые прямые. Это дает возможность одновременно рассматривать СКОРОСТЬ относительного роста различных признаков в разных возрастных группах (рис. 29). Некоторые особенности перехода к безразмерной системе координат рассмотрены в Приложении 3.

В качестве примера рассмотрим материалы изучения относительного роста некоторых внутренних органов общественных полевок (*Microtus socialis*), отловленных во все сезоны 1973 г. в заповедной степи Астана. Проведенный анализ показал, что для самцов и самок каждой возрастной группы в разные сезоны характерен свой темп относительного роста внутренних органов (табл. 15). При этом скорость относительного роста органов полевок в различных возрастных группах значительно меняется. Так, например, возрастные изменения относительного роста почек самцов (см. рис. 29) заключаются в резком возрастании темпа роста во второй возрастной группе по сравнению с первой и минимальной скоростью в третьей группе. При этом в первой и третьей группах наблюдается отрицательная аллометрия почек, тогда как во второй — положительная. Для печени характерна несколько иная картина. У самцов первой возрастной группы наблюдается положительная аллометрия, во второй группе скорость относительного роста печени резко снижается и наблюдается отрицательная аллометрия, наконец, в третьей — темп роста печени значительно превосходит темп роста тела (см. рис. 29). Следовательно, изменения размеров внутренних органов в различных возрастных группах происходят неравномерно.

Еще И.И.Шмальгаузен [177-179] показал, что процесс роста состоит из сменяющихся периодов собственно роста и дифференцировки, причем периоды усиленной дифференцировки совпадают с периодами депрессии роста. На неравномерность роста органов указывал и С.Я.Кашанский [61]. В дальнейшем многими исследователями было показано, что темп относительного роста различных признаков может сильно варьировать у животных разного пола, различных возрастных групп или сезонных генераций [23, 32, 34, 35, 53, 59, 173, 190-192, 195, 225, 242 и др.].

Проанализировав результаты наших исследований (см. табл. 15), можно сделать вывод, что неравномерность темпа относительного роста органов при переходе в старшую возрастную группу заключается в разнонаправленном изменении в сторону уменьшения или увеличения значений показателя скорости относительного роста. При этом, как можно заметить, во многих случаях не наблюдается непрерывное возрастание или убывание скорости относительного роста при переходе в старшие возрастные группы (см. рис. 30). Последнее свидетельствует о том, что не всегда при изучении относительного роста у полицикли-

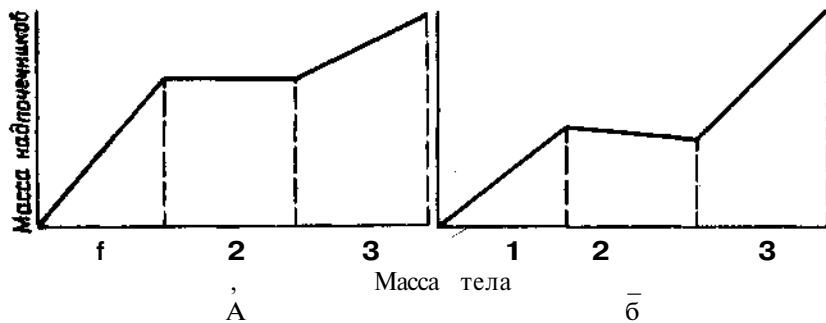


Рис. 30. Скорость относительного роста надпочечников общественной полевки разных возрастных групп в различные сезоны 1973 г.:

А — самки, февраль; Б — самцы, июль; 1—3 — возрастные группы

ческих видов млекопитающих целесообразно (возможно) применение степенного уравнения.

Известно, что об энергетических затратах биосистемы или ее элементов можно судить по весовым показателям [105]. Поэтому изменение скорости относительного роста различных органов в разных возрастных группах (см. табл. 15) можно объяснить наличием механизмов, регулирующих распределение энергии и вещества между органами [33, 34]. На возможность существования таких механизмов указывали Р.Боккар и Б.Дюмон [191] при изучении относительного роста мускулатуры гнягят.

Средние арифметические значения показателя скорости относительного роста, вычисленные для животных всех возрастных групп в каждый сезон исследований (табл. 16), указывают на положительную аллометрию печени (исключение составляют лишь самцы в зимний период) и отрицательную аллометрию надпочечников, почек и сердца (за исключением надпочечников самок осенью). Исключения связаны со значительным снижением скорости относительного роста печени полувзрослых самцов в феврале и с высоким темпом относительного роста надпочечников молодых самок в октябре (см. табл. 15), что, несомненно, влечет за собой изменение значений среднего арифметического показателя скорости относительного роста этих органов.

Интересно рассмотреть возрастные особенности относительного роста органов без учета сезонов. Средние арифметические значения показателя скорости относительного роста в различных возрастных группах дня всех сезонов исследований (табл. 17) указывают, что печень характеризуется высоким относительным ростом во всех возрастных группах с некоторым снижением темпа роста у полувзрослых, однако во всех случаях наблюдается положительная аллометрия. Темп относительного роста надпочечников максимален у молодых полевок и снижается с возрастом, хотя у взрослых особей по сравнению с полувзрослыми он несколько выше. Лишь у самок нерпой возрастной груп-

Таблица 16. Сезонные особенности скорости относительного роста внутренних органов общественных полевок

Месяц	Среднее арифметическое скорости относительного роста ( $\bar{B}$ )									
	Печень		Надпочечник		Почка		Сердце			
	1	V9	dd	99	dd	99	66	99	j	66
У	1,048	0,933	0,562	0,608	0,702	0,822	0,670	0,649		
IV	1,070	1,074	0,840	0,629	0,730	0,742	0,742	0,845		
VII	1,106	1,079	0,825	0,531	0,741	0,983	0,806	0,303		
X	1,102	1,044	1,050	а 949	0,884	0,876	0,693	0,761		

Таблица 17. Возрастные особенности скорости относительного роста внутренних органов общественных полевок

Возрастная группа	Среднее арифметическое скорости относительного роста ( $\bar{B}$ )							
	Печень		Надпочечник		Почка		Сердце	
	99	dd	99	dd	99	dd	99	dd
Молодые	1,103	1,046	1,471	0,804	0,812	0,816	0,903	0,825
Полувзрослые	1,011	1,012	0,435	0,556	0,743	0,973	0,781	0,586
Взрослые	1,130	1,039	0,552	0,674	0,738	0,779	0,499	0,508

Таблица 18. Сезонная изменчивость скорости относительного роста внутренних органов общественных полевок

Пол	Возрастная группа	Коэффициент вариации (СК) показателя скорости относительного роста ( $B$ )				$\Sigma CV$
		Печень	Надпочечник	Почка	Сердце	
99	Молодые	2,87	30,88	8,11	4,52	46,38
	Полувзрослые	13,81	73,54	30,00	18,48	135,83
	Взрослые	7,49	38,01	16,31	46,99	108,80
	2' CV	24,17	142,43	54,42	69,99	
dd	Молодые	6,17	25,34	2,74	7,34	41,59
	Полувзрослые	46,94	94,96	29,31	60,63	231,84
	Взрослые	26,18	73,93	18,31	63,58	182,00
	Б' CV	79,29	194,23	50,36	131,55	

и наблюдается положительная аллометрия. Скорость относительного роста почек и сердца с возрастом, как правило, снижается, только у полувзрослых самцов темп роста почек несколько выше, хотя и отстает от темпа роста тела (отрицательная аллометрия).

Сезонное варьирование скоростей относительного роста внутренних органов разновозрастных полевок указывает на различный характер коррелятивных связей, который обусловлен неодинаковой скоростью роста и развития животных в разных условиях. При этом условия развития влияют таким образом, что аллометрические зависимости У сравниваемых групп оказываются различными [55, 56]. Если в каждой возрастной группе для всех сезонов вычислить коэффициент вариации

ции показателя скорости относительного роста, то получим сезонную изменчивость относительного роста органов одновозрастных животных (табл. 18). Как видно из таблицы, изменчивость в некоторых случаях довольно высокая. Последнее как раз и свидетельствует об изменении шизомерических зависимостей. После суммирования значений коэффициента вариации каждого органа во всех возрастных группах (2СК) можно заметить, что наиболее изменчив темп относительного роста надпочечников [29], степень варьирования относительного роста сердца значительно меньше. Самую низкую изменчивость имеют печень и почки. Это указывает на то, что сезонные изменения внешних условий оказывают наибольшее влияние на рост надпочечников, а на рост сердца - несколько меньшее. Более низкие значения коэффициента вариации скорости относительного роста печени и почек свидетельствуют о еще меньшем влиянии внешних условий на темп роста этих органов. Кроме того, можно заметить, что степень вариабельности скорости относительного роста большинства органов у самцов значительно выше, чем у самок. Сезонная изменчивость скорости относительного роста печени, надпочечников и почек выше у полувзрослых животных. Аддитивные значения коэффициента вариации всех изученных органов в возрастных группах (БСУ) указывают на минимальную величину вариабельности показателя скорости относительного роста у особей переднего возрастной группы. Последнее свидетельствует о более сильных коррелятивных связях у молодых полевок. При половом созревании и вступлении в размножение (грызуны второй возрастной группы) эти связи ослабевают. У взрослых полевок коррелятивные связи снова усиливаются.

Таким образом, приведенные результаты изучения относительного роста у мелких грызунов позволяют заключить, что наряду с животными, имеющими сильно выраженные коррелятивные связи, встречаются особи, у которых эти связи ослаблены. Понятно, что при всяком изменении условий существования, требующем от организма изменения уровня метаболизма, преимущество получают те особи, которые могут в минимально короткое время при небольших энергетических затратах повысить или понизить (в зависимости от ситуации) уровень обмена веществ, т.е. осуществить физиологическую перестройку организма. Совершить такую перестройку легче животным с ослабленными коррелятивными связями. Ослабление связей достигается с помощью механизмов регуляции, которые осуществляют перераспределение энергии и вещества между органами. Существование этих механизмов значительно повышает индивидуальную приспособляемость животных к действию частных факторов отбора.

Еще И.И.Шмальгаузен [180, 181] указывал, что возможность быстрой и гармоничной перестройки всей организации предполагает способность к индивидуальному приспособлению как отдельных органов к

новым функциям, так и всего организма к его новому положению в „кружающей среде“. Полная согласованность этих изменений возможна лишь на базе исторически приобретенных сложных регуляторных механизмов индивидуального развития. Существование последних позволяет организму в ходе онтогенеза ослабить влияние факторов внешней среды. Морфогенетические реакции заменяются легко обратимыми физиологическими реакциями регуляторного характера, которые включаются в действие в ответ на случайные и кратковременные изменения внешней среды.

В литературе отмечается, что изменения внешних условий влияют на пропорции тела животных [3, 54-56, 225], но не изменяют аллометрических зависимостей [55, 56, 225]. Отличия же в характере роста тела и его частей наблюдаются у животных различного генотипа [109], в связи с чем сезонные изменения аллометрических зависимостей в популяциях животных рассматриваются некоторыми исследователями [54-56, 242] как свидетельство перестройки генетической структуры популяций.

Исходя из постоянства аллометрических зависимостей при изменении внешних условий, можно предполагать, что аллометрические зависимости у разновозрастных животных, добытых в один сезон, будут постоянными. Однако, как показывает анализ литературных данных и результатов наших исследований (см. табл. 15), темп относительного роста внутренних органов в различных возрастных группах меняется. Для полициклических видов животных и, в частности, мышевидных грызунов изменение аллометрических зависимостей не может быть объяснено отличиями в генетической структуре между разными возрастными группами в один и тот же сезон исследований. Поэтому его можно рассматривать в качестве физиологических корреляций [180]. Что касается сезонного варьирования скорости относительного роста у одновозрастных полевок (см. табл. 18), то оно может служить примером проявления физиологических регуляций, хотя не исключено, что указанное явление свидетельствует о постоянной перестройке генетической структуры популяции.

Естественно, что животные одной популяции различаются не только отдельными признаками, но и характером коррелятивных связей этих признаков. Вполне закономерно поэтому, что естественный отбор действует в направлении выработки пошморфизма коррелятивных связей животных [54, 181]. Причем на различных стадиях онтогенеза направление действия отбора меняется, что находит свое отражение в "флуктуациях" коррелятивных связей животных. Если на ранних стадиях индивидуального развития корреляция между органами сильная и естественный отбор способствует выживанию особей с сильно выраженными коррелятивными связями, то в дальнейшем эти связи ослабевают (см. табл. 18). Ослабление коррелятивных связей приобретает особое значе-

ние при половом созревании и вступлении в размножение, т.е. в тот момент, когда возникает проблема сохранения вида. Кроме того, такс раскоррелированность предшествует физиологической перестройке, которая при этом может быть осуществлена в кратчайшее время и требует от животных минимальных энергозатрат. В ходе дальнейшего онтогенеза организм снова идет по пути усиления коррелятивных связей. Последнее возможно при наличии дополнительных источников энергии (достаточной степени обеспеченности кормом). При отсутствии богатой кормовой базы подобные "флуктуации" в сторону усиления коррелятивных связей после уже осуществленного их ослабления затруднены. Со сложностью восстановления сильных коррелятивных связей и в связи с этим нарушением энергетического баланса можно, по-видимому, связывать повышение элиминации среди грызунов старших возрастных групп при ухудшении внешних условий [38, 40], что наблюдается чаще всего в осенне-зимний период, т.е. в экстремальных условиях. Кроме того, поступление в организм дополнительных энергетических ресурсов затруднено.

Таким образом, теория аллометрии, устанавливающая связь между размерами биологических объектов и их элементов (под элементами понимаются отдельные состояния, органы или системы органов), в настоящее время широко известна в биологии. Первоначально теория аллометрии применялась по отношению к растущим организмам, однако в дальнейшем ее применение вышло далеко за рамки исследований процесса онтогенеза. В течение последующих 30 лет она превратилась в одну из общепризнанных концепций, нашедшую применение в самых различных разделах современной биологии.

Если говорить о сущности теории аллометрии, лежащей на поверхности, то она может быть понята из следующего. Исследователь не удовлетворяется только произведенными измерениями объектов, а пытается найти зависимость или хотя бы корреляцию между различными параметрами измерений данных объектов. При этом совершенно очевидно устанавливается связь между двумя изменяющимися параметрами, например  $x$  и  $y$ . Так, если нам известно, что  $y$  связан с  $x$  посредством некоторого уравнения, то изменение  $y$  по отношению к  $x$  происходит непрерывно, хотя скорость его изменения может возрастать или убывать. Следовательно, изменение одного биологического параметра по отношению к другому должно характеризоваться непрерывностью, а темп возрастающей или убывающей скоростью. Все это, естественно, ставит немало вопросов, так как исследование биологических объектов далеко не всегда достаточно много оснований считать, что они представляют собой в определенном смысле дискретные образования, а темп непрерывности процесса не всегда выполняется. Чтобы ответить на эти вопросы, исследователю всего требовалось понять причины возникновения самой аллометрии.

Как мы указывали, принято считать [124, 232], что теория алло-

метрии заменяет время массой тела или каким-либо другим параметром, который начинает играть роль "физиологического времени", т.е. быстрота изменения другой величины, например абсолютного метаболизма, измеряется уже не по отношению к физическому времени, а по отношению к величине, выступающей в роли "биологического времени". Рассмотрим справедливость этого утверждения.

Ранжирование значений абсолютного метаболизма по массе тела не приводит к замене физического на характерное время, но зависимость от времени здесь, безусловно, существует. Понять эту связь можно, если принять, что масса тела постоянно обновляется в процессе метаболизма. Она представляет собой нечто подобное капиталу, который находится в обращении. По мере возрастания всей массы капитала доля его, обновляющаяся в единицу физического времени, неизбежно снижается. Объясняется это просто — возрастающая масса капитала требует для своего обновления больше единиц физического времени. То же происходит и с возрастающей массой тела, что имеет своим следствием, как правило, возрастающую продолжительность жизни с увеличением размеров тела и снижающуюся интенсивность процессов метаболизма в пределах определенных уровней организации в зависимости от массы тела.

Таким образом, аллометрическая зависимость показывает, насколько должны возрастать затраты времени, чтобы обеспечить полное "обращение" массы тела. А поэтому в теории аллометрии не происходит замены физического времени характерным, напротив, рассмотрение определенных изменений в зависимости от массы тела сохраняет связь именно с физическим временем, которое течет безотносительно к чему-либо. Иными словами, аллометрические зависимости отражают лишь количественную сторону процесса и ничего не говорят о его качественной стороне. Последнее обнаруживается лишь в процессе сопоставления групп организмов, относящихся к различным уровням организации, например экзотермных и эндотермных. Из изложенного вытекают два следствия:

— теория аллометрии, основывающаяся лишь на описании количественной стороны процесса, оценивает изменения экстенсивных характеристик, а также обеспечивает рассмотрение процесса в шкале абсолютного (физического) времени;

— для рассмотрения другой стороны процесса (качественной) следует осуществить переход от физического времени к характерному, т.е. рассматривать процесс в собственной системе координат [87].

Последнее следствие связано с тем, что проявления жизни представляют собой самостоятельную сущность и не могут быть простым следствием течения физического времени. Именно на этом основании в противовес теории аллометрии и формируется теория альтернативных процессов (теория биологической регуляции) как общеприкладная



теоретическая концепция. Суть ее может быть кратко выражена следующим образом: движение (под движением здесь и далее понимается изменение одного параметра по отношению к любому другому) биологических объектов никогда не происходит непрерывно по одной координате — движение по одной координате всегда сменяется движением по другой. Простейшим примером может служить хорошо известный факт роста членистоногих, у которых линейные размеры тела увеличиваются в период линьки, а масса тела — в промежутках между линьками.

Данная теоретическая концепция получила свое обоснование при расшифровке индивидуального развития животных, когда И.И.Шмальгаузен [177-179], как указывалось, пришел к выводу, что онтогенез протекает альтернативно путем чередования более элементарных процессов роста и дифференцировки. В то же время Э.С.Бауэр [10], исходя из данной теоретической концепции, сформулировал принцип устойчивого неравновесия, который он считал основополагающим при разработке теоретической биологии. В дальнейшем А.А.Захваткин [49] установил, что в онтогенезе простейших отчетливо выделяются два процесса: трофический и локомоторный, которые соответствуют процессам роста и дифференциации, а К.Уоддингтон [152] пришел к выводу, что в процессе онтогенеза и формирования оптимального фенотипа регуляция осуществляется благодаря переключению движения в сторону одной из альтернативных систем.

Таким образом, этот краткий обзор, а также приведенные нами конкретные материалы позволяют сделать несколько важных заключений. Во-первых, движение биологических объектов никогда не происходит только по одной координате — оно всегда альтернативно, т.е. движение по одной координате всегда сменяется движением по другой. Во-вторых, способность осуществлять движение по одной из двух или более возможных координат определяет возможность выбора наилучшей координаты движения в данных конкретных условиях, т.е. позволяет регулировать тот или иной процесс. В результате главным утверждением этой концепции следует считать то, что проявления жизни представляют собой ряд дискретных состояний, которые связаны переходами. Следовательно, суть различий между теориями непрерывных и альтернативных процессов может быть представлена в следующем виде.

Теория непрерывных процессов	Теория альтернативных процессов
1. Движение в течение всего процесса осуществляется только по одной координате (рождение - смерть)	1. В течение всего процесса движение осуществляется то по одной, то по другой координате (распадается на стадии развития)
2. Движение непрерывно, хотя скорость его меняется.	2. Движение прерывно, так как распадается на ряд дискретных состояний.

3. Регуляция невозможна, так как не существует выбора.

3. Благодаря переходу из одного состояния в другое существует возможность выбора и возможность регуляции.

Теория альтернативных процессов и состояний в течение длительного времени представляла собой качественную теорию, т.е. не имела своего количественного выражения. Последнее приводило к тому, что ее никто не отрицал, но и практически не использовал. Все конкретные исследования осуществлялись в рамках теории аллометрии, получившей широкое распространение и приведшей исследователей к тупиковой ситуации. Особенно это заметно в области биоэнергетики, в частности того ее раздела, который занимается изучением энергетического обмена организмов, где в качестве центральной связи рассматривается взаимодействие метаболизма с массой тела. Это привело к тому, что данный раздел оказался просто невосприимчивым к тем новым идеям, которые начали проникать в эту область исследований. Поэтому крайне важно найти пути для перехода к количественным выражениям тех особенностей, которые содержатся в теории альтернативных процессов и состояний. Выше уже отмечалось, что для этого необходимо осуществить переход от физического времени к характерному.

Пожалуй, К.Маркс был первым, кто пришел к выводу о том, что существует три формы измерения времени. Наиболее четко эти представления изложены в его фундаментальном труде "Капитал". Так, в первом томе этого труда он отмечает: "Наряду с измерением ... времени как "величины протяженной" ... выступает измерение степени его уплотнения"<sup>2</sup>. Из этого высказывания можно заметить, что Марксово "протяженное время" есть не что иное, как абсолютное, истинное или математическое время И.Ньютона, текущее безотносительно к чему-либо. Такое время является пустым временем, которое, как отмечал К.Маркс, ничего не производит. Оно позволяет лишь ранжировать события, происходящие в окружающем нас мире. То, что время в данном случае не вступает в какие-либо каузальные отношения, позволяет устанавливать независимый порядок рассмотрения разных событий. Из этого следует, что для выявления специфики конкретного явления такое измерение времени непригодно. Например, на его основе невозможно установить, что процесс распадается на ряд устойчивых дискретных состояний, так как само "протяженное время" течет равномерно и прямолинейно. На этом основании К.Маркс и говорит о существовании другого его измерения, связанного с плотностью происходящих событий в единицу "протяженного времени". Другими словами, он отмечал, что второе измерение времени уже связано с теми или иными событиями.

<sup>2</sup> Маркс К Капитал// Маркс К., Энгельс Ф. Сочинения. - М. : Госполитиздат, 1961 - Т. 23. - С. 421.

ми, т.е. является относительным, связ иным с совершенно конкретной системой его отсчета.

О третьем измерении времени К.Маркс упоминает в третьем томе "Капитала": "Оборот промышленного капитала есть единство времени его производства и времени его обращения, поэтому он охватывает процесс производства, взятый в целом"<sup>3</sup>. Из этого высказывания следует, что время оборота промышленного капитала является понятием синтетическим, так как оно включает в себя время его производства и время его обращения (обычно измеряемое в годах), т.е. те циклы, которые совершает капитал в процессе обращения типа "товар-деньги-товар". Иными словами, время оборота промышленного капитала представляет собой единство "протяженного" и "уплотненного" времени. И здесь же К.Маркс отмечает, что для объединения этих двух форм измерения времени их показатели необходимо умножить: "Подобно тому, как один и тот же талер, совершая десять оборотов, десять раз покупает свою стоимость в виде товаров, точно так же один и тот же денежный капитал 100, оборачиваясь десять раз, десять раз покупает свою стоимость в виде товаров или реализует в общей сложности товарный капитал десятикратной стоимости = 1000"<sup>4</sup>.

Однако вернемся ко второму измерению времени, получившему название собственного или характерного времени. Собственное время системы представляет собой отношение единицы физического времени к числу однообразных событий, происшедших за данную единицу времени в пределах этой системы, т.е.

$$\tau = \frac{t}{n},$$

где  $n$  - число однообразных событий,  $t$  - единица физического времени,  $\tau$  — собственное время.

Для круга задач, которые мы будем рассматривать, примем за единичное событие изменение массы тела на величину, равную выбранным единицам измерения (1 г или 1 кг). Поэтому за единичное событие будет приниматься увеличение массы тела на один грамм или килограмм. Под числом однообразных событий в дальнейшем будет подразумеваться:

$$n = \left\lfloor \frac{\Delta m_0}{\Delta t_0} \right\rfloor,$$

где  $\Delta t_0$  - изменение массы тела на величину, равную выбранным единицам,  $\Delta m_0$  — реальное изменение массы тела за единицу физического времени.

<sup>3</sup> Маркс К. Капитал //Маркс К., Энгельс Ф. Сочинения. - М. : Госполитиздат, 1961. - Т. 25, ч. 1. - С. 332.

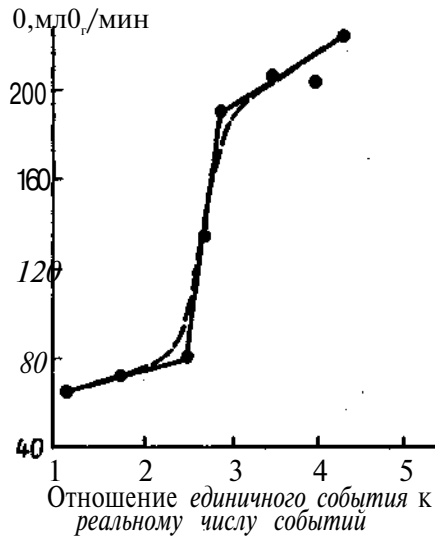
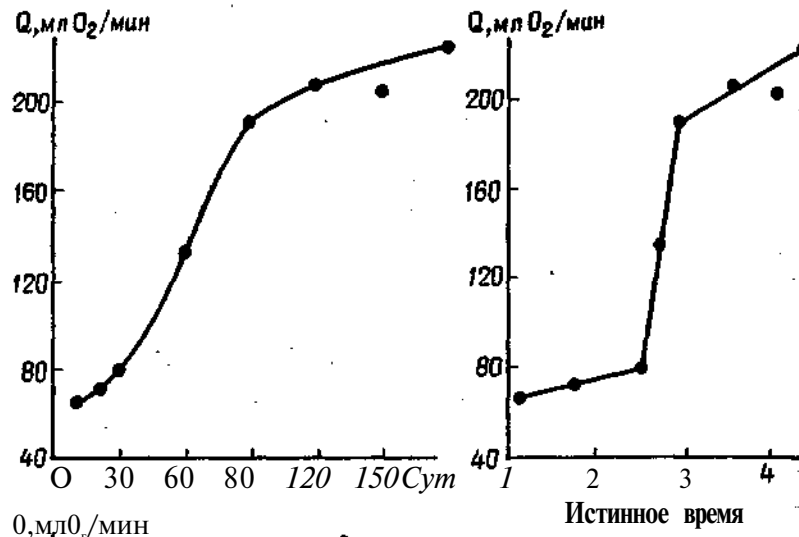
<sup>4</sup> Там же - С. 333.

При изучении изменений различных параметров в процессе роста исследователь исходит из равномерности физического времени и планирует свой эксперимент так, чтобы фиксировать интересующие его изменения через равные интервалы физического времени. Однако прирост единицы массы тела происходит таким образом, что в течение одного периода за единицу времени может и не произойти целого события, а за другую — их может произойти несколько. При этом изменения массы тела в процессе роста живых систем описываются обычно достаточно сходными S-образными кривыми. Это значит, что в единицу времени на первых этапах роста приращивается постепенно увеличивающееся число единиц массы тела (число однообразных биологических событий нарастает), однако после достижения точки перегиба на кривой  $m(t)$  скорость роста снижается и в единицу физического времени приращивается все меньшее и меньшее число единиц  $m$ . Другими словами, длительность однообразных событий в процессе роста живых систем неодинакова: на первых этапах роста она постепенно уменьшается, собственное время биологических систем течет неравномерно: на первых этапах роста ход "внутренних часов" постепенно ускоряется, на последующих — постепенно замедляется. Это дает нам право считать, что "биологическое время" является логарифмическим временем, как об этом нередко пишут.

Положив в основу эти рассуждения, мы можем рассмотреть потребление кислорода у растущих животных в шкале физического (протяженного, см. рис. 31) и собственного (уплотненного, см. рис. 32) времени. Видно, что полученные зависимости резко отличаются друг от друга, причем во втором случае эта зависимость полностью соответствует предсказаниям теории альтернативных процессов, т.е. можно выделить два дискретных состояния, которые связаны между собой переходами.

В современной физике отдельные места пространства определяются через распределение массы, т.е. различное распределение массы создает негомогенность самого пространства. Это дает нам основание рассматривать собственное биологическое пространство с учетом особенностей кривых распределения, например, массы тела организмов в пределах популяции. Хорошо известно, что мода на такой кривой распределения в первом приближении совпадает со средним геометрическим предельных значений массы тела, т.е. распределение масс здесь оказывается негомогенным. Последнее означает, что в области модального значения массы тела собственное пространство оказывается наиболее уплотненным. На основе этого можно сделать вывод, что в собственной системе пространственных координат исследуемые зависимости распадутся на дискретные состояния.

Таким образом, результаты наших исследований подтверждают выводы, сделанные ранее [87, 88]: оптимум можно определить как про-



Р И С . 31. Изменение скорости потребления кислорода ( $Q$ ) обыкновенной бурозубкой в онтогенезе абсолютное время

Р и с . 32. Изменение скорости потребления кислорода ( $Q$ ) обыкновенной бурозубкой в онтогенезе истинное время

Р и с . 33. Изменение скорости потребления кислорода ( $Q$ ) обыкновенной бурозубкой в онтогенезе собственной шкале времени. Пунктиром показана теоретическая зависимость

странственно-временную ось биосистемы; единицы собственного времени и пространства элементов биосистемы вблизи ее оптимума минимальны.

Завершая рассмотрение всей проблемы, подчеркнем следующее. Аллометрические зависимости характеризуют количественную сторону процесса и потому не дают полной информации о нем. Переход к собственной системе координат позволяет выделить ряд устойчивых (дискретных)

состояний и переходы между ними, что дает возможность получить представление о качественной стороне процесса. Понятно, что для получения полной картины процесса необходимо объединить эти две стороны, а это приведет к тому, что сам процесс окажется дискретно-непрерывным - его графическое выражение предстанет перед нами в виде S-образной зависимости или волновой функции (см. рис. 33). Это сразу меняет всю систему наших рассуждений. Например, на основе анализа аллометрических зависимостей постоянно делается вывод, что наилучшим состоянием (оптимумом) следует считать максимальное значение (конец процесса), максимальную массу тела или биомассу популяции, наибольшее потребление кислорода или самую большую массу какого-то органа. Последнее неизбежно уводит исследователя в сферу затратной идеологии, где господствуют валовые показатели. Разрушительный характер такой идеологии хорошо заметен в тех системах хозяйствования, которые были созданы на ее основе и привели к возникновению гигантомании. Экологам об этом следует помнить особо, так как сегодня от них требуются заключения по поводу строительства тех или иных сооружений, использования технологий и т.п. Чтобы делать правильные выводы и давать разумные рекомендации, необходимо анализировать явления не только в шкале "протяженного" времени, но и в собственной системе координат.

Выявление дискретных состояний позволяет отметить их разнообразие, но не дает веских оснований для выявления оптимального - каждое состояние представляется целесообразным. И только совмещение количественной и качественной сторон дают возможность охватить процесс в целом и на этой основе сделать однозначный вывод, что оптимум - это не пребывание в одном из возможных состояний, он всегда совпадает с точкой, где происходит переход из одного состояния в другое. Наглядным подтверждением этой мысли следует считать установление закономерности резервирования энергии организмом [94-96,101]. Величина запасенной энергии организма определяется частотой переходов из одного физиологического состояния в другое (например, от двигательной активности к покою), а не продолжительностью пребывания в одном из них. Несовпадение циклов (разрыв связи), определяющих процесс резервирования энергии и частоту переходов из одного физиологического состояния в другое, вызывает снижение энергетических резервов организма и может привести к летальному исходу.

МЕТОДЫ ИНТЕГРАЛЬНОЙ ОЦЕНКИ ОРГАНИЗМОВ

Осуществление важнейшей задачи научного познания - восхождение от простого к сложному - приобретает особое значение при анализе взаимодействия совокупностей организмов с совокупностью

факторов среды. Так, например, при изучении микроэволюционных процессов наибольший интерес представляют определенные тенденции изменения популяционных параметров, т.е. динамика статистических характеристик. При этом приспособленность популяции к среде обитания оценивается посредством анализа дисперсии особей по какому-либо признаку, имеющему адаптивное значение. Величина дисперсии характеризует ее изменения во времени позволяют судить о силе давления естественного отбора и его направленности. В ряде случаев удается выделить ведущие признаки, отбор по которым наиболее эффективен. Однако выделение даже небольшого числа ведущих признаков не дает гарантии, что другие признаки не подвержены действию отбора, так как все они в организме в той или иной степени скоррелированы. Последнее вызвало необходимость поиска интегральных показателей популяционной изменчивости по комплексу количественных признаков [44, 241-285, 286].

В этом направлении достигнуты определенные успехи с помощью методов многомерного анализа, что позволяет выяснять характер действия отбора на генофонд популяций и специфику его воздействия на отдельные признаки организмов, а также устанавливать степень дивергенции популяций при решении вопросов внутривидовой систематики» [45, 231, 233].

Однако в подобных исследованиях роль каждого конкретного организма не ясна, так как основное внимание уделяется анализу изменчивости по комплексу признаков для популяции в целом. Тем не менее без всесторонней оценки слагающих популяцию особей никак нельзя обойтись при изучении характера временных изменений структуры популяции. Но так как основной единицей отбора является фенотип, отдельные признаки фенотипа и соответственно генотипа особи могут быть лишь точкой приложения отбора [186], то неперемным условием для понимания микроэволюционных процессов следует считать учет структурно-функциональной организации отдельных особей.

Кроме того, необходимость оценки отдельных организмов по комплексу количественных признаков не ограничивается чисто теоретическими соображениями, а имеет огромное практическое значение. Дальнейшее развитие теории искусственного отбора, играющей ведущую роль в селекционной работе, в настоящее время трудно представить без выработки объективных критериев интегральной оценки организмов. Такие критерии могут послужить научной основой для повышения эффективности селекции, результаты которой в значительной мере будут зависеть от качества отбираемого материала. Селекционер не может ждать, пока в исследуемой совокупности организмов проявятся определенные тенденции, его задача состоит в том, чтобы путем направленного отбора и подбора селекционного материала самостоятельно определять эти тенденции,

Одним из важнейших условий успеха селекции является правильная оценка фенотипа организмов и отбор фенотипически лучших особей, который, безусловно, необходимо вести по комплексу признаков, так как односторонний отбор по очень ограниченному числу признаков нередко приводит к отрицательным последствиям [27].

В последние годы было предложено несколько подходов, призванных дать количественную оценку взаимосвязей в отдельном организме и осуществить комплексный его анализ [5, 26, 39, 46, 89, 100, 102, 103, 118, 154]. В основе этих подходов лежат разные методологические принципы и методические приемы, а поэтому возникает необходимость сопоставить их и в процессе этого сопоставления выявить тот, который наилучшим образом решает поставленную задачу. Это тем более важно, что некоторые подходы уже получили широкое применение в генетико-селекционной работе [4-6, 82].

В любой системе рассуждений содержится начальное условие, проверка которого позволяет осуществить быструю экспертизу предлагаемого подхода. Если начальное условие выбрано неверно, то все последующие рассуждения сами по себе отпадают. Традиционная для биологии система рассуждений, начало которой положил еще Ч.Дарвин, предполагает, что популяция представляет собой совокупность взаимодействующих фенотипов (генотипов), характеризующихся различной степенью приспособленности к условиям внешней среды. При этом, исходя из принципа оптимального фенотипа С.С.Шварца [169], который заключается в автотомизации развития организма, идущего по энергетически выгодному пути, следует ожидать, что наибольшее число особей в популяции имеет оптимальный фенотип. Статистическим отражением этого можно считать кривую распределения, в пределах которой модальный класс включает в себя оптимальные значения тех или иных признаков организмов. Модальное значение в пределах кривой распределения является оптимальным для данных конкретных условий. Тогда оптимальный организм можно представить себе в виде системы, в которой каждый элемент (признак) имеет значение, соответствующее модальному для данной популяции.

Приняв такую гипотезу, кажется просто обнаружить и оптимальную особь. Для этого достаточно выявить положение того или иного организма в пределах каждой кривой распределения всего комплекса исследованных признаков. По такому пути пошел Ю.П.Алтухов с соавт. [5], предложивший понятие "адаптивная норма". Предполагалось, что наиболее приспособленными в конкретных условиях являются особи, фенотипически близкие к модальным значениям по ряду важных признаков. Однако такой путь содержит в себе одну методическую сложность: при анализе достаточно большого комплекса признаков в пределах популяции невозможно найти особь, у которой все признаки соответствовали бы модальным значениям. Иными словами, абсолютно оп-

тимальной особи в популяции не существует, она представляет собой лишь абстракцию. А это означает, что в пределах популяции можно обнаружить только таких особей, которые по одним признакам имеют оптимальные значения, а по другим — отклоняющиеся от них. Но признаки у организмов неравнозначны, вследствие чего возникает вполне закономерный вопрос: отклонение от какого из оптимальных значений следует считать более существенным? Ответить на этот вопрос не просто, а потому существует лишь одна возможность — оценить взаимодействие всего комплекса изучаемых признаков. Аддитивные подходы для такой оценки не годятся вследствие неравнозначности признаков, поэтому она может быть получена только путем множественного корреляционного анализа.

Рассмотрение организмов в качестве целостных систем предполагает использование новых показателей их интегральной оценки. При одновременном рассмотрении различных количественных признаков возникают трудности, связанные с размерностью. Поэтому необходимо преобразование исходных значений, т.е. нормирование их. В качестве нормирующего делителя может быть использована любая величина, отличная от нуля (см. Приложение 4).

Показатель интегральной оценки организмов определяется следующим образом. Пусть имеется выборка из  $N$  особей, для которых исследовались  $m$  количественных признаков. Тогда данные можно представить в виде матриц.

Исходная матрица	Преобразованная матрица
$X_{11}, X_{12}, \dots, X_{1p}, \dots, X_{1m}$	$x_{11}^*, x_{12}^*, \dots, v^*, y^*$
$X_{21}, X_{22}, \dots, X_{2p}, \dots, X_{2m}$	$x_{21}^*, \tilde{y}^*, y^*, x_{2m}^*$
$\dots$	$\dots$
$X_{j1}, X_{j2}, \dots, X_{jp}, \dots, X_{jm}$	$X_{ji}^*, X_{j2}^*, \dots, X_{ji}^*, \dots, X_{jm}^*$
$\dots$	$\dots$
$X_{N1}, X_{N2}, \dots, X_{Np}, \dots, X_{Nm}$	$X_{Ni}^*, X_{N2}^*, \dots, X_{Ni}^*, \dots, X_{Nm}^*$

Затем необходимо выполнить следующие действия: 1) определить средние арифметические значения всех признаков по столбцам матрицы; 2) каждое конкретное значение признака разделить на соответствующее среднее арифметическое,  $X_{ij} = X_{ij}/M_j$ , тем самым осуществляется нормировка всех элементов матрицы, т.е. исключается размерность исследуемых признаков; 3) для каждого организма (по строкам матри-

5) Следует отметить, что среднее арифметическое значение признака не всегда является "оптимальным". В таких случаях в качестве нормирующего делителя корректнее использовать модальное значение признака, причем статистическая процедура нормировки не меняется.

При переходе к безразмерным величинам и последующем анализе дисперсии признаков с помощью коэффициента вариации в качестве нормирующего делителя целесообразно брать среднее арифметическое значение каждого признака рассматриваемого комплекса. При этом процедура нормировки не влияет на величину коэффициента вариации того или иного признака и не препятствует традиционному рассмотрению изменчивости количественных признаков (подробнее об этом см. в Приложении 4).

цы) рассчитать среднее арифметическое безразмерных значений

$$M_i^* = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m x_{ij}^* \quad (i = \overline{1, N});$$

4) для каждого организма определить коэффициент вариации признаков  $KCV_j = 100 \text{ off} M_j^*$ , где  $\text{off}$  — среднее квадратическое отклонение по всем признакам для данного организма

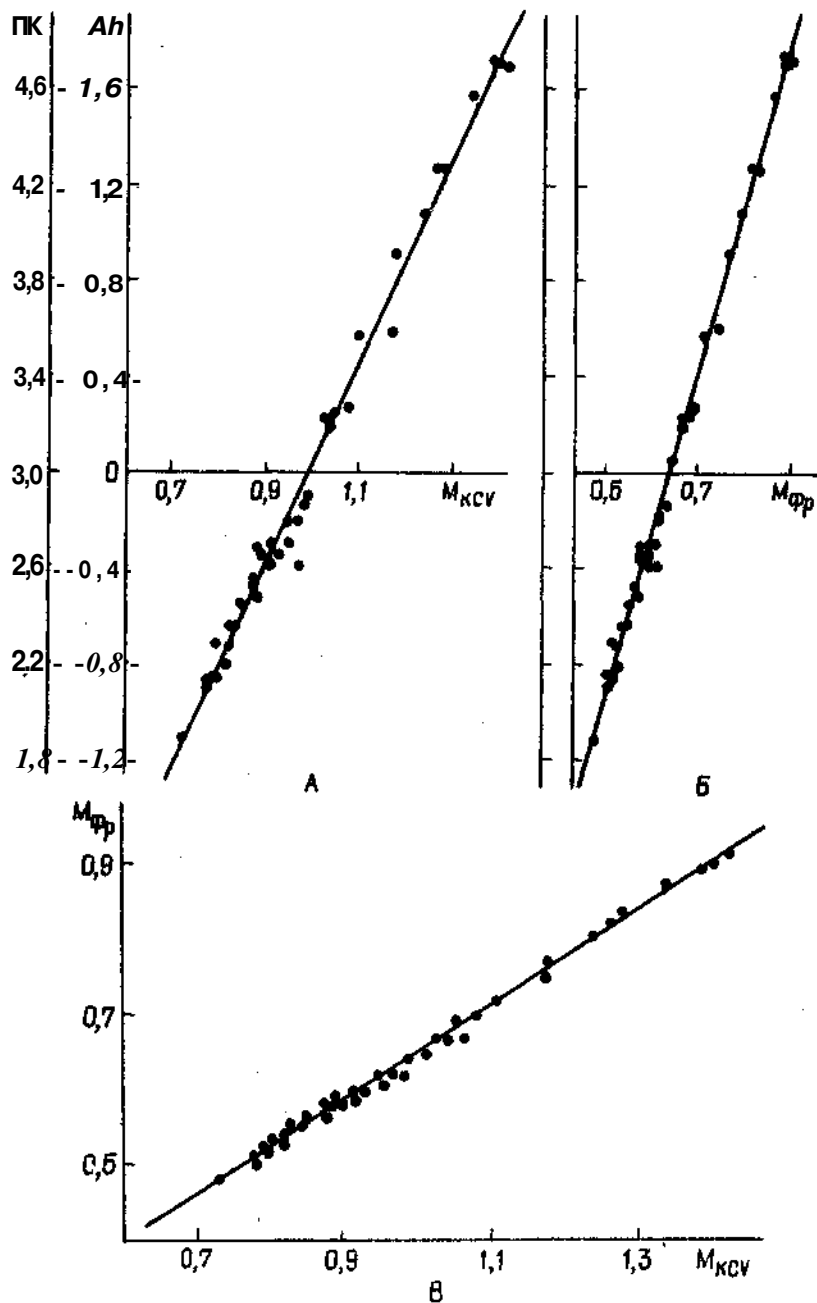
$$a^? = \left[ 2 \sum_{j=1}^m \{X_{iJ} - M_{iJ} - X\} \right]^2 \quad (i = \overline{1, N}).$$

Сходный показатель был предложен Ю.П.Фроловым [154] при сравнительном анализе темпа роста органов позвоночных для оценки диспропорций в онтогенезе. Отличительной особенностью этого показателя является то, что нормировка осуществляется не через среднее арифметическое, а через максимальное значение того или иного признака. В качестве нормирующего делителя также возможно использование минимальных значений признаков (или, как мы указывали, любой величины, отличной от нуля). Однако область применения таких показателей ограничена следующими моментами: никогда нет полной уверенности в том, что нормирующий делитель выборки является предельно возможным для генеральной совокупности; возрастает вероятность использования в качестве нормирующего делителя ненормального или патологического значения признаков.

Для вычисления показателя "адаптивная норма" [5] определяется среднее арифметическое значение каждого признака, а затем для каждого организма по всем исследованным признакам находят нормированные отклонения. Интегральная оценка организмов по комплексу количественных признаков в этом случае проводится по аддитивным значениям нормированных отклонений признаков. Подобный метод использовали Г.Д.Поляков и Н.К.Каневская, которые, для того чтобы не иметь дела с положительными и отрицательными величинами [118], к нормированным отклонениям прибавляли число 3.

Как было отмечено, вследствие неравнозначности признаков аддитивные показатели не могут использоваться для интегральной оценки организма, хотя "адаптивная норма" [5] и производные от нее [118] относятся именно к таким. Кроме того, на примере некоторых числовых рядов можно показать, что при использовании нормированного отклонения теоретически возможна неопределенность коэффициента вариации (когда ряд состоит из нормирующих делителей или когда сумма нормированных отклонений равна нулю), а применение абсолютных значений этого показателя [26] может привести к неопределенности самого нормированного отклонения (в случае равнозначного отклонения комплекса признаков от модальных значений каждого из них).

Однако этим не ограничиваются недостатки рассматриваемых показателей интегральной оценки организмов. Их лучше всего продемонстрировать на конкретном примере. С этой целью взяли выборку моло-



34. Зависимости между "адаптивной нормой" (АН), показателем Г.Д.Полякова и Н.К.Каневской (ПК) и средними арифметическими преобразованных значений признаков при расчете показателя Ю.П.Фролова ( $\Phi_p$ ) и комплексной индивидуальной изменчивости (КСУ):

$$7 \quad A_f \sim M^{\wedge} c K - PK \varepsilon = 0,992, P < 0,001; \Gamma_{\text{ПК}} = 0,001; Y_{\text{ПК}} = 6,74X - 0,001; Y = 0,63X - 0,02$$

двух одновозрастных самцов общественных полевок (*Microtus socialis*), отловленных в апреле 1973 г. в заповедной степи Аскания Нова. Исследовали массу печени, надпочечников, почек, сердца, селезенки и хрусталика глаза. Массу тела в расчетах не использовали, так как в дальнейшем она служила в качестве независимой переменной при анализе интегральных характеристик.

Как видно из изложенного выше, расчет "адаптивной нормы" (АН), показателей Г.Д.Полякова и Н.К.Каневской (ПК), Ю.П.Фролова ( $\Phi_p$ ) и КСУ подобен на этапах нормировки и определения среднего арифметического преобразованных значений. Об этом свидетельствуют близкие к единице коэффициенты корреляции между полученными на этом этапе величинами (см. рис. 34). Но в то время как для показателей АН и ПК эти величины являются конечными,  $M_{\Phi_p}$  и  $M_{КСУ}$  выступают только в качестве промежуточных при расчете соответствующих показателей.

Имеет смысл проанализировать взаимосвязь полученных величин с массой тела - обобщающей характеристикой большинства весовых количественных морфологических и морфофизиологических признаков (см. рис. 35). Из рисунка видно, что существует высокостойкая тесная корреляция между всеми рассмотренными величинами и массой тела. Последнее ставит под сомнение необходимость нахождения показателей "адаптивной нормы" и ПК путем дополнительных математических операций, так как для выявления оптимальных организмов, в понимании Ю.П.Алтухова с соавторами [5], достаточно было бы использовать массу тела. Что же касается взаимосвязи массы тела с величинами  $M_{\Phi_p}$  ИЛ/А'СУ, ТОВЭТОМ случае высокая корреляция не имеет значения вследствие того, что на данном этапе расчетов интегральная оценка организмов не проводится.

Теперь целесообразно рассмотреть зависимости между массой тела и показателями КСУ и  $\Phi_p$  (см. рис. 36). Корреляция между  $\Phi_p$  и массой тела слабая ( $\varepsilon = -0,358, p < 0,05$ ), а между КСУ и массой тела - не доказана ( $\varepsilon = -0,205, p > 0,05$ ). Это свидетельствует о том, что КСУ, по-видимому, характеризует организмы с несколько иной стороны, чем такая обобщающая характеристика, как масса тела. Следовательно, использование этого показателя позволяет получить дополнительную информацию об организме.

Для того чтобы понять суть КСУ, теоретически представим, что организм характеризуется равнозначными отклонениями изучаемого

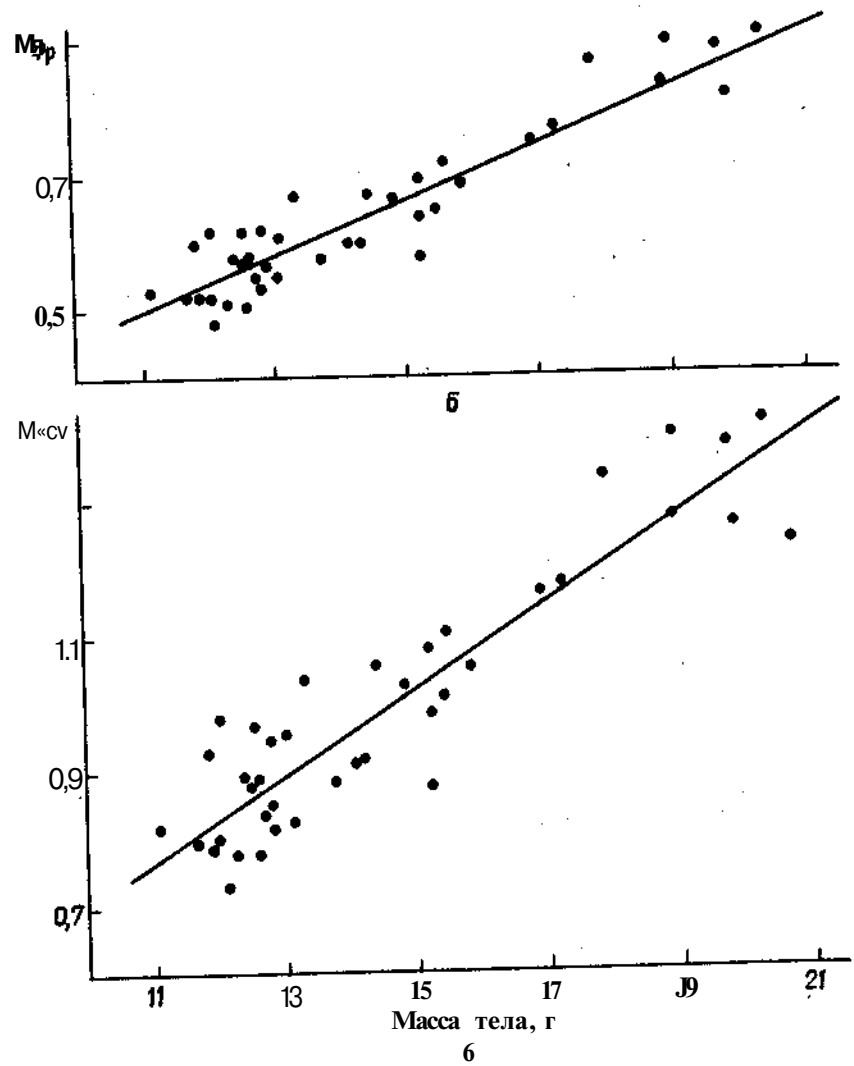
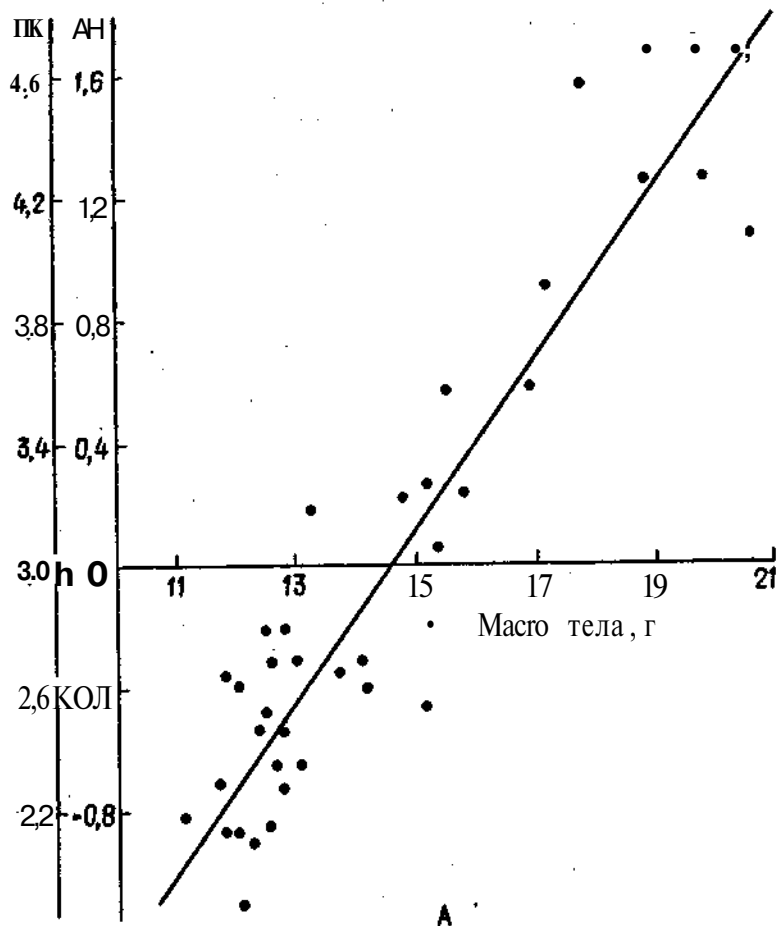


Рис. 35- Зависимости между массой тела общественных полевок ( $m$ ) и "адаптивной нормой" ( $AH$ ), показателем Г.Д.Полякова и Н.К.Каневской ( $ПК$ ), средними арифметическими преобразованных значений признаков при расчете показателя Ю.П.Фролова ( $фр$ ) и комплексной индивидуальной изменчивости ( $KCV$ ):  
 А -  $т-AH$  и  $т-ПК$ ;  $r = 0,933, P < 0,001$ ;  $Y_{AH} = 0,280^{*} - 4,07$ ;  $r_{ПК} = 0,280 \text{ ЛГ} - 1,07$ ; Б -  $т-Мф$ ;  $r = 0,928, P < 0,001$ ;  $Y = 0,041^{*} + 0,048$ ; В -  $т-M_{кcv}$ ;  $r = 0,920, P < 0,001$ ;  $Y = 0,065^{*} + 0,058$

комплекса признаков от модальных значений каждого из них. В таком случае варьирование комплекса признаков не наблюдается и данный организм является оптимальным для своего вероятностного состояния. Иными словами, независимо от положения, занимаемого организмом в пределах совокупности (на кривой распределения), он может быть П-

тимальным. Такая ситуация возможна при высокой скоррелированности исследуемого комплекса признаков организма. Тогда пропорционально развитый организм и будет оптимальным. Из этой теоретической посылки вытекает важный методологический вывод: предложенный показатель, очевидно, отражает характер множественной скоррелированности признаков организма.

Основываясь на этих рассуждениях, следует ожидать, что в преде-

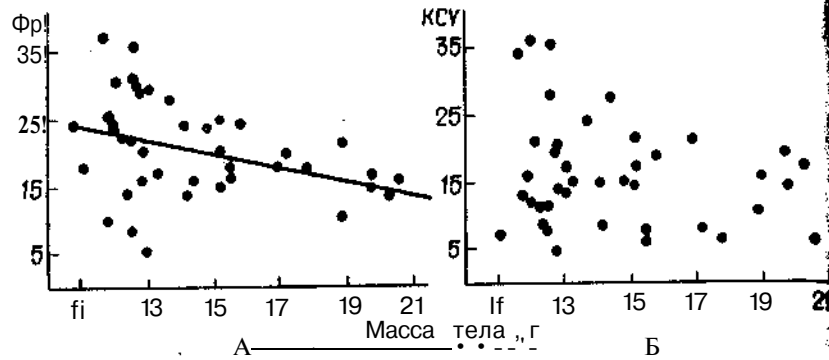


Рис. 36. Зависимости между массой тела общественных полевок (г), по данным Ю.П.Фролова (Фр) и комплексной индивидуальной изменчивостью (КСУ).  
 А -  $m$ -Фр;  $r = -0,358$ ,  $P < 0,05$ ;  $Y = -0,964x + 34,679$ ; Б -  $m$ -КСУ;  $r = -0,205$ ,  $P > 0,05$ ;  $Y = -0,602x + 24,855$

лах совокупности оптимальные (а точнее, близкие к оптимальным) организмы могут находиться не только возле модальных значений кривых распределения того или иного признака. Действительно, рассматривая на кривой распределения по массе тела рассеивание одновозрастных животных с разной степенью скоррелированности исследуемых признаков (см. рис. 37), можно заметить, что организмы с сильно выраженными коррелятивными связями встречаются не только около модальных значений массы тела, но и в других местах распределения. В то же время многие животные с ослабленными коррелятивными связями имеют оптимальную массу тела. Все это подтверждает правильность наших теоретических суждений.

Так как расчет  $KCV$  аналогичен вычислению коэффициента вариации  $CV$  предложенный показатель первоначально был назван комплексной индивидуальной изменчивостью [103], однако теперь стало ясно, что он отражает характер множественной скоррелированности признаков отдельных организмов, поэтому для него предлагается и второе название - индивидуальный корреляционный показатель ( $ICI$  - individual correlation index), которое, по всей видимости, более точно отражает его содержание. Ввиду того, что  $ICI$  указывает на степень скоррелированности комплекса количественных признаков организма независимо от их абсолютных значений, он позволяет исключить влияние изменений, связанных с ростом. Следовательно, этот показатель является динамической характеристикой (необходимо заметить, однако, что  $ICI$  не учитывает некоторой раскоррелированности признаков, возникающей вследствие различного характера их гетерономного роста в ходе онтогенеза организма).

Заслуживает отдельного рассмотрения вопрос о подборе призна-

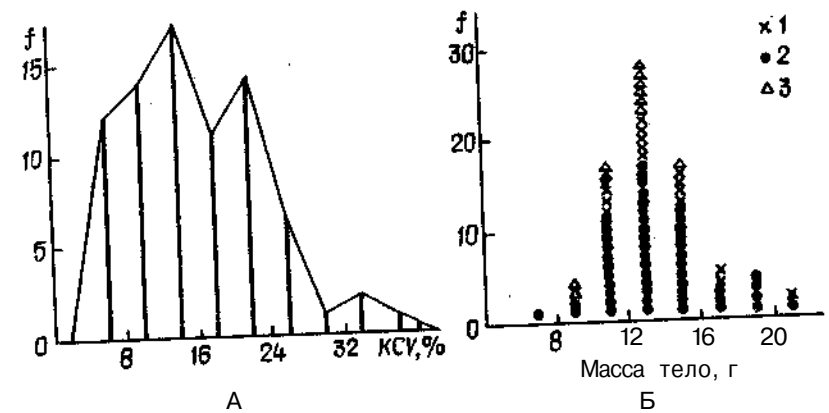


Рис. 37. Распределение молодых общественных полевок по комплексной индивидуальной изменчивости (04) и массе тела (5):

1 - животные с сильно выраженными коррелятивными связями ( $KCV < 9,2$ ); 2 - животные со значениями  $9,2 > KCV > 23,1$ ; 3 - животные со слабо выраженными коррелятивными связями ( $KCV > 23,1$ ). (Здесь и на рис 39, 40, учитывая близость распределения по  $KCV$  к логнормальному, расчет статистических характеристик проводился в логарифмической шкале. Организмы, имеющие значения меньше или больше  $KCV$  и адс1/классифицировались соответственно как сильно скоррелированные или раскоррелированные по комплексу исследуемых признаков)

ков, используемых для интегральной оценки структурно-функциональной организации особей. Основываясь на том, что характер связей между признаками является столь же важной характеристикой, как и сами характеристики отдельных признаков, Л.А.Животовский [45] считает, что важно изучать комплексы коррелирующих признаков. С другой стороны, рекомендуется использовать для этой цели по одному признаку из корреляционной плеяды [146], т.е. те признаки, корреляция между которыми минимальна.

Как указывалось, для подтверждения приведенных рассуждений использовался комплекс достаточно тесно скоррелированных признаков общественных полевок (табл. 19). Чтобы проверить, насколько совпадает общая картина дисперсии исследуемой совокупности животных по комплексу малокоррелированных признаков, были рассчитаны все возможные индексы между ними (всего 15 индексов). Затем по методу корреляционных плеяд (см. рис. 38) было отобрано 6 признаков-индексов (см. табл. 19), входящих в разные плеяды, и по ним проведена повторная интегральная оценка тех же особей. Результаты расчетов представлены на рис. 39. Как видно из рисунка, общая картина дисперсии животных по степени скоррелированности комплекса признаков-индексов на кривой распределения по массе тела имеет большое сходство с дисперсией полевок при анализе интегральной оценки по



Таблица 19. Корреляция между признаками в исследуемых комплексах

Признак	1	2	3	4	5	6
1		0,57***	а 12	-0,34**	0,25*	0,05
2	0,56***		-0,13	0,35**	0,14	-0,37***
3	0,83***	0,62***		-0,18	-0,12	0,13
4	0,87***	0,65***	0,85***		-0,25*	-0,31**
5	0,50***	0,31**	0,60***	0,56*1*		-0,08
6	0,58***	0,34**	0,53***	0,43***	0,37***	

Примечание. Под диагональю расположены коэффициенты корреляции между абсолютными значениями признаков, вверху - между индексами. Признаки: 1 - масса печени, индекс масса печени/масса почки; 2 - масса надпочечника, индекс масса печени/масса сердца; 3 - масса почки, индекс масса сердца/масса надпочечника; 4 - масса сердца, индекс масса почки/масса сердца; 5 - масса селезенки, индекс масса сердца/масса селезенки; 6 - масса хрусталика, индекс масса сердца/масса хрусталика. Уровень значимости коэффициентов корреляции: \* -  $P < 0,05$ ; \*\* -  $P < 0,01$ ; \*\*\* -  $P < 0,001$ .

комплексу скоррелированных признаков, причем корреляционный анализ показал наличие тесной связи между ними ( $r = 0,88$  при  $P < 0,001$ ).

Следует отметить, что результаты анализа исследуемой совокупности грызунов по комплексу 6 малоскоррелированных признаков-индексов в достаточной мере соответствуют результатам факторного анализа комплекса из 15 исходных признаков-индексов. Как видно из рис. 40, особи, характеризующиеся сильной скоррелированностью исследуемых в данном случае признаков, располагаются вблизи начала системы координат, образованной I, II, III и IV главными компонентами, на долю которых приходится соответственно 38,2; 29,8; 20,4 и 11,6 % изменчивости этих признаков в выборке. В то же время "раскоррелированные" особи встречаются в основном по периферии пространства рассматриваемых главных компонент.

Для анализа изменчивости организмов в совокупности по комплексу признаков был предложен показатель популяционной изменчивости —  $PCV$  [103], отражающий вариабельность организмов по степени скоррелированности комплекса признаков, в отличие от широко распространенного мнения, отождествляющего последнюю с коррелятивной связью признаков. Поэтому для него предлагается второе, как нам кажется, более правильное название — показатель коррелятивной изменчивости ( $ECV$  - exponent correlation variation). Этот показатель, на наш взгляд, может быть использован при анализе степени варьирования организмов любых совокупностей (генетическая, возрастная или половая группа, популяция, подвид, вид), т.е. является показателем групповой изменчивости.

Принципиального отличия между  $CV$  и  $ECV$  нет. Как первый, так и второй показатель оценивают степень вариабельности организмов в со-

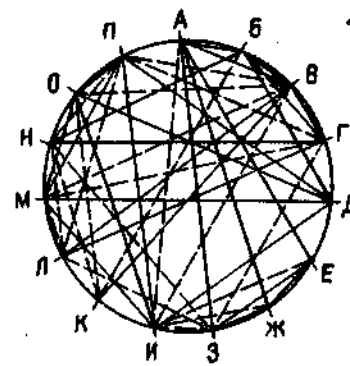
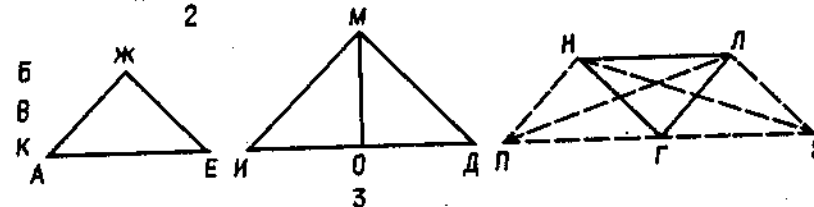
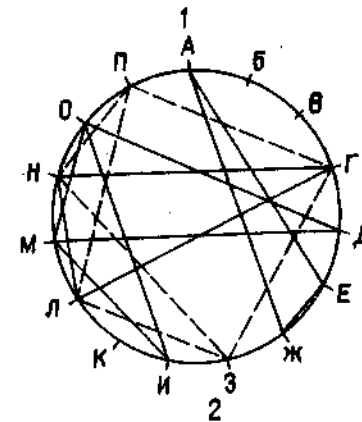


Рис. 38. Корреляционные плеяды в комплексе признаков-индексов молодых общественных полевок. Обозначения индексов:

£ - масса печени/масса почки; В - масса печени/масса сердца; Ж - масса сердца/масса надпочечника; К - масса почки/масса сердца; Н - масса сердца/масса селезенки; О - масса сердце/масса хрусталика; расшифровка других обозначений не приводится, так как они не используются при изложении материала; 1 -  $r > 0,23$ ; 2 -  $r > 0,34$ ; 3 -  $r > 0,64$



вокупности. Однако если  $CV$  оценивает степень варьирования организмов по какому-то одному признаку, то  $ECV$  отражает вариабельность организмов в совокупности как таковых, рассматривая их в качестве целостных систем с присущей им способностью к существованию и сохранению своей индивидуальности.

Предложенные показатели ( $ICI=KCV$  и  $ECV=PCV$ ) имеют ряд преимуществ перед другими, подобными им, и, несомненно, могут найти широкое применение при изучении структурных характеристик совокупностей организмов в различных отраслях биологии. Возможности применения этих показателей покажем на примерах.

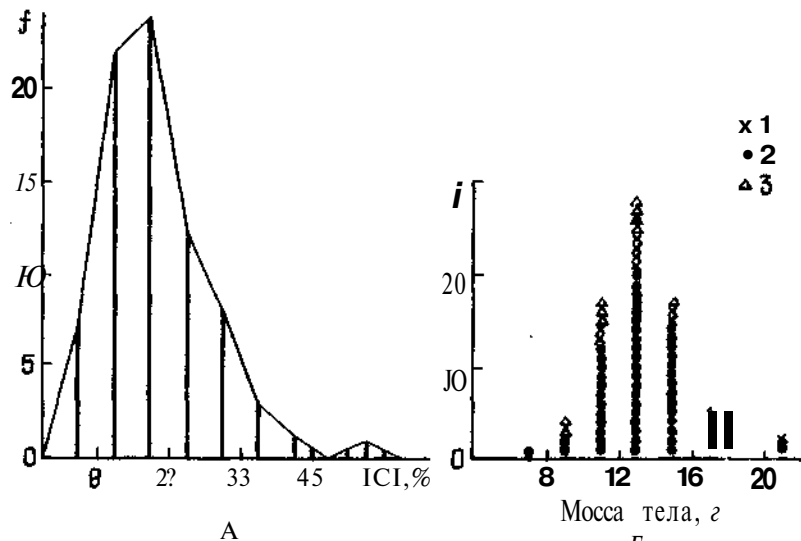


Рис. 39. Распределение молодых общественных полевок по  $\frac{B}{C}$  комплексу малокоррелированных признаков-индексов (А) и массе тела (Б):

1 - животные с сильно выраженными коррелятивными связями ( $ICI < 10,3$ ); 2 - животные со значениями  $10,3 > ICI < 27,4$ ; 3- животные со слабо выраженными коррелятивными связями ( $ICI > 27,4$ )

Как отмечено ранее, при изучении микроэволюционных процессов особое внимание необходимо уделять характеру изменения популяционных параметров во времени, что позволяет судить о силе давления естественного отбора и его направленности. Так как в ходе эволюции меняется сама система корреляций организмов [183], следует полагать, что свидетельством микроэволюционных преобразований может служить стабилизация или направленные, поддерживающиеся в течение длительного времени, изменения уровня коррелятивной изменчивости в популяции. Эти изменения не следует смешивать с флуктуациями, возникающими в результате периодических колебаний генетической структуры популяции на разных фазах динамики численности [55, 242]. Флуктуации тем не менее представляют большой интерес в плане изучения особенностей приспособления живых организмов к условиям внешней среды и познания механизмов динамики популяций.

Так, например, при сравнении молодых одновозрастных самцов по комплексу скоррелированных признаков (см. табл. 19) на разных фазах динамики численности популяции общественной полевки заповедной степи Аскания Нова было установлено, что фаза спада численности грызунов (1975 г.) сопровождалась достоверным увеличением средне-

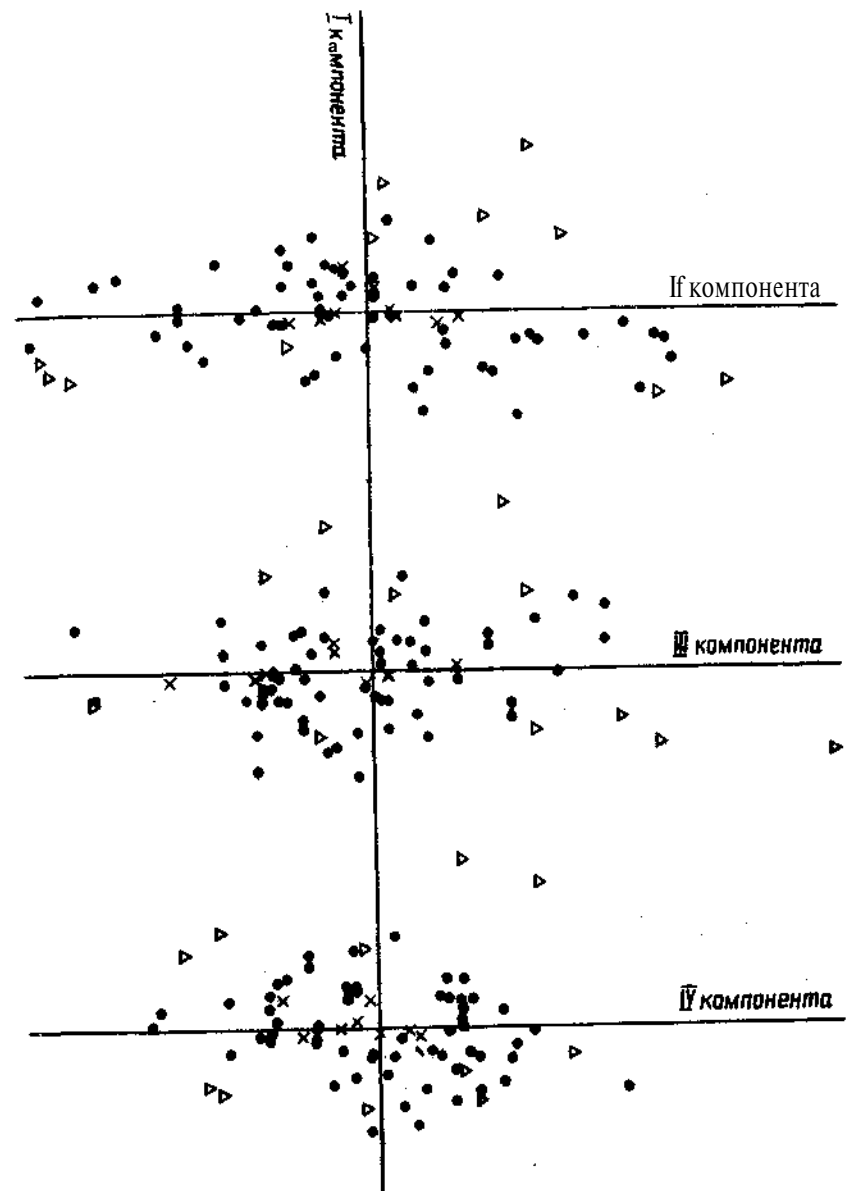


Рис. 40. Распределение молодых общественных полевок с разными значениями индивидуальных корреляционных показателей в поле главных компонент (обозначения, как на рис. 39)

го значения индивидуального корреляционного показателя ( $M/c$ ) по сравнению с 1973 г. (пик). При этом несколько снизился и показатель коррелятивной изменчивости ( $ECV$ ). Это может свидетельствовать о том, что на разных фазах популяционной динамики направление действия отбора резко менялось. В год пика численности преимущество получали животные с сильно выраженными коррелятивными связями, чем свидетельствуют низкие значения  $ICI$ , в год спада - с ослабленными коррелятивными связями. (Здесь следует отметить, что с целью исключения влияния сезонных отличий в характере коррелятивных связей сравнивались животные, отловленные в весенний период).

Такой характер изменения направления отбора можно связать с наблюдавшимся значительным снижением фитомассы заповедной степи и, естественно, ухудшением обеспеченности животных кормом. В этих условиях наиболее приспособленными оказываются те особи, которые могут в кратчайшее время изменить уровень обмена веществ, т.е. осуществить физиологическую перестройку организма. Совершить такую перестройку легче животным с ослабленными коррелятивными связями [35]. В дальнейшем на фазе роста численности популяции (1977 г.) наблюдалось значительное (в 1,5 раза) повышение вариабельности  $ICI$ . Такое резкое увеличение показателя коррелятивной изменчивости ( $JECV$ ) при практически неизменном по сравнению с 1975 г.  $M/c$  позволяет сделать вывод об ослаблении давления естественного отбора и увеличении полиморфизма коррелятивных связей животных [54, 180, 181].

В качестве примера микроэволюционных преобразований может служить дивергенция популяций, которая, возможно, прямо связана с изменчивостью количественных признаков [240]. Степень дивергенции не всегда можно выявить путем анализа изменчивости отдельных количественных признаков в популяциях, однако при изучении комплекса признаков вероятность установления популяционных различий возрастает. Так, например, с помощью индивидуального корреляционного показателя комплекса из 25 мерных признаков 3 видов клещей фито-сейд Л.М.Залозной удалось обнаружить 2 дивергирующие формы у одного из исследованных видов [39]. На рис. 41 приведены результаты, полученные при анализе индивидуального корреляционного показателя комплекса из 7 меристических признаков в разных популяциях обыкновенной бурозубки, что позволило установить степень дивергенции популяций, обитающих в разных регионах Украины.

Актуальность проблемы дифференциации-близких видов мелких млекопитающих или видов-двойников в зоне симпатрии связана с тем, что в ряде случаев диагностические признаки могут быть изучены только в лабораторных условиях. В этой связи возникает проблема поиска таких критериев, которые позволяли бы дифференцировать особей, относящихся к разным видам, на массовом материале, не прибегая к тру-

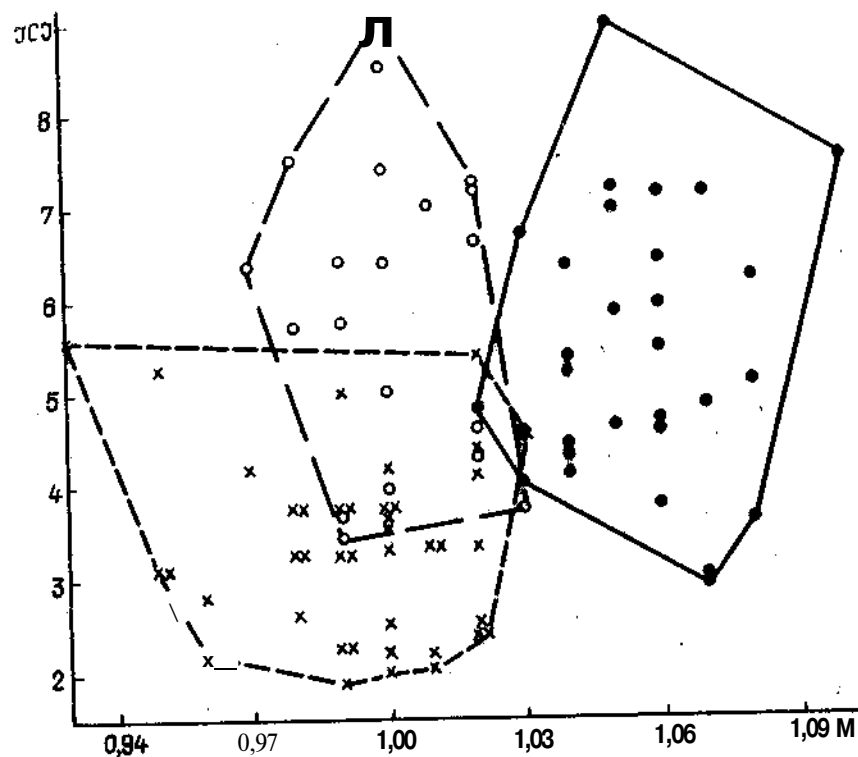
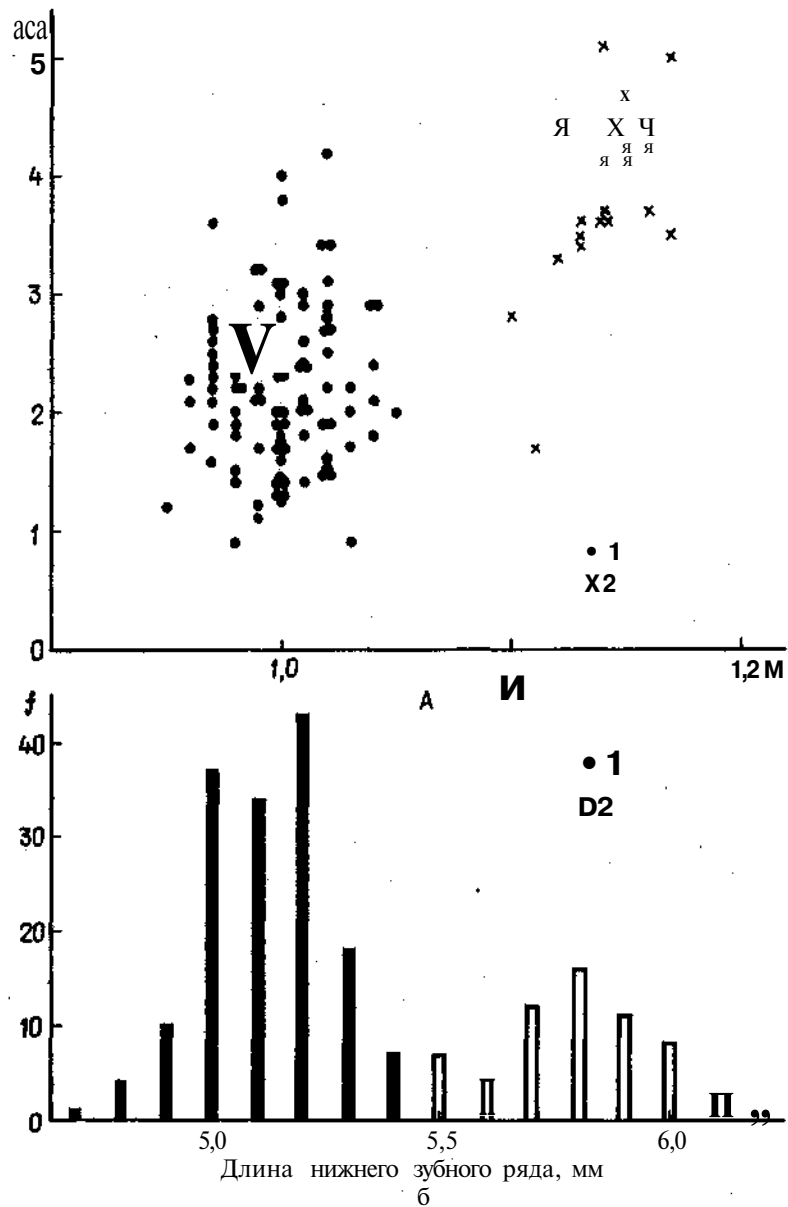


Рис. 41. Размещение различных популяций обыкновенной бурозубки в поле значений  $M - ICI$ , где  $M$  - среднее арифметическое безразмерных значений признаков,  $ICI$  - индивидуальный корреляционный показатель:

o - популяция из Черкасской обл., • - популяция из Закарпатья, x - популяция из Херсонской обл.

доемким методам. В этом плане использование комплекса количественных морфологических признаков может дать положительные результаты. Для примера используем данные анализа видовой диагностики малой и белобрюхой белоzubок, обитающих в заповедной степи Аскания Нова. Были отобраны 11 краниометрических признаков, которые либо уже использовались другими авторами для диагностики этих двух видов, либо, по нашему мнению, могли иметь диагностическое значение. Несмотря на имевшую место трансгрессию по каждому из исследованных признаков, характер распределения безразмерной средней ( $M$ ) комплекса из 11 признаков имел четко выраженный hiatus, позволивший выделить из совокупности животных, относящихся к разным видам (см. рис. 42).



Р И С. 42. А - размещение разных видов белозубок в поле значений  $M-ICI$  (обозначения, как на рис. 41); Б - распределение белозубок тех же видов по длине нижнего зубного ряда; / - *Crocidura suaveolens*, 2 - *C. leucodon*

Отбор играет ведущую роль не только в процессах видообразования. Велико его значение и в селекционной работе. Однако если микроэволюционные преобразования в популяциях происходят в результате действия естественного отбора, то в селекции центральное место занимает искусственный отбор, причем методический с заранее рассчитанной целевой установкой [27]. При этом возникают проблемы выбора признаков для интегральной оценки организмов и отбора фенотипически лучших особей.

Здесь следует подчеркнуть, что в селекционной работе качественный состав анализируемого комплекса признаков должен зависеть от фазы самой работы. На начальных этапах, когда ставится задача отобрать особей, имеющих уклоняющиеся (рекордные) показатели, внимание исследователя должно прежде всего привлекать "раскоррелированные" особи, являющиеся наиболее ценным селекционным материалом для дальнейшей работы, при этом предпочтение следует отдавать исследованию комплекса некоррелированных или мало коррелированных признаков. В первую очередь должны отбираться особи с высокими значениями индивидуального корреляционного показателя  $C/I$ , раскоррелированность которых обусловлена максимальными значениями хозяйственно важных (или тесно скоррелированных с ними) признаков. Таким образом, предлагаемый путь анализа предполагает возврат к рассмотрению единичных признаков отдельных особей после проведенной оценки исследуемой совокупности организмов по комплексу

признаков. После отбора селекционного материала с желательными признаками необходимо закрепление их в потомстве. В этом случае речь идет о создании чистых линий, в которых оценку особей следует проводить по комплексу скоррелированных признаков. Выбраковке на этом этапе должны подвергаться организмы, сильно уклоняющиеся от модального класса распределения по индивидуальному корреляционному показателю  $ICI$ , хотя в некоторых случаях они могут иметь достаточно высокие значения отдельных хозяйственно важных признаков. Последнее связано с принципами "оптимизирующей селекции", имеющей важное значение для сохранения ценных свойств популяции, стабилизации их генетической структуры и повышения устойчивости к разнообразным флуктуациям как внешней, так и внутренней среды [4].

Развиваемые нами принципы селекции согласуются с высказываемыми в последнее время положениями о необходимости оптимального сочетания направленного и нормализующего (модального) отбора в селекционной работе [45].

Особо следует остановиться на вопросе анализа исходной совокупности организмов для селекции. По нашему мнению, наибольшие перспективы для селекционной работы представляют те совокупности организмов, показатель коррелятивной изменчивости которых ( $ECV$ ) име-

ет самые высокие значения. В этом случае генетическая гетерогенность таких совокупностей достаточно большая, что обуславливает возможность отбора селекционного материала для дальнейшей работы, направленной на создание чистых линий с высокими хозяйственно важными показателями. В случаях, когда *ЕСV* исходных совокупностей организмов низок, т.е. имеет место их генетическая гомогенность, а хозяйственно важные показатели нас не удовлетворяют, вопрос о проведении селекционной работы может ставиться только с учетом возможности привлечения необходимого материала со стороны. Что касается совокупностей, характеризующихся высокими значениями хозяйственно важных признаков (в большинстве случаев они представлены чистыми линиями), то здесь селекционная работа заключается в стабилизации низких значений показателя коррелятивной изменчивости.

#### СЕЗОННЫЕ РИТМЫ И ИХ РЕГУЛЯЦИЯ

Сезонный ритм представляет собой периодическое явление, охватывающее значительные интервалы времени, часто сопоставимые с индивидуальной продолжительностью жизни и продолжительностью жизни отдельных генераций. Сезонный ритм так же, как годичный и вековой, представляет собой групповое (популяционное) явление, которое необходимо связывать с периодичностью в функционировании естественных экосистем. В общем плане сезонные ритмы в жизни животных необходимо рассматривать в связи с периодическими изменениями продуктивности естественных экосистем — они представляют собой целесообразную реакцию на эти изменения. Под целесообразной реакцией понимаются такие изменения различных переменных, которые в конечном итоге обеспечивают более низкий уровень смертности в сравнении с такими ситуациями, когда бы эти переменные оставались неизменными, а условия существования менялись. Преимущество подобных ритмов заключается и в том, что они способствуют большей стабилизации внутренней среды экосистемы.

Нестабильная внутренняя среда экосистемы способствует проявлению выраженного сезонного ритма у теплокровных животных. Хорошо известна периодичность, наблюдаемая у млекопитающих в запасании пищи, образовании жировых резервов, включении физической и химической терморегуляций, пространственных перемещениях и даже в угнетении жизнедеятельности, которые отмечаются в нестабильных условиях. Напротив, в предельно стабильных условиях, которыми характеризуется биота влажного тропического леса, сезонный (групповой) ритм не выражен, и здесь важнейшую роль начинают играть индивидуальные ритмы. Поэтому анализ ритмов позволяет часто отвечать на вопрос о месте происхождения того или иного вида. Например, для человека не характерна групповая цикличность в функционировании репродуктивной системы, что с достаточным основанием можно связывать с его тропическим происхождением. Отсутствие такого ритма обеспечивает стабильную во времени продуктивность популяции, что является основой стабильного во времени функционирования естественной экосистемы.

Сезонный ритм представляет собой сложное явление, так как часто изменения могут быть прослежены по большому числу переменных. Изменение каждой конкретной переменной характеризуется многоцелевым назначением. Образно говоря, изменение конкретных переменных позволяет, по крайней мере, "убить двух зайцев". Например, накопление холестерина в головном мозге обыкновенных бурозубок, отмечаемое у них при подготовке к зиме, позволяет, с одной стороны, изменить характер проницаемости клеточных мембран, а с другой — использовать высвобождающиеся триглицериды и фосфолипиды для поддержания энергетического баланса. Такое многоцелевое назначение меняющихся параметров обеспечивает оптимизацию самих процессов перестроек и достаточно высокую их лабильность, т.е. возможность решения одной и той же задачи разными путями.

Несмотря на многопараметрическое проявление сезонного ритма и многоцелевое назначение меняющихся переменных, конечные результаты оказываются удивительно однообразными: обеспечение выживания популяций и более стабильное функционирование экосистемы, в состав которой они входят. Это однообразие позволяет использовать и универсальный метод описания, основанный на вещественно-энергетических представлениях, что, конечно, не исключает возможности применения таких методов, которые основаны на использовании теории информации.

Четко выраженный сезонный ритм представляет собой типично альтернативный процесс, характеризующийся поочередным включением экзогенных и эндогенных механизмов регуляции. Под экзогенным механизмом регуляции необходимо понимать целесообразные изменения, адекватные воздействию фактору. Например, изменение позы у собаки во время сна под воздействием смены температуры окружающей среды, приводящее к изменению соотношения между массой тела и площадью поверхности, следует рассматривать как экзогенный механизм регуляции. Уже только за счет этих изменений животное может осуществить регуляцию расхода тепла в данных конкретных температурных условиях.

Эндогенная регуляция представляет собой неадекватное изменение с точки зрения воздействующего фактора. Например, изменение продолжительности светового дня, включающее механизмы подкожного жира накопления и вызывающее изменение густоты шерстного покрова, следует рассматривать как проявление типично эндогенного механизма регуляции. Другой особенностью эндогенного ритма следует считать то, что изменения на высших уровнях интеграции (организации) фенотипа совпадают по времени с изменениями на более низких уровнях, что вызывает перестройку многих систем или всего организма. Например, депрессия массы тела, которая отмечается у землероек-бурозубок при подготовке их к зиме, сопровождается депрессивными изменениями

определенных морфологических структур, массы внутренних органов, подавлением функционирования желез внешней и внутренней секреции, изменением густоты длины шерстного покрова, характера жира накопления, содержания воды в тканях, интенсивности энергообмена и др. При включении экзогенных механизмов регуляции на нижних "этажах" фенотипической организации отмечаются лишь количественные изменения, например более высокие или низкие показатели удельной теплопродукции (см.

рис. 43).

Сигналы, выполняющие роль триггеров (запускающие процесс), включающие экзогенные и эндогенные механизмы регуляции, характеризуются различной энергетической и информационной ценностью. Температура, количество доступной пищи и некоторые другие факторы, обычно запускающие механизмы экзогенной регуляции, характеризуются для популяции высокой энергетической ценностью. Напротив, скорость изменения продолжительности светового фактора, которая обычно запускает эндогенную регуляцию, характеризуется для ищущих животных минимальной энергетической ценностью, однако информативная ценность такого сигнала очень велика. Высокая информативная ценность простого сигнала свидетельствует о существовании адекватной структуры, обеспечивающей правильную расшифровку данного сигнала. Чтобы сделать эту мысль более понятной, напомним, что простые сигналы сами по себе не вызывают слюноотделения у собаки, однако если эти сигналы в течение определенного времени подкрепляются пищей, то в дальнейшем они уже вполне самостоятельно могут вызывать процесс слюноотделения. В процессе обучения, таким образом, устанавливаются необходимые связи или формируется адекватная структура. Поэтому мы с полным основанием можем говорить, что для включения эндогенных механизмов регуляции необходимо наличие специфических структур, которые обеспечивают правильную расшифровку поступающего сигнала. Формирование таких структур, очевидно, осуществляется в процессе онтогенеза и скоррелировано с гетерончм

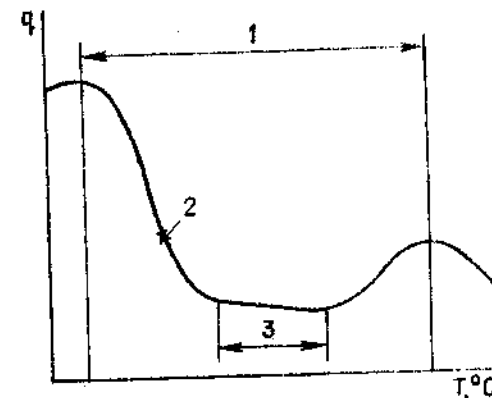


Рис. 43. Обобщенная кривая зависимости удельного метаболизма ( $y$ ) обыкновенной бурозубки от температуры воздуха:

1 - пределы нормальной активности, 2 - предпочитаемая температура, 3 - зона нейтральная, или критическая, зона

ным ростом отдельных систем и органов. Другими словами, вклад отдельных систем и органов в формирование необходимых структур оказывается разновременным. В пользу этого свидетельствует, например, тот факт, что депрессивные изменения в черепе и головном мозге у бурозубок начинают проявляться задолго до депрессивных изменений тела. Как известно, рост самого черепа у млекопитающих также завершается раньше, чем рост тела. Это дает основание предполагать, что различные системы и органы обеспечивают готовность всей системы к переходу по достижении определенных стадий своего формирования.

Формирование системы для адекватного восприятия простого сигнала создает существенные трудности для часто используемых объяснений природы сезонных ритмов. Например, можно часто слышать о том, что включение миграционного инстинкта или каких-либо других сезонных проявлений обуславливается ходом внутренних часов. Однако такое объяснение безосновательно, если учесть, что майские и сентябрьские генерации землероек-бурозубок осуществляют перестройку к зиме почти одновременно, во всяком случае временной разрыв в этой перестройке не адекватен временному разрыву в появлении самих генераций. В то же время каких-либо веских доказательств в пользу резкого ускорения хода внутренних часов у позднелетних и осенних генераций, пока не получили. Более того, существуют факты, которые косвенно указывают на замедление хода внутренних часов у этих генераций, что проявляется в снижении скорости роста. Поэтому единственное объяснение, которое мы сегодня можем принять, должно состоять в том, что ускоряющийся темп изменения продолжительности светового дня, наблюдающийся с середины лета, все в большей степени канализирует, организует процессы, направленные на достижение конечной цели, т.е. выступает в роли системообразующего фактора.

Чтобы рассмотреть конкретную реализацию сезонного ритма, необходимо вспомнить общий ход двух процессов, широко известных в экологической физиологии. В частности, изменение уровня обмена млекопитающих в зависимости от температуры окружающей среды и общий ход изменения уровня энергетического обмена по сезонам. Сопоставляя общий ход изменения температуры окружающей среды и уровня энергетического обмена в разные сезоны, можно заметить изменение характера корреляции между этими двумя процессами (положительная корреляция сменяется отрицательной). Сам по себе этот факт наталкивает на мысль, что разное восприятие изменения одного и того же фактора может быть объяснено разной организацией "реципиента", т.е. в процессе сезонной смены условий внешней среды у млекопитающих происходят какие-то перестройки.

При сравнении двух кривых на рис. 44 можно отметить, что повышение температуры окружающей среды от весны к лету приводит к снижению уровня метаболизма у млекопитающих, т.е. вызывает у них

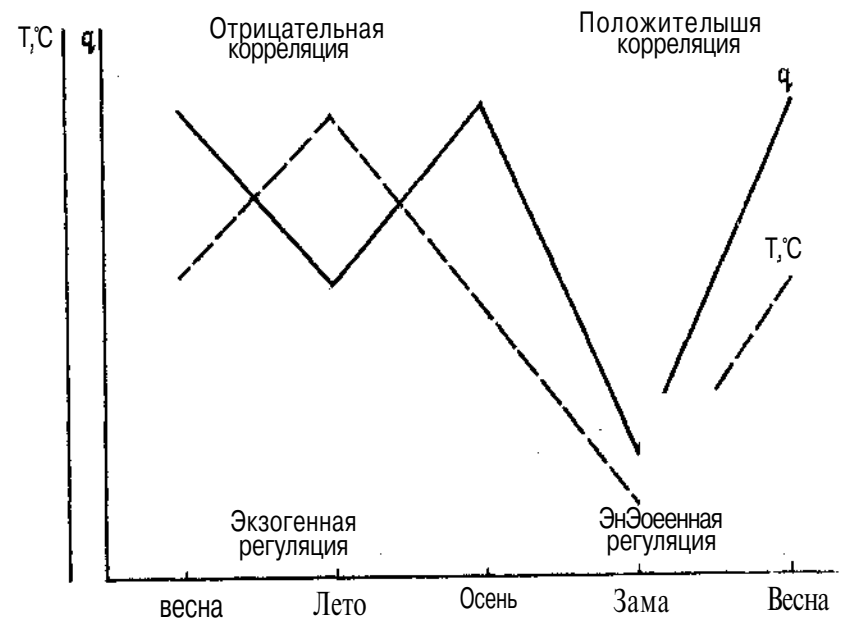


РИС. 44. Взаимоотношения между экзогенной и эндогенной регуляциями в АОД сезонных изменений температуры воздуха и уровня метаболизма (</>) У бурозубок в течение года (обобщенная схема)

адекватную реакцию. Последнее, согласно определению, мы вправе интерпретировать как проявление экзогенной регуляции. Этот механизм регуляции продолжает действовать вплоть до осени, так как дальнейшее понижение температуры окружающей среды вызывает возрастание уровня метаболизма. Однако от осени к зиме на фоне дальнейшего снижения температуры окружающей среды у животных наблюдается падение уровня метаболизма, что следует рассматривать как неадекватную реакцию организма на изменение температуры, т.е. дает нам основание предполагать включение эндогенных механизмов регуляции. Эти механизмы регуляции оказываются ведущими вплоть до весны, так как последующее возрастание уровня метаболизма происходит на фоне повышения температуры окружающей среды, т.е. сохраняется неадекватное восприятие организмом изменений температуры внешней среды.

Следовательно, можно отметить, что у млекопитающих весной и осенью происходит переключение механизмов регуляции, определяющих характер энергетических процессов, происходящих в организме. Весной происходит включение экзогенных механизмов регуляции, осенью — эндогенных. Конечно, это обобщенная схема, на фоне которой можно рассматривать различные конкретные ситуации.

Н.И.Калабухов (58), обсуждая основные закономерности лчшжыч

изменений в организме грызунов, приходит к выводу, что среди грызунов, не впадающих в спячку, можно выделить 3 группы, различающиеся особенностями сезонных изменений в их организме. Первая группа характеризуется резким возрастанием уровня обмена веществ и температуры при снижении температуры среды, т.е. защита от охлаждения осуществляется способом, не выгодным в энергетическом отношении. У этих зверьков или совсем отсутствуют сезонные изменения средств физической терморегуляции, или сдвиги невелики. При этом животные снижают свои энергетические затраты зимой, осваивая такие районы, где зимние температуры достаточно высоки, или, поселяясь в жилищах человека, достигают тем самым определенного "температурного комфорта". Следовательно, хотя эта группа млекопитающих и повышает свои энергетические затраты в зимний период, тем не менее это достигается за счет механизмов экзогенной регуляции. Вторая группа характеризуется относительным несовершенством физической терморегуляции, и энергетические затраты организма животных при охлаждении весьма значительны. Снижение энергетических затрат зверьков в зимний период достигается за счет сокращения частоты выходов нор и гнезд и уменьшения продолжительности пребывания вне гнезд. Это, с одной стороны, позволяет животным сократить время пребывания в условиях низких температур, а с другой — уменьшая свою подвижность, они снижают активный обмен. Учитывая, что активный обмен существенно выше обмена покоя, суммарные затраты энергии будут существенно ниже. Поэтому для этой группы млекопитающих нельзя считать характерным включение эндогенных механизмов регуляции при подготовке к зиме. Третья группа грызунов добивается снижения энергетических затрат в зимний период за счет хорошо выраженной смены мехового покрова по сезонам, накопления токоферола (витамина К) и жировых резервов в осенний период и малой интенсивности физической терморегуляции. Последнее дает нам основание считать, что этой группы млекопитающих при подготовке к зиме включаются эндогенные механизмы регуляции.

Очевидно, что выживание млекопитающих в условиях перемен окружающей среды может быть обеспечено как за счет включения механизмов экзогенной, так и эндогенной регуляции. Естественно, возникает вопрос в каких условиях тот или иной механизм регуляции следует считать более предпочтительным? Понятно, что механизмы экзогенной регуляции оказываются предпочтительными в наиболее продуктивное время года, так как есть все основания предполагать, что именно они проявляются в этот период у всех млекопитающих. Объясняется это тем, что экзогенные механизмы регуляции обеспечивают лабильность функционирования: при воздействии какого-то фактора они включаются, при снятии воздействия — выключаются. Следовательно, за счет этих механизмов может осуществляться детальная и оперативная регуляция, что

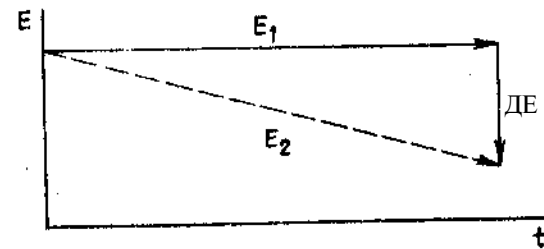


Рис. 45. Изменения энергии в ходе реализации экзогенной регуляции.  $E_1$  - энергия доступной пищи;  $E_2$  - энергия, обеспечивающая поддержание гомеостаза;  $\Delta E$  - избыток энергии, который может быть использован на рост и размножение

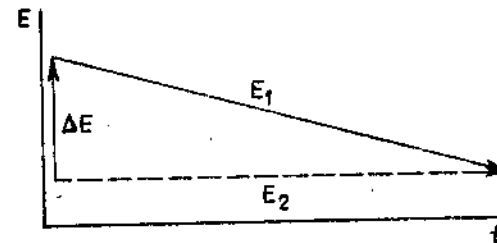


Рис. 46. Изменения энергии в ходе реализации эндогенной регуляции.  $E_1$  - энергия доступной пищи;  $E_2$  - энергия потребляемой пищи;  $\Delta E$  - избыток энергии, который может быть реализован в течение времени (O при остановке производственного процесса)

позволяет быстро реализовать благоприятное сочетание факторов, создать определенный избыток энергии в популяции и реализовать его в виде прироста численности и биомассы (см. рис. 45). Например, при повышении температуры окружающей среды и даже стабильной кормовой базе разность между затратами энергии на поддержание гомеостаза и энергией, заключенной в пище, будет возрастать, что создает определенный избыток в окружающей среде и принципиальную возможность реализовать его на индивидуальный рост и прирост численности популяции.

Эндогенные механизмы регуляции определяют стабильность функционирования и делают организм млекопитающих мало зависимым от случайных колебаний факторов среды. Например, хорошо известно, что многие животные при подготовке к зиме отключают механизмы подкожного жиросохранения. Подкожное жиросохранение представ-



ляет собой вклад в "ценные бумаги" так как даже экстремальные ситуации не могут привести к полному использованию этого энергетического резерва. В результате организм использует подкожный жир как определенную субсидию в тех случаях, когда энергия, заключенная в пище, не покрывает ее расход на добывание и поддержание гомеостаза. Поэтому стабилизация процессов, которая определяется включением механизмов эндогенной регуляции, оказывается предпочтительной в наименее продуктивное время года, так как позволяет сохранять нормальное функционирование даже на фоне ухудшающейся кормовой базы. К примеру, при стабильном потреблении пищи, уровень которого может устанавливаться ниже возможностей окружающей среды, популяция будет постепенно исчерпывать разность между уровнем реального потребления и уровнем потенциальных возможностей экосистемы (см. рис. 46). В результате это позволит популяции нормально функционировать в течение определенного времени даже при полной приостановке популяционных процессов воспроизводства.

Если в продуктивное время года у всех млекопитающих доминируют экзогенные механизмы регуляции, то в зимний период, как отмечалось, эндогенные механизмы регуляции включаются далеко не всегда. Отсутствие проявления эндогенных механизмов регуляции у автотонов нестабильных условий может объясняться двояко. С одной стороны, для формирования сезонного ритма необходимо, чтобы индивидуальная продолжительность жизни превышала периодичность в изменениях внутренней среды экосистемы. Являясь эфемерами среди млекопитающих, мелкие грызуны, например, в естественных условиях характеризуются весьма незначительной продолжительностью жизни, что препятствует формированию сезонного ритма. С другой стороны, обитание в предельно упрощенных экосистемах, где снято лимитирующее воздействие пищи, может просто не приводить к формированию нормального сезонного ритма.

Для того чтобы вскрыть причины, препятствующие формированию нормального сезонного ритма, необходимо рассматривать всю проблему с позиций некоторых наиболее общих экологических закономерностей. К числу таких закономерностей следует отнести: 1) взаимодействующие элементы экосистемы организуются таким образом, чтобы в конечном итоге обеспечить круговорот веществ; 2) стабильное функционирование экосистемы возможно при условии, если существует постоянный лимитирующий фактор. Экосистемы, находящиеся на ранних стадиях формирования и представляющие собой популяционные консорции, характеризуются недостаточно развитой структурой, которая могла бы обеспечить биотический круговорот веществ. Это приводит, с одной стороны, к образованию большого количества чистой продукции, а с другой — к выносу вещества из биотического круговорота. Чтобы наглядно представить себе саму ситуацию, достаточно про-

анализировать процессы, которые имеют место в посевах монокультур.

Избыток чистой продукции и вынос вещества из биотического круговорота оправдывают отсутствие механизмов эндогенной регуляции, так как только в этом случае представляется возможным при благоприятном сочетании других факторов среды направить основной поток вещества и энергии в популяцию потребителя и осуществить задержку самого вещества в ней (популяции). Так, например, некоторые виды серых полевых, у которых доминируют механизмы экзогенной регуляции, в условиях агроценозов зимой могут успешно размножаться, тем самым они реализуют определенную часть чистой продукции.

При достаточно замкнутых биотических круговоротах основным лимитирующим фактором, определяющим характер процессов в экосистеме, является количество вещества и энергии, проходящее через цепи питания. Однако в экосистемах, которые характеризуются избыточной чистой продукцией, лимитирующее воздействие вещества и энергии снято. В этих условиях лимитирующее воздействие оказывают уже другие факторы, преимущественно погодные условия, которые, как известно, меняются случайным образом. Случайные воздействия приводят к неизбежной элиминации, что приостанавливает направленный микроэволюционный процесс. В таких условиях формирование эндогенного ритма оказывается невозможным, так как в генетической структуре популяции происходят разнонаправленные сдвиги во времени, приводящие в конечном итоге к выполнению закона Харди-Вайнберга и принципа сохранения изменчивости.

Следовательно, проведенный краткий обзор позволяет заключить, что экзогенная регуляция сопровождается возрастанием изменчивости многих параметров живых организмов в популяции. Напротив, включение эндогенных механизмов регуляции приводит к резкому снижению варибельности этих параметров. Это открывает возможность для регуляции элиминации, которая повышается в продуктивное время года и снижается в зимний период. Такой механизм регуляции элиминации позволяет поддерживать стабильность популяции и экосистемы в целом.

Таким образом, сезонные ритмы животных обусловлены действием целого комплекса регуляторных механизмов. К таким механизмам, как мы указывали, следует относить эндогенную и экзогенную регуляции. Видимо, проявление этих регуляций на индивидуальном и популяционном уровнях не будет тождественным. Поэтому мы предлагаем различать индивидуальную эндогенную (ИНР), популяционную эндогенную (ПНР), индивидуальную экзогенную (ИЗР) и популяционную экзогенную (ПЗР) регуляции.

ИНР представляет собой генетически обусловленные изменения морфологического и физиологического порядка и заключается в не-

адекватной реакции организма в ответ на действие факторов среды. Примером ИНР может служить явление миграционного беспокойства у перелетных птиц при изменении фотопериодизма, тетка у млекопитающих и т.п.

**ПНР** является неадекватной реакцией популяции на действие того или иного фактора внешней среды и выражается в изменении ряда популяционных характеристик. ПНР проявляется через норму реакции отдельных особей, входящих в состав популяции, т.е. выражает совокупность индивидуальных регуляций. Примером ПНР может служить зимняя спячка многих зимоспящих видов млекопитающих, продолжительность генеративного периода в популяциях живородящих! изменение характера обмена веществ у зверьков различных генераций и т.п. В качестве примера эндогенной регуляции, проявляющейся только на уровне популяции, можно привести изменения в структуре популяции и, в частности, смещение в соотношении полов.

**ИЗР** есть адекватная реакция организма в процессе приспособления его к условиям существования, которая находит свое выражение в изменении поведенческих, морфологических и физиологических характеристик. ИЗР осуществляется в форме безусловных и условных рефлексов. Например, при изменении освещенности глаза животных реагируют изменением диаметра зрачков. Прекрасным примером ИЗР может служить поведение сорных кур во время "насиживания" кладки. Еще одним примером ИЗР является накопление токоферола в организме грызунов при обилии корма.

**ПЗР** — адекватная реакция популяции на действие факторов внешней среды. Проявляется через индивидуальную экзогенную регуляцию и заключается в популяционных приспособлениях к конкретным условиям существования. Например, неурожай кедровых орешков приводит к миграциям белок и кедровок в богатые кормом районы. Другим примером популяционной экзогенной регуляции может служить скоррелированность сроков размножения клестов со временем созревания шишек хвойных деревьев.

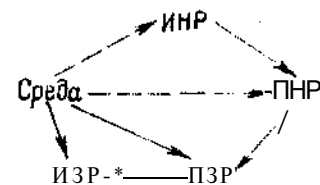
Рассмотрим взаимодействие перечисленных механизмов регуляции. Прежде всего необходимо отметить, что индивидуальная и популяционная эндогенные регуляции не испытывают прямого влияния внешних факторов, как следует из определения. Индивидуальная и популяционная экзогенные регуляции прямо зависят от внешних условий. Кроме того, как эндогенная, так и экзогенная популяционные регуляции оказывают влияние на соответствующие индивидуальные регуляции, т.е. последние оказываются зависимыми от популяционных регуляций (см. рис. 47). Это вполне объяснимо, так как популяция представляет собой более высокий уровень организации по сравнению с отдельным организмом. В таком случае взаимодействие между экзогенной и эндогенной регуляциями сводится к взаимодействию популяционных регуляций.

При анализе взаимодействия эндогенной и экзогенной регуляций необходимо отметить, что формирование сезонных ритмов, на наш взгляд, обусловлено ведущей ролью эндогенной регуляции, как более независимой от влияния абиотических факторов. Поэтому основное внимание при объяснении формирования сезонных ритмов животных следует уделить эндогенной регуляции. Тем не менее следует заметить, что в ходе становления отдельных видов доминирует популяционная экзогенная регуляция, т.е. любая реакция, отвечающая требованиям среды, подхватывается отбором, в результате чего особи с соответствующим генотипом получают преимущество в борьбе за существование.

Сезонные ритмы возникают у тех видов животных, продолжительность жизни отдельных особей которых превышает периодичность сезонных изменений биосистем. В результате этого у них посредством естественного отбора формируется сложнейшая индивидуальная эндогенная и только затем — индивидуальная эндогенная регуляция.

В стабильном климате (сезонные изменения внешней среды характеризуются строгой периодичностью) ИНР закрепляется в геноме под действием стабилизирующего отбора. В простейшем случае по одному из диаллельных генов (А и а) формируются популяции, мономорфные по генотипу или, по крайней мере, диморфные по генотипу и мономорфные по фенотипу, т.е. вырабатывается единая ПНР. Возникают ритмы эндогенного характера. При этом стабилизация направления действия естественного отбора приводит к избирательной элиминации и неприменимости формулы Харди-Вайнберга для расчета относительной частоты генотипов и фенотипов в популяции.

В условиях нестабильного климата формируется ПНР, полиморфная по генотипу и не менее чем диморфная по фенотипу. Так как направление действия естественного отбора постоянно меняется, это приводит в конечном счете к неизбирательной элиминации и к возможности выполнения равновесия Харди-Вайнберга [89, 153]. И конкретных условиях одна из морф получает преимущество, остальные подвергаются повышенной элиминации. В этом случае имеет место избирательная элиминация и формирование ПНР, мономорфной по фенотипу, которая находит свое проявление в ПЗР, однако популяции могут сохранить генетическую гетерогенность в скрытом виде [163]. При относительной ритмичности сезонных явлений и вследствие этого относительном постоянстве направления действия отбора создается видимое явление сезонных ритмов у животных в условиях нестабильного климата. Однако по ч.Ф



Р и с. 47. Взаимоотношения индивидуальной (ИИ\*, ПНР) и популяционной (ПЗР, ПНР), экзогенной (ИЗР, ПЗР) и эндогенной (ИНР, ПНР) регуляций со средой

ные квазиритмы могут быть легко нарушены любым фактором, прерывающим эту временную ритмичность сезонной смены условий существования.

У ношиклческих видов животных, характеризующихся короткой продолжительностью жизни и частой сменой поколений, ИНР может сложиться в ходе эволюции. Поэтому эндогенная регуляция, в них может существовать только в популяционной форме, которая, благодаря высокой степени панмиксии, сохраняет возможность множественного проявления. В стабильном климате, как отмечалось, действует стабилизирующая форма естественного отбора, т.е. имеет место четко выраженная избирательная элиминация. Возникают ритмы экзогенного характера, когда ПНР проявляет себя через ПЗР ритмично вследствие цикличности изменений внешней среды. В этом случае формируются мопоморфные по фенотипу популяции. В условиях нестабильного климата при постоянной смене направлений отбора, приводящей к ненаправленной элиминации, формируются популяции, полиморфные по фенотипу. И это препятствует появлению четко выраженных сезонных ритмов, так как в популяции всегда имеется возможность множественного проявления ПНР.

Следовательно, сезонные ритмы у живых организмов могут сформироваться только в условиях стабильного климата. У животных, продолжительность жизни которых превышает периодичность сезонных изменений биогеоценозов, могут существовать эндогенные ритмы, с помощью которых продолжительностью жизни — ритмы экзогенного характера.

Теперь, на наш взгляд, целесообразно рассмотреть материалы, полученные при изучении популяций некоторых видов мелких млекопитающих. Ранее многими исследователями было установлено, что позднелетние и осенние генерации мышевидных грызунов характеризуются замедленной скоростью роста и развития, половая зрелость у животных этих генераций наступает лишь весной следующего года, в предзимный период для них характерно уменьшение абсолютных и относительных размеров большинства внутренних органов и массы тела по сравнению с одновозрастными грызунами весенне-летних генераций [116, 117, 173, 236, 249, 253, 268, 272, 276 и др.]. Подобная закономерность была обнаружена нами при изучении популяции обыкновенной полевки горного Крыма (*Microtus arvalis iphigehiae*). Это напоминает аналогичное явление, описанное многими исследователями у землероек-бурозубок [51, 104, 216, 269, 270], о чем мы упоминали ранее. Однако если у землероек, имеющих продолжительность жизни больше года, в процессе эволюции могла выработаться индивидуальная эндогенная регуляция, заключающаяся в закономерной физиологической перестройке их организма и направленная на снижение энергетических затрат в зимний период, то у полевок, характеризующихся короткой продолжительностью жизни (менее года), подобная регуляция не могла сложиться.

ходе эволюции. В таком случае можно предположить существование у них популяционной эндогенной регуляции, проявляющейся через экзогенную. Благодаря ритмичности сезонных изменений внешней среды в стабильном климате у полевок наблюдаются сезонные ритмы экзогенного характера.

Климат горного Крыма характеризуется стабильностью. Безморозный период здесь продолжается 147—163 дня. Зимой наблюдается устойчивый снежный покров, который держится 2,5—3,5 мес. В этих условиях проявлением экзогенных ритмов у полевок, кроме уже указанного уменьшения общих размеров и размеров внутренних органов, является полное прекращение размножения и накопления буферных резервов в организме (аксерофтола, гликогена, жира) в предзимний период, весеннее смещение в соотношении полов в сторону значительного преобладания самок (примерно 3:1).

Для степной зоны Украины характерен нестабильный климат. Зима мягкая с неустойчивым снежным покровом, частыми оттепелями и гололедами, нередко устанавливается теплая, солнечная погода. В отдельные годы не бывает настоящей зимы. Летом влажная и в воздухе иногда понижается до 7 %, температура воздуха достигает +40 °С. В подобных условиях для животных характерна полиморфная регуляция, имеющая множественное проявление. Так, например, в 1973 г. в начале марта вследствие некоторого похолодания и выпавшего снега проснувшиеся после зимней спячки малые суслики (*Citellus pygmaeus braueri*) оказались в экстремальных условиях, что повлекло за собой массовую гибель животных. Если бы популяция малою суслика целинной заповедной степи Аскания-Нова была мономорфной по фенотипу, то последовала бы глубокая депрессия численности, которая продолжалась бы не один год. Однако в 1974 г. численность популяции этого вида грызунов была достаточно высока и в последующие годы нами отмечено ее нарастание. Последнее подтверждает высказанное нами ранее предположение о формировании в условиях нестабильного климата популяционной эндогенной регуляции, полиморфной по генотипу.

Для общественных полевок (*Microtus socialis*) также характерна популяционная эндогенная регуляция, имеющая в условиях степной зоны множественное проявление. При благоприятных погодных условиях (мягкая зима) нередко наблюдается зимнее размножение полевок, обитающих в целинной заповедной степи. Причем принимаю участие и размножении не все половозрелые полевки, а, по-видимому, лишь определенные фенотипы (генотипы), способные размножаться в этот период. В этом случае в осенне-зимний период уменьшение размеров внутренних органов не установлено, не наблюдается увеличение содержания жира в организме грызунов аксерофтола, гликогена и жира, весеннее смещение в соотношении полов. В годы, когда зимой размножение прекращается, соотношение полов весной смешается и становится

ну преобладания самок (примерно 2:1). Нередко летом с ухудшением кормовых условий вследствие выгорания растительности интенсивно, размножения в популяции общественной полевки резко снижается [37, 40]. Показатели размножения у грызунов генетически детерминированы [217], поэтому успешно размножаются фенотипы (генотипы), имеющие низкую индивидуальную плодовитость.

В условиях агроценозов степной зоны Украины, где прямое влияние факторов внешней среды в значительной степени ослабляется хозяйственной деятельностью человека, формируется популяционная эндогенная регуляция, мономорфная по фенотипу, на максимальную плодовитость. Здесь часты случаи резкого увеличения численности полевок при снятии лимитирующего влияния пищи (благоприятные погодные условия наряду с культивированием высокоурожайных сортов сельскохозяйственных растений). При неблагоприятных внешних условиях, когда вегетация культурных растений затормаживается, наблюдается резкое снижение численности полевок, что имело место, например, в зимний период 1975-1976 и 1985—1986 гг. Расчеты показали, что за это время численность полевок в целинной заповедной степи уменьшилась примерно в 10 раз, тогда как в агроценозах — более чем в 100 раз. Последнее подтверждает высказанное нами предположение о формировании у полевок в условиях агроценозов нестабильного климата популяционной эндогенной регуляции, мономорфной по фенотипу. Подобная эндогенная регуляция обуславливает большую амплитуду колебаний численности общественных полевок, обитающих в агроценозах степной зоны Украины, где нарушение даже относительной ритмичности сезонных изменений внешней среды на протяжении нескольких лет и снятие лимитирующего воздействия абиотических факторов (мягкие зимы, отсутствие засух в летний период) могут приводить к массовым размножениям.

Таким образом, изучение сезонных ритмов и особенностей их формирования может иметь большое значение для решения вопросов динамики численности и роли популяций животных в биогеоценозах. Хотелось бы только отметить, что рассмотренные положения для объяснения сезонных ритмов мелких млекопитающих носят, по-видимому, универсальный характер и свойственны, возможно, и другим животным.

## ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ

Под динамикой численности животных обычно понимают процесс, который развивается в значительных временных интервалах и характеризуется изменением количественных характеристик населения. Поэтому динамика численности есть временная функция, временная характеристика. Учитывая, что данный процесс всегда осуществляется в

пределах какого-то конкретного пространства, динамика численности является одновременно и пространственной характеристикой.

Зоологи давно интересовали массовые всплески численности мышевидных грызунов и в том числе леммингов [20, 134, 136, 213, 280], но, вероятно, первым, кто обобщил огромный фактический материал и доказал, что колебания численности некоторых видов полевок и леммингов происходят, как правило, с определенной периодичностью (пики численности случаются через 3-4 года), был Ч.Элтон [220, 221]. Правильные флуктуации подобного типа впоследствии предложили называть популяционными циклами [246]. Ярким примером циклов с "коротким", 3—4-летним, периодом и очень большой амплитудой являются лемминговые циклы, имеющие место в условиях довольно простых тундровых экосистем. Следует отметить, что основные закономерности, характерные для циклических колебаний численности леммингов, присущи и популяциям полевок родов *Microtus* и *Clethrionomys*, которые обитают в лесной и лесостепной зонах северного полушария, а также в других экосистемах Северной Америки и Евразии. Некоторые зоологи полагают, что циклы являются следствием случайного сочетания разнообразных факторов среды [211, 212, 260], однако большинство специалистов считают, что в основе циклов лежат различные механизмы, обусловленные взаимодействием абиотических и биотических факторов [38, 40, 206, 208, 246, 289]. Тем не менее, и те, и другие едины в том, что циклы — явление закономерное.

Кажется естественным, что внимание исследователей, занимавшихся изучением динамики численности животных, привлекали изменения внешних, прежде всего погодных, условий [220]. Предпринималось множество попыток установить зависимость между численностью мелких млекопитающих и климатическими факторами [218, 220, 250]. Однако все они не принесли успеха, вероятно, потому, что указанные факторы не изменяются с четкой периодичностью. Было показано также, что закономерная связь между погодными условиями в какой-либо местности и динамикой численности леммингов отсутствует [110, 221, 242 и др.]. До сих пор нет реальных доказательств того, что погода оказывает прямое воздействие на лемминговые циклы, хотя многие исследователи, занимавшиеся этим вопросом, кажется, мало сомневаются в этом [70, 226, 258, 281 и др.].

Накоплены многочисленные данные и о том, что даже при малой плотности населения хищных птиц и зверей численность мелких грызунов после пика или через год может резко снижаться [159, 162, 242]. Несмотря на это, некоторые зоологи все же считают, что хищники играют важную роль в динамике численности мелких млекопитающих [68, 250, 264, 267].

После публикации работы Ф.Пителки и соавт. [267], где предполагалось, что основным фактором, определяющим динамику численности

грызунов, может быть деятельность хищников, в разных странах были проведены многочисленные исследования по выявлению воздействия сообщества хищников на популяции жертв, и прежде всего грызунов: [193, 222-224, 229, 261, 262, 274]. На основе этих исследований делали попытки оценить пресс хищников с помощью отношения числа или биомассы съеденных жертв к их общей численности на данной территории.

Несколько позже вопрос о косвенном влиянии хищников на жертвы как об одном из факторов, определяющих оптимизацию пищедобывательного поведения хищника, возник в экологии поведения [197, 198]. В основу концепции Е.Л.Чернова было положено предположение, что пространство, обследуемое хищником, гетерогенно и состоит из "пятен" с различным обилием корма. Хищник, находясь и охотясь в одном "пятне", снижает его качество как за счет выедания жертв (уменьшается их численность), так и вследствие их распугивания (уменьшается доступность). В математической форме этой концепции Е.Л.Чернов учитывал только поедание жертв хищниками. Скорость добывания корма в каком-либо "пятне" увеличивается от начала его эксплуатации до определенного максимума, но со временем начинает уменьшаться. Хищник должен покинуть данное "пятно" и перейти в другое в тот момент, когда скорость добывания корма принимает значение, равное средней скорости добывания для среды. Е.Л.Чернов и соавт. [198] считал, что доступность жертв снижается в результате 2 процессов: 1) выедания и распугивания; 2) беспокойства при виде самого хищника. 2-й процесс может иметь большое значение как для жертв, так и для хищников. Страх перед хищником приводит к изменению поведения потенциальных жертв, например, временному прекращению кормежки или токования, и к смене микроместообитания, т.е. осуществляется переход на некоторое время в места, недоступные или менее доступные для хищников. Обе реакции обычно происходят одновременно. После ухода хищника страх постепенно исчезает, но время возврата жертв к нормальной активности различно. Именно этим и определяется оптимальное время возвращения хищника в те же самые места. Подробно проблема рассмотрена в работе [238].

Для объяснения периодических колебаний численности популяций мелких грызунов часто привлекают такой фактор, как эпизоотии, так как они якобы действуют с известной регулярностью [28, 66, 110, 135, 221]. Относительно недавно было обнаружено, что в некоторых местах Арктики туляремия захватывает и лемминговые популяции, хотя основными носителями этой инфекции являются серые и водяные полевки [72, 107]. Однако предположение Н.Н.Соколова и Н.И.Ча [141] о том, что лемминги служат носителями так называемого энцефаломиелита ("дикование"), часто поражающего представителей семейства псов в тундровой зоне [60, 144], не получило подтвержде-

ния. Исходя из сказанного выше можно предположить, что при любых условиях эпизоотии могут быть лишь причиной массовой гибели грызунов, но при этом надо учитывать, что в формировании циклов не меньшее значение имеет варьирование показателей рождаемости [159].

Многие авторы видят причину периодических колебаний численности леммингов в истощении и последующем восстановлении кормовой базы [67, 68, 167, 168, 227, 263, 265, 266, 278, 284]. Действительнее условиях сравнительно низкопродуктивных экосистем тундры она довольно ограничена. Проблема эта очень сложная; некоторые ее аспекты с учетом накопленных материалов обсуждаются в следующем разделе и нашли отражение в работе [106]. Пока же, по-видимому, следует считать, что дефицит кормов в тундровой зоне в целом не может быть главной причиной снижения численности лемминговых популяций [162].

Как видно из всего изложенного ранее, многочисленные попытки увязать динамику численности с отдельными внешними факторами среды (климатические, хищники, заболевания, кормовая база) или с определенными их сочетаниями не принесли успеха. В то же время многими исследователями было показано, что в ходе динамики численности популяционно-демографические показатели вне связи с большинством внешних факторов закономерно изменяются [160, 161, 242, 243]. Это позволило Ф.Б.Чернявскому сделать принципиально важный вывод о наличии у леммингов, подобно другим представителям подсемейства полевок северных и умеренных широт, внутривидовых механизмов регуляции численности [161, 162], которые подробнее обсуждаются далее.

В 1964 г. В.Винн-Эдвардс предложил свою концепцию саморегуляции численности в природных популяциях животных [289]. Несколько позже И.А.Шилов обобщил накопленные в литературе данные об эколого-физиологических основах поддержания популяционного гомеостаза применительно к позвоночным животным [175]. Д.Читти, Ч.Кребс и Д.Кристиан, возглавлявшие большие научные коллективы, внесли существенный вклад в понимание причин циклических изменений численности мышевидных грызунов.

Д.Читти предположил, что в популяциях животных существует определенный поведенческий полиморфизм, который в течение относительно короткого времени может быть реализован на генетической основе. Предполагалось, что в переуплотненных популяциях агрессивность в поведении зверьков возрастает настолько, что способна сдерживать дальнейший рост численности, "качество" популяции при этом заметно ухудшается [199-201]. Качество, в данном случае оценивалось по морфологическим, физиологическим и поведенческим параметрам отдельных особей. Совокупность этих параметров должна была определять жизнеспособность популяции. При низкой плотности в популяции чис-

ленно преобладают зверьки с иония иной агрессивностью, но с бол- шой устойчивостью к неблагоприятным факторам среды.

Детальной проверкой этой гипотезы в природных популяциях зм нялся Ч.Кребс со своими сотрудниками. В результате целой серии р\* нообразных исследований, проведенных в США и Канаде на полевк а рода *Microtus*, ими в целом были подтверждены основные положен и гипотезы Д.Читти. Кроме того, была проанализирована роль дисперсщ (расселения) в регуляции численности мышевидных грызунов [242... 248,283].

Исходя из известной теории Г.Селье об адаптационном синдроме [133, 279], Дж.Кристиан высказал гипотезу, согласно которой в пере- населенных популяциях у мелких грызунов происходят существенны изменения гипофизарно-адреналовой системы, в результате чего рож- даемость снижается, а смертность увеличивается. Регулятором числен- ности, по мнению Дж.Кристиана, является эндокринная система, дей- ствующая на фенотипической основе, хотя определенные поведенчески» реакции должны также приниматься во внимание [207, 208, 215]. Указанная гипотеза была подтверждена многочисленными исследова- ниями, выполненными автором и его сотрудниками главным образом на лабораторных популяциях полевок к мышей [202—206]. С дополне- ние к основной гипотезе предполагалось, что неблагоприятные гормо- нальные перестройки могут оказывать влияние и на последующие гене- рации грызунов [209]. Несколько позже были получены данные о том, что при высокой плотности населения в популяциях сибирских леммин- гов существенно повышается гормональная активность надпочечников [188, 189]. Подробный разбор гипотезы эндокринной регуляции чис- ленности млекопитающих можно найти в некоторых обзорных работах отечественных авторов [11,69, 149].

Оригинальную теорию популяционных циклов развивает Ю.Т.Ар- темьев [8]. Он исходит из того, что существует обратная зависи- мость жизнеспособности потомства от плодовитости родителей; более плодовитая часть популяции оставляет непропорционально большое количество потомков. В ходе нарастания численности по- пуляция поступательно утрачивает исходную жизнеспособность и становится предельно чувствительной к действию различных неблагоприятных факторов. При любом ухудшении условий существова- ния происходит вымирание маложизнеспособных, хотя и более пло- довитых, особей. Наиболее устойчивые (хотя и менее плодовитые) особи выживают. В результате в фазе депрессии популяция харак- теризуется повышенной жизнеспособностью при пониженной измен- чивости и плодовитости. Такое состояние популяции может поддер- живаться бесконечно долго, пока не изменятся условия существо- вания. Цикличность в динамике численности популяций, по мнению Ю.Т.Артемьева, является результатом нарушения равновесного сое-

[лиши между уровнем внутренней ори аннизации популннши и г^цкнте- дуМ условий существования.

Интересный подход к проблеме многопеших колебаний численное и животных развивает в своих работах А.А.Максимов [78, 79]. Причи- ны цикличности биологических процессов он видит, прежде вино, в цикличности природной среды. В качестве единицы циклической ииМ-ч ипности природной среды А.А.Максимов предлагав взять иишише "природный цикл", причем считать его не климатологическим понятием, а экологическим, так как оно должно объединять и включать, а себя не только внешние климатические факторы, изменяющие среду ыппан- ннк организмов, но и последствия их влияния,и реакцию попуниппи и биогеоценозов. Автор подчеркивает, что концепция циклики природ- ной среды не отрицает возможности и других путей формирования в природе явления многолетней цикличности (авторегулжорные, генные, эндокринные механизмы).

Феноменология динамики численности связана прежде всего с том, что в экологических явлениях популяция выполняет функцию звена трофической цепи. В процессе переноса вещества и энергии с одного трофического уровня на другой популяция регуjiаруеи снчи иродук- гмзность в соответствии с продуктивностью других зьеньеи этой цепи, в связи с чем численность популяции в экосистеме подвергается двой- ному контролю: со стороны популяции жертвы и популяции хищника. Учитывая это, обычно делают вывод, что уровень численности каждой конкретной популяции в конечном итоге определяете)! трофическими взаимодействиями в цепях питания.

Если популяция в каждый конкретный момент времени потребляет единицу вещества и энергии и точно такую же величину вещества и энергии передает на следующий трофический уровень или рассеивает, ю численность ее будет величиной постоянной. Подобная ситуация, как полагают, реализуется в условиях влажного тропического леса [194, 221], Если же в течение определенного времени прирост иешесчва и энергии в популяции осуществляется неравномерно, го она может уве- личивать свою численность только в пределах какого-то интервала. Это приводит к тому, что для поддержания минимального. уровни чис- ленности, необходимого для выживания популяции, в ней должен на- копиться определенный избыток вещества и энергии (с учетом затрат на рассеивание), который поддерживал бы сущеетшоанис еленуышею звена трофической цепи и тем самым сохранял численное н> на исход ном уровне. Этот процесс отражает кривая с максимумом и конце пе- риода размножения и минимумом в момент наступлении новой полны размножения. Такая ситуация проявляется в тех условиях, мши на- блюдаются сезонные изменения продуктивности экосистем. Тем,но ме- нее это далеко не единственный подход к решению самой проолемн. Ю.Одум [113] склонен выделять, но крайней мере, -I группы иioiox-

до»: 1) действие метеорологических факторов; 2) случайные флуктуации; 3) взаимодействие популяций; 4) взаимодействие трофических уровней. Перечисление показывает, что для объяснения используются различные методологические подходы. С одной стороны, причины, порождающие явление, рассматриваются как внешние не только по отношению к конкретной популяции, но и ко всей экосистеме; с другой - наблюдается тенденция рассматривать эти явления как проблему экосистемную. Однако остро дискуссионны другие аспекты этой проблемы. Например, на 5-й Всесоюзной экологической конференции (Москва, декабрь 1973 г.) возникла дискуссия [18, 119] по поводу уровня, с которым следует связывать данную проблему. Одни исследователи склонны были относить ее к уровню популяций, другие — к экосистемному уровню организации. Не менее важно решение вопроса, что следует считать "нормой" — динамику или стабильность? Ответ на этот вопрос, как нам представляется, необходимо считать центральным, определяющим успех познания всей проблемы.

По мнению Ю. Одума [113], популяция стремится поддерживать состояние равновесия, т.е. стабильности. При этом только факторы, зависящие от плотности популяции, вызывают изменения численности ее населения, а рождаемость и смертность, зависящие от плотности, поддерживают популяцию в стационарном состоянии или быстро возвращают ее в это состояние. Прямо противоположно утверждение Н.В. Башениной [11] о том, что численность животных не колеблется вокруг средней, а нарастает до предела и быстро падает до нижней границы, т.е. средний уровень численности представляет собой лишь абстракцию, которая может быть определена как сумма крайних значений, деленная на два. Иными словами, единственной реальностью, единственной формой существования популяции являются изменения ее численности в определенных пределах.

Если считать, что основное явление — это средний уровень численности, то все отклонения от него представляют собой результат внешних воздействий, т.е. следствие нарушений, происходящих в системе. Тогда решение самой проблемы следует связывать исключительно с внешними воздействиями. Напротив, если принять, что основой является постоянное движение численности от одного экстремального состояния к другому, то, видимо, такое движение определяется внутренними процессами. Подобный альтернативный процесс характеризуется тем, что система выполняет движение то по одной, то по другой координате (рис. 48). Иными словами, движение происходит по кругу, а при рассмотрении процесса во времени он представляет собой спираль. Среднее значение представляет собой ось этой спирали, вокруг которой разворачивается весь процесс. Радиус же спирали определяет величину отклонений от среднего значения (рис. 49).

Все процессы, протекающие в живых системах, которые на сегодня

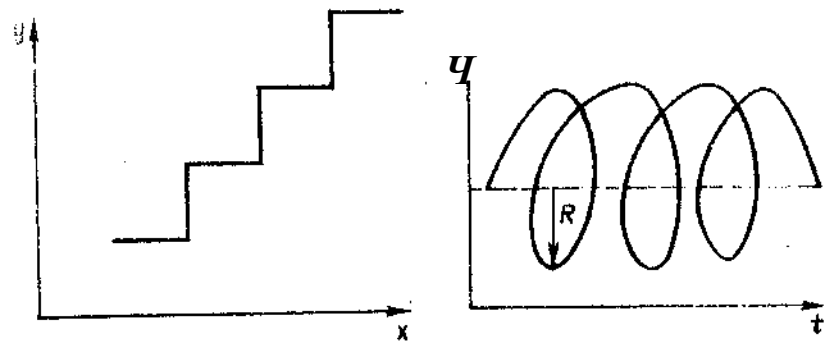


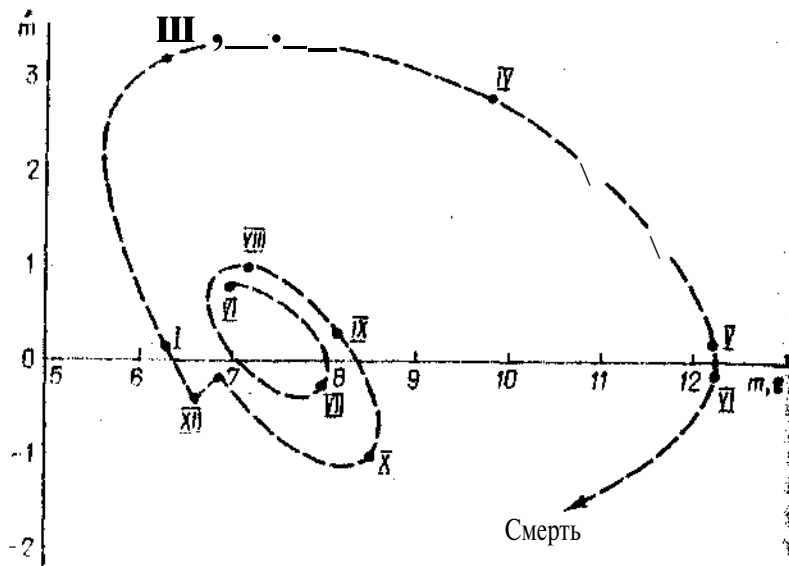
Рис. 48. Схема альтернативного движения (объяснение в тексте)

Рис. 49. Схема реализации альтернативного движения во времени (объяснение в тексте)

достаточно хорошо изучены, представляют собой колебательный процесс, разворачивающийся по спирали. Для наглядности достаточно рассмотреть эмпирический график сезонно-возрастных изменений массы тела обыкновенной бурозубки (рис. 50). Все последующие значения (с момента перехода к самостоятельному образу жизни и до смерти), соединенные между собой, образуют траекторию движения, которая имеет вид разворачивающейся спирали. Центром, или осью вращения, является оптимальная масса тела (модальное значение для всей совокупности).

Следовательно, утверждение Н.В. Башениной [11] о том, что средний уровень численности представляет собой абстракцию, с обще теоретических позиций можно признать верным, так как во время вращения вокруг оси система никогда ее не пересекает, т.е. система не выходит в это состояние. Тем не менее при рассмотрении динамики численности данное положение не всегда выполняется. Ведь большинство исследователей, изучавших проблему движения численности в условиях влажного тропического леса, отмечают, что она там снята (здесь не рассматриваются такие экосистемы, которые подверглись разрушению, например, Гавайских островов). Другими словами, численность поддерживается на вполне определенном и стабильном уровне. Очевидно, и в таких экосистемах величина радиуса вращения определена не популяционными, а индивидуальными проявлениями, т.е. она существенно меньше.

Популяционное проявление есть групповое проявление. Это, прежде всего, сезонные ритмы, которые включают в себя время наступления генеративного периода, миграции, спячку и т.п. Радиус вращения в таком случае определяется совокупным воздействием, которое пропорционально размерам самой группы, при индивидуальных проявлениях



Г и с. 50. Изменения производной массы тела ( $L$ ) от массы тела ( $m$ , г) в течение жизни обыкновенной бурозубки: I, II-X, XII - месяцы

ях — каждым конкретным организмом. В проблеме динамики численности важным фактором является прирост количества вещества и энергии в единицу времени. И этот прирост в связи с новым началом размножения оказывается значительным, что и вызывает неограниченные во времени изменения численности. В условиях влажного тропического леса тот же процесс определяется индивидуальными проявлениями, так как время наступления половой зрелости и начало размножения зависит от индивидуального, возраста и индивидуальной цикличности. В результате прирост продукции (радиус вращения) каждый момент времени невелик, что и воспринимается как стабильность. Однако индивидуальная цикличность резко увеличивает частоту вращения (она определяется частотой индивидуального продуцирования вещества), что, с одной стороны, значительно увеличивает суммарный продукт, а с другой — при сохранении одного и того же интервала (масштаба) не позволяет дифференцировать отдельные вращения.

Сезонные изменения численности обычно достаточно понятны, хотя и сложны, что именно через них проявляются годовые колебания численности популяций животных в умеренных и высоких широтах. Тем не менее с этим трудно согласиться. Наш бы сезонный ритм определял годовые изменения численности, то картина представлялась бы другой. В идеале она бы имела вид колебательной кривой.

МО

с интервалом в один год. Однако внимание исследователей привлекают, как правило, различия в уровнях численности в значительно больших интервалах времени, где годовые максимумы являются не конечными значениями, а составляющими более общего процесса, т.е. в данном случае проблема выходит на иной уровень организации. Причем в сравнении с предыдущими это является уже третьим уровнем сложности. Первый уровень сложности — изменения численности (вращения), обусловленные индивидуальными проявлениями второй — популяционными, а третий уровень следует связывать с экосистемными проявлениями. На языке проблемы "биологических часов" это означает, что в первом случае проблема динамики численности связана с индивидуальным отсчетом времени, во втором — с групповым (популяционным), в третьем — с экосистемным. А это уже дает нам основание рассматривать проблему динамики численности как проблему "биологических часов" со всеми вытекающими отсюда последствиями, т.е. утверждать, что через динамику численности осуществляется отсчет времени в экосистеме.

Таким образом, проблема динамики численности животных представляет собой многоуровневую проблему. Каждому из уровней пригнущ свой радиус вращения, который определяет амплитуду колебаний, т.е. каждому из них присуща своя собственная "метрика" [76] времени. В предельно стабильных условиях отсчет времени осуществляется через индивидуальные проявления (требуется более точный отсчет времени), следствием чего является вращение по меньшему радиусу с меньшими отклонениями от оси вращения. Групповые проявления, требующие больше единиц абсолютного времени, вещества и энергии, реализуются в форме вращения по большему радиусу, экосистемные — по еще большему. Различия, таким образом, сводятся к тому, что равномерно распределенные во времени индивидуальные проявления при групповом проявлении концентрируются в каком-то интервале времени, а это приводит к резким отклонениям от оси вращения. В дальнейшем групповые (популяционные) проявления также могут совпадать по времени в связи с синхронизацией систем отсчета, что вызывает флуктуации еще большего масштаба.

Биологическое время, отсчет которого осуществляется через динамику численности, представляет собой собственное время системы, адаптированное к физическому времени. Поэтому последовательность событий в экосистеме может совпадать с их последовательностью в окружающей среде. Однако это совпадение — не простое следование за процессами, которые протекают в окружающей среде. Имеет место лишь согласование времен (ход "часов" одной системы согласуется с ходом "часов" другой). Оно осуществляется по периодически поступающим сигналам точного времени. Чаще всего таким сигналом является скорость изменения продолжительности светового дня. Подобная



синхронизация работы двух систем создает иллюзию, что работа одной непосредственно определяется другой. Эта иллюзия получила особое распространение в связи с отмеченными корреляциями между периодическими процессами, протекающими на Солнце и в живых системах. Они, несомненно, могут совпадать в силу синхронизации систем отчета, но объяснение, например, изменений численности млекопитающих колебаниями солнечной активности следует признать глубоким и, к сожалению, устойчивым заблуждением.

Хорошо известно, что у млекопитающих максимум численности хищника отмечается с запаздыванием на год по отношению к численности его жертвы. Если бы хищник и жертва осуществляли развязку событий по сигналу, поступающему извне (к примеру, от Солнца), то следовало бы ожидать одновременной реакции на этот сигнал. Именно так многие животные реагируют на изменение продолжительности светового дня. Правда, как полагают, это требование не выполняется в силу специфики хищника и жертвы. Однако логичнее предположить, что такое запаздывание связано с распространением определенного сигнала. Сигнал внутри системы распространяется по принципу эстафеты — от одного трофического уровня к другому, а такие сигналы могут поступать с некоторой задержкой, определяемой временем, которое необходимо для добытия пищи. Причем ответ популяции потребителя можно будет считать лишь тогда надежным, когда его величина достигнет вполне определенного (критического) значения.

Условия Субарктики характеризуются рядом особенностей. Во-первых, травянистая растительность представлена здесь в основном двухлетними формами. Объясняется это тем, что в течение короткого вегетационного периода невозможно осуществить прорастание, рост, цветение и плодоношение [168]. Столь длительный период, необходимый для осуществления полного цикла (от плодоношения до плодоношения), делает такую растительность чрезвычайно ранимой. Именно этим, очевидно, и следует объяснять то, что нагрузка животных на растительность минимальна именно в тундре [155]. Другими словами, по отношению к растительности вырабатывается "падающий режим", который препятствует ее выеданию [170].

Р.И.Злотин и К.С.Ходашова, оценивая влияние животных на продуктивность биогеоценозов, отмечают, что динамика численности растительных животных (особенно массовых видов) тесно связана со скоростью восстановления нарушенных ими растительных сообществ [50]. Причем на тех участках, где потери продукции древостоев от копытных превышают 20–30 %, происходит гибель и выпадение из состава подлеска некоторых кустарниковых пород. Тем не менее в травянистых ассоциациях копытные могут использовать до 60 % первичной продукции, не разрушая экосистему. Объясняется это тем, *что* структура травянистого покрова восстанавливается в процессе круговой сук-

цессии. Когда потребление растительного покрова достигает критического значения, выпас животных становится энергетически невыгодным, и они перемещаются на новый участок. На прежнем месте происходит постепенное восстановление структуры травянистого покрова. Поэтому круговая сукцессия представляет собой основной механизм поддержания структуры и продуктивности растительного покрова экосистемы. Однако реализация этого механизма происходит по-разному у различных групп млекопитающих: у копытных — за счет постоянных пространственных перемещений; у мелких млекопитающих, которые более тесно привязаны к определенным территориям и не образуют стад, — через циклические изменения численности во времени.

Таким образом, циклические колебания численности представляют собой основной механизм осуществления круговой сукцессии во времени, который направлен на поддержание целостности экосистемы. Как полагает Н.В.Башенина, такой характер изменений численности населения свойствен всем мелким грызунам умеренных и высоких широт, его нарушает лишь хозяйственная деятельность человека [1].

Надежность функционирования биологических систем во многом определяется избыточностью их элементов. Это прослеживается на всех уровнях организации живого — от генома до биогеоценоза. Поэтому нестабильности окружающей среды экосистема противопоставляет избыточность, которая выражается в виде чистой продукции. Каждая популяция в подобных условиях в свою очередь создает продукцию сверх того количества, которое обеспечивает поддержание следующего трофического уровня.

С.С.Шварц, выступая на 5-й Всесоюзной экологической конференции [167], поставил следующий вопрос: почему понижение численности отдельных видов животных в условиях тайги, вызванное человеком, не приводит к их вымиранию, а более низкие нагрузки на некоторые виды в условиях влажного тропического леса заканчиваются для них трагически? Ответ очевиден — в предельно стабильных условиях влажного тропического леса популяция не создает избыточности за счет чистой продукции, а поэтому нагрузка сразу падает на основную часть популяции.

Величина чистой продукции, определяющая надежность функционирования экосистемы, не постоянна. Она закономерно понижается по мере движения экосистемы к стабильному состоянию. Теоретически это состояние — климакс, и он наступает тогда, когда вынос вещества из биологического круговорота имеет минимальные величины [90]. Климатический климакс характеризуется тем, что экосистема не достигает максимально возможного разнообразия, а поэтому вынос вещества из нее не снижается до минимального значения.

Следовательно, на определенном этапе формирования экосистемы проявляется сочетание 2 тенденций — понижение чистой продукции и вынос вещества, что нарушает надежность функционирования экосисте-

мы и повышает вероятность ее разрушения. Приостановить такой процесс можно лишь одним способом — вернуть ее в предшествующее состояние. Это достигается 2 путями: осуществлением циклической сукцессии или периодическим внесением вещества в экосистему. Циклические сукцессии при периодических изменениях величины чистой продукции позволяют удерживать большое количество вещества в круговороте с сохранением максимально возможного разнообразия в данных климатических условиях. Этот процесс захватывает все популяции, а также оказывает влияние на другие компоненты экосистемы. Если эти рассуждения признать справедливыми, то можно предположить, что по достижении определенного уровня численности в действие вступают механизмы, направленные на снижение чистой продукции. И это не только механизмы, увеличивающие смертность, но и такие, которые могут самостоятельно изменить ход всего процесса.

К.Мандей, обсуждая результаты работ Бюро популяций животных в Оксфорде, отмечал, что ни недостаток пищи, ни межвидовая конкуренция, ни факторы, подавляющие процесс воспроизводства, ни инфекционные или паразитарные болезни не в состоянии удовлетворительно объяснить резкое сокращение численности популяций леммингов и американских зайцев, происходящее вслед за достижением максимума [80]. В этих популяциях происходят изменения свойств настоящих и последующих поколений. При этом специально подчеркивается, что у американского беляка сокращение численности популяции не всегда бывает резким, а может происходить в течение 3- 5 лет, т.е. этот процесс проявляется как дрящая тенденция. У леммингов период депрессии захватывает 2 года, т.е. весь цикл распадается на 2 фазы, каждая из которых соответствует индивидуальной продолжительности жизни травянистых растений тундры.

В современных исследованиях по динамике численности животных и в последующих их практических применениях доминирует точка зрения, согласно которой процессы, протекающие в популяции, определяются внешними воздействиями (краткой обзор по этому вопросу см. в начале раздела). Поэтому для понимания проблемы обычно сопоставляются различные факторы среды с изменениями самой численности конкретных популяций. Через посредство таких сопоставлений оценивается сила коррелятивных связей между фактором и численностью. В дальнейшем, основываясь на этих корреляциях, делаются попытки осуществить прогноз изменения численности той или иной популяции, представляющей для человека определенный интерес. Но исследователя, давшего прогноз, очень скоро ждет разочарование, так как в последующий отрезок времени связь между фактором и численностью ослабевает, и прогноз не оправдывается. Принципиально иной должна быть стратегия построения прогнозов в тех случаях, когда процесс динамики численности животных рассматривается как процесс альтернативный.

Для стратегии, прежде всего, должна основываться на учете внутренних тенденций системы, т.е. необходимо каждое конкретное внешнее воздействие (совокупность этих воздействий) рассматривать через внутреннее состояние системы. Например, если система находится на восходящей траектории своего движения, то последствия воздействия тех или иных факторов (совокупности факторов) будут одними, если же система находится на нисходящей траектории - окажут совсем другими.

• Таким образом, построение прогнозов должно основываться на ЮМ, что динамика численности — процесс циклический. Циклы осуществляются на фоне изменений внешней среды, которые, в свою очередь, вносят в данный процесс определенные коррективы (чаще помехи), ускоряя или замедляя реализацию внутренних тенденций. Но не только на этом должно базироваться построение прогнозов численности животных — следует учитывать, что динамика численности, как мы отмечали, — процесс многоуровневый. Среди таких уровней целесообразно выделять индивидуальный, популяционный и экосистемный. Первый из них отчетливо связан с индивидуальным отсчетом времени (индивидуальными ритмами), второй - с популяционным, третий - с экосистемным. Различия между ними проявляются через амплитуду колебаний. Она тем больше, чем выше уровень организации, с которым связан процесс изменения численности. Правда, это справедливо только в тех случаях, когда мы рассматриваем процессы, протекающие в естественных экосистемах.

Важно отметить, что по мере стабилизации процессов наблюдается выраженная тенденция к уменьшению амплитуды колебаний, т.е. регуляция самого процесса все в большей степени начинает зависеть от индивидуального уровня. Иными словами, в стабильной экосистеме отсчет времени осуществляется за счет реализации ритмов самой малой протяженности; т.е. не за счет ритмов, обусловленных изменениями солнечной активности, или каких-то других многолетних ритмов, а за счет процессов, протекающих на самом элементарном уровне организации живого.

Итак, проведенный анализ дает основания говорить о том, что проблема регуляции численности является многоуровневой, а по своему чрезвычайно важным представляется анализ регуляторных механизмов, реализующихся на каждом из уровней. Мы же в своих исследованиях пытаемся исследовать такие механизмы, которые ищутся и не найдены. Так, например, пытаемся найти прямую связь между изменением отдельных факторов среды и численностью животных. Поэтому важной задачей современных исследований по динамике численности следует считать умение выделить сами уровни, перечень которых не исчерпывается только индивидуальным, популяционным и экосистемным. Как к ним необходимо добавить и такой, который связан с взаимодействием трофических уровней и в процессе которого происходит

перенос вещества и энергии, а это приводит к определенным изменениям численности взаимодействующих видовых популяций.

Попытаемся практически показать возможности выделения таковых уровней на конкретном примере. Так, анализ многолетней динамики численности мелких грызунов грабовой дубравы Каневского заповедника позволяет выделить 2 уровня, в пределах которых реализовывалась численность мелких млекопитающих. Первый уровень совпадает с периодом 1971-1973 гг., второй - 1978-1988 гг. Различия, существующие между ними, достаточно отчетливы и их следует связывать с определенными экосистемными процессами. Можно полагать, что причиной, приведшей к переходу с одного уровня динамики численности на другой, было восстановление статуса заповедника, которое произошло в 1968-1969 гг. Прекращение хозяйственной деятельности обусловило эволюцию экосистемы к климаксному состоянию, что и повлекло за собой снижение численности грызунов и последующую стабилизацию.

Другой уровень анализа, который можно осуществить, взяв за основу суммарную плотность населения всех видов мелких грызунов, оказывается связанным с взаимодействием в цепях питания. Суммарная плотность кик раз и характеризует потенциальные возможности трофического уровня поддерживать своим веществом и энергией вышележащие уровни. Одновременно с этим сопоставление кривой, характеризующей динамику численности конкретной популяции, с суммарной плотностью позволяет обнаружить и те изменения, которые оказываются специфическими для данной популяции. Иными словами, такое сопоставление дает возможность выделить момент, когда изменения численности того или иного вида оказываются связанными с какими-то популяционными процессами.

Конкретный анализ показывает, что, как правило, суммарная густота населения мелких грызунов возрастает в том случае, когда повышается плотность популяции вида-доминанта. Можно даже отметить определенное правило: если доля вклада в общую плотность популяции вида-доминанта оказывается меньше 50 %, то численность трофического уровня имеет тенденцию снижаться. Наконец, переход на еще более низкий уровень анализа можно осуществить путем сопоставления пределов варьирования плотности населения зверьков в пределах популяции.

#### СВЯЗЬ ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ ГРЫЗУНОВ С СОСТОЯНИЕМ ИХ КОРМОВОЙ БАЗЫ

Современная экология рассматривает трофические связи в качестве важнейшей формы взаимодействий в экосистеме, определяющей структуру и численные соотношения различных ее биологических

компонентов в биогеоценозах. Фундаментальность этого положения обычно иллюстрируется численными соотношениями хищника и жертвы, соотношениями биомасс продуцента и потребителя, количествами накопленной энергии в цепях питания. Однако попытки установить строгие количественные соотношения, основываясь на приведенных выше показателях, далеко не всегда дают положительные результаты. Объясняется это тем, что эффективность добычи к воздействию ниши на популяцию определяется не только ее запасом. Поэтому в последнее время стараются искать связь между потребителем и биомассой, отчужденной им в процессе питания [1], или определяют подавляющую мощность потребителя по отношению к его пище [120]. Наконец, используя средства математического моделирования, пытаются одновременно проанализировать энергию усвоенной пищи, время ее поиска, энергозатраты на добывание и переваривание [237]. Однако такой анализ трудоемок и не всегда дает возможность оценить роль отдельных переменных в изучаемом явлении. Например, не удается установить, как влияет доступность кормов и их разнообразие на популяцию потребителя. Нахождение этих зависимостей и представляет цель излагаемых ниже исследований.

В основу проделанной работы илпжены результаты изучения структуры популяций мелких млекопитающих грабовой дубравы Каневского заповедника. Рельеф местности заповедника сложен, это -- возвышенные участки, расчлененные системой оврагов. Практически вся территория покрыта лесом, большую часть которого составляют грабовые насаждения. Именно граб (*Carpinus betulus*), спелый и переспелый, порослевого происхождения, является пологаобразующей породой. В состав полога в незначительных количествах входят клен остролистый (*Acer platanoides*), осина (*Populus tremula*), лина сердцевидная (*Tilia cordata*) и некоторые другие виды. Подлесок развит слабо и включает граб обыкновенный, клен остролистый, бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa*), лещину (*Corylus avellana*) и другие виды. Травянистый покров в основном образован осокой волосистой (*Carex pilosa*), снытью обыкновенной (*Aegorodium podagraria*) и буцрой обыкновенной (*Glechoma hederacea*). В незначительных количествах встречаются еще 24 вида высших растений. Мощность растительного опада достаточно велика и достигает 2,5 кг/м<sup>2</sup> (в сухом весе). Прайда, этот показатель существенно варьирует в разных местах и в разные годы.

Учет численности мелких млекопитающих осуществляли на площадках, где путем предварительной разметки обозначали места будущей расстановки давилок, на которые в течение 5 дней выкладывали прикормку. На шестой день выставляли орудия лови 10 линиями по 25 давилок в каждой (расстояние между линиями и давилками в линии 5 м). Отлов проводили в течение одних суток, давилки проверяли утром и вечером. Лишь в 1978 г. по той же меюдике вместо 250 дани

Таблица 20. Общая площадь участков, на которых проводились учеты численности мелких млекопитающих, и исследование кормовых ресурсов

Год	Площадь участков	
	для учета численности, га	для исследования кормовых ресурсов, м <sup>2</sup>
1978	1,1	9,00
1979	13,6	8,75
1980	5,0	8,75
1981	4,3	4,50
1987	5,7	5,00
1983	5,0	6,25

ние лесной мыши происходит за счет расселяющегося молодняка, а желтая мышь здесь и размножается. Среди постоянных обитателей численно доминирующей формой является рыжая полевка, однако более устойчивый/шп динамики населения характерен для желтогорлой мыши. У подземной полевки движение численности характеризуется тем, что в течение длительного времени плотность популяции довольно высокая и лишь в отдельные годы достигает значительных показателей. За 10-летний период наблюдений рекордная плотность популяции подземной полевки отмечалась в 1972 г. и достигала величины 37,8 особей/га.

Три вида грызунов, относящихся к числу постоянных обитателей, различаются по характеру питания: желтогорлая мышь - типичный семенояд, подземная полевка - зеленояд, рыжая полевка характеризуется смешанным типом питания. Основным объектом питания семеноядных видов являются семена граба - мелкие орешки, сухой вес которых достигает в среднем 33 мг. В процессе поедания птицы и грызуны расщелкивают орешек и его створки сохраняются в подстилке. Это позволяет определить как запас целых (несъеденных) семян, так и количество потребленных, а также чередование урожайных и неурожайных лет. Прямые наблюдения за плодоношением граба показывают, что для него характерна 2-летняя периодичность, однако особо урожайные годы отмечаются через 4-5 лет. В 1980 г. урожай грабовых семян был самым высоким более чем за 30-летний период наблюдений и составлял свыше 1000 кг/га, Этим объясняется самый высокий запас целых семян в подстилке, который отмечался в 1981 г. (см. табл. 22).

Так как створки съеденных семян сохраняются в подстилке, а поиск мелких орешков грызунами может носить случайный характер, который в значительной степени усложняется по мере увеличения количества створок съеденных орешков, имеет смысл указать отношение

лок выставляли 130 (10 X 13). Короче, анализы учитывали на пробах площадках размером 0,5 x 0,5 м 10 x 10 м. Об объеме выполненных работ дает представление табл. 20.

Из табл. 21 видно, что к числу постоянных обитателей грабовой дубравы относятся 3 вида грызунов: рыжая полевка, желтогорлая мышь (Apodemus flavicollis) и подземная полевка (Microtus subterraneus). Другие виды - полевая (Apodemus agrarius) и лесная (A. sylvaticus) мыши - встречаются в дубраве лишь в отдельные годы, причем проникно-

Таблица 21. Динамика показателей плотности популяций мелких грызунов грабовой дубравы Каневского заповедника в расчете на 1 га

Вид	Год					
	1978	1979	1980	1981	1982	1983
Желтогорлая мышь	9,0	7,3	9,2	18,1	10,2	15,0
Лесная мышь	5,0	-	-	0,5	-	-
Полевая мышь	5,0	-	-	3,3	-	17,8
Рыжая полевка	27,2	7,9	9,2	40,2	25,8	85,9
Подземная полевка	2,0	0,7	1,0	2,3	14,0	17,6
Суммарная плотность	48,2	15,9	19,4	64,4	50,0	136,3

Таблица 22. Динамика показателей кормовой базы

Год	$T, \text{г/м}^2$	$T / T \sim D$	$i \sim \frac{1}{V} > \frac{1}{M}$	$I, \%$	$F$	$P$
1978	8,1	1,13	9,2	75,8	1,591	120,6
1979	44,5	1,16	51,6	11,4	2,074	23,6
1980	32,3	2,33	75,3	38,1	1,920	73,2
1981	231,6	2,15	497,9	69,6	1,217	84,7
1982	17,0	1,80	30,6	60,4	2,404	145,2
1983	104,7	7,73	880,4	70,4	1,418	97,2

Примечание,  $m$  - масса несъеденных семян;  $i$  - отношение числа несъеденных семян к съеденным;  $D$  - доступность семян;  $V$  - сухая биомасса травянистых растений;  $I$  - индекс разнообразия;  $F = BH$  - эффективная биомасса;  $P = F + D = BH + I$  - сумма доступности семян и эффективной биомассы.

числа несъеденных (целых) семян к съеденным (см. табл. 22). Необходимость такого анализа продиктована тем, что доля несъеденных семян за все годы наблюдений никогда не падала ниже 53 %, хотя их запас варьировал в значительных пределах. Это давало основание предполагать, что отношение числа несъеденных семян к съеденным может определенным образом влиять на характер доступности корма. В пользу этого говорило не только предположение о возможном вероятностном поиске семян, но и отсутствие достоверной корреляции между запасом и отношением запаса к съеденным семенам. Если такое предположение Верно, то доступность семян должна быть функцией двух переменных: запаса и отношения запаса к съеденным семенам. В связи с тем что физика вводит операцию умножения интенсивной функции на экстенсивную в круг явлений, которые прямо или косвенно определяют такую функцию, как энергия [88], доступность семян должна быть выражена в виде произведения запаса на отношение числа несъеденных семян к съеденным. Анализ доступности показывает, что она в значительной степени определяется запасом целых семян, так как между этими показателями существует сильная и достоверная корреляция (табл. 23).

Т а б л и ц а 23. Скоррелированность показателей, характеризующих состояние кормовой базы (обозначения, как в табл. 22)

Показатель	<i>i</i>	<i>l</i>	<i>B</i>	<i>И</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>m</i>	0,450	0,996	0,251	-0,731	-0,193	0,956
<i>i</i>		0,150	0,510	а 144	-0,107	0,536
<i>D</i>			0,310	-0,742	-0,130	0,974
<i>B</i>				-0,474	0,818	0,497
<i>И</i>					0,117	-0,719
<i>F</i>						0,096

Травянистый покров в грабовой дубраве сильно изрежен, поэтому его биомасса, выраженная в сухом весе на 1 м<sup>3</sup>, невелика. Особую роль в формировании травянистого покрова следует считать также то, что видовое разнообразие неустойчиво во времени, а это приводит к значительным колебаниям биомассы и особенно к заметному разрыву между показателями сырой и сухой биомассы. Следовательно, кормовая ценность травянистого покрова не остается постоянной, что усложняет ее анализ, так как специальных исследований по изучению предпочтительности кормов не проводилось. Для последующего анализа мы попытались использовать несколько показателей. Во-первых, нас интересовала динамика биомассы травянистого покрова. Во-вторых, было ясно, что кормовая ценность определяется не только биомассой, но и разнообразием корма. Для характеристики пищевого разнообразия был использован индекс Шеннона-Уивера [113]:

$$Я' = - 2 p_i \log p_i, \quad p_i = \frac{n_i}{N}$$

где  $i$  — оценка "значительности" (биомасса для каждого вида растений),  $N$  — общая оценка "значительности" (суммарная биомасса травянистых растений). В-третьих, можно было предположить, что наиболее благоприятной для популяции следует считать такую ситуацию, когда отмечается изобилие пищи, сочетающееся с ее максимальным разнообразием. Однако это наблюдается достаточно редко, так как между биомассой и индексом разнообразия отмечается четко выраженная отрицательная корреляция (см. табл. 23). Анализу были подвергнуты изменения по годам не только запаса корма, его разнообразия, но и их производства (см. табл. 22), которое было названо эффективной биомассой. Наконец, следовало учитывать, что среди грызунов, обитающих в грабовой дубраве, есть вид, который характеризуется смешанным типом питания. Поэтому требовалось ввести показатель, который одновременно характеризовал бы доступный запас семян и эффективную биомассу травянистой растительности. С этой целью были суммированы показатели "доступность" и "эффективная биомасса" и полученный показатель назвали "суммарной эффективной биомассой".

Анализируя связь плотности популяции желтогорлой мыши с пока-

да гелями кормовой базы, следует отметить, что она существенно различается от запаса семян. В то же время достоверной корреляционной связи между отношением количества несъеденных семян к съеденным обнаружить не удалось, что не позволяет говорить о чисто случайном поиске семян этими животными. Однако это отношение нельзя считать безразличным для популяции, так как коррелятивная связь между доступностью семян и плотностью популяции оказывается выше, чем между запасом и плотностью популяции. (О неслучайном поиске семян желтогорлой мышью (или другими животными) может также свидетельствовать то, что на отдельных учетных площадках отношение числа несъеденных семян к съеденным колебалось от 10,9 до 0).

Достоверной коррелятивной связи между показателями, характеризующими состояние травянистого покрова, и плотностью популяции желтогорлой мыши нет, что может быть объяснено ее семеноядным способом питания. Однако отмечается сильная корреляция между плотностью популяции и суммарной эффективной биомассой. Очевидно, что при благоприятном сочетании травянистого покрова пищевая конкуренция между желтогорлой мышью и рыжей полевкой существенно снижается. В пользу такого вывода свидетельствует и тот факт, что плотность популяции рыжей полевки не настолько сильно коррелирует с запасом семян, как с биомассой растительности. Кажется странным, что между разнообразием травянистого покрова и плотностью популяции рыжей полевки отмечается отрицательная корреляция. Однако это может быть следствием того, что благополучие популяции зависит от доминирующих форм растений, биомасса которых снижается в те годы, когда разнообразие возрастает.

Несмотря на то что желтогорлая мышь и рыжая полевка в целом занимают различные экологические ниши, в динамике их численностей много сходного (коэффициент корреляции плотностей населения этих видов  $r = 0,832$ ). По-видимому, здесь сказывается сходное отношение к кормовой базе, по крайней мере это относится к питанию семенами граба.

Иная картина наблюдается при сравнении плотности популяции подземной полевки с кормовой базой. Здесь прежде всего обращает на себя внимание то, что между показателями, характеризующими запас семян и их доступность, с одной стороны, и плотностью популяции — с другой, намечается отрицательная корреляция (см. табл. 24). На основании этого можно предположить, что возрастающая плотность населения грызунов, которые питаются семенами, препятствует увеличению численности подземной полевки. Положительная корреляция, хотя и недостоверная, между плотностью популяции подземной полевки и разнообразием травянистого покрова, а также ее отсутствие с биомассой позволяют предполагать, что благоприятные кормовые условия для этого вида складываются тогда, когда существенно возрастает числен-

Таблица 24. Скоррелированность в плотности популяций желтогорлой мыши, рыжей полевки, подземной полевки и суммарной плотности населения всех мелких грызунов с показателями кормовой базы (обозначения, как в табл. 22)

Показатель	Желтогорлая мышь	Рыжая полевка	Подземная полевка	Суммарная плотность, т.е. суммарная плотность населения грызунов
m	0,932	0,629	-0,330	0,556
i	0,548	0,100	0,102	0,138
D	0,956	0,650	-0,206	0,719
B	0,548	0,836	0,307	0,876
H	-0,698	-0,576	0,561	-0,494
F	0,267	0,551	0,732	0,651
P	0,997	0,778	-0,042	0,736

ность относительно немногочисленных видов растений и снижается роль доминантов. Об этом, в частности, свидетельствуют очень низкие значения коэффициентов корреляции плотности популяции подземной полевки с плотностями доминирующих видов грызунов (с желтогорлой мышью  $r = 0,016$ , с рыжей полевкой  $r = 0,267$ ), а также то, что наиболее высокий коэффициент корреляции отмечается между эффективной биомассой и плотностью популяции подземной полевки.

Приведенный выше материал показывает, что 3 вида грызунов, являющихся постоянными обитателями грабовой дубравы, характеризуются специфическими трофическими связями. Это проявляется в том, что существует своеобразие в коррелятивных связях между плотностью популяций и показателями кормовой базы. У желтогорлой мыши такие сильные связи отмечаются между запасом семян и их доступностью, а также суммарной эффективной биомассой. У рыжей полевки наиболее выражены коррелятивные связи между биомассой травянистого покрова и суммарной эффективной биомассой, а у подземной — между плотностью популяции и эффективной биомассой травянистого покрова. Отсюда понятно, почему динамика плотностей популяций этих видов характеризуется значительными различиями. Однако следует выяснить, что же является общим для обитателей грабовой дубравы? Ответ можно получить, если рассмотреть суммарную плотность населения мелких грызунов и ее связь с показателями кормовой базы. Анализ показывает, что этот показатель достаточно тесно скоррелирован с доступностью семян, биомассой травянистого покрова и суммарной эффективной биомассой. Следовательно, можно считать, что общее благополучие населения грызунов оказывается зависимым от общего благополучия разнообразных растительных ресурсов. Это положение можно считать тривиальным, но в данном случае оно имеет количественное подтверждение.

Результаты изложенного выше исследования показывают, что нишасть популяций мелких грызунов существенно зависит от состояния их кормовой базы, которая оказывает непосредственное и опосредованное воздействие. Трофические ниши отдельных видов могут [или ЧИТЬСЯ по числу определяющих их параметров. Причем разные виды по-разному относятся к изменениям параметров ниши. Существенно влияют, которые жестко контролируют только какой-то один (по-видимому, основной) параметр ниши, а к изменениям других параметров довольно безразличны. Динамика численности таких видов жестко связана с динамикой этого лимитирующего параметра. Для выживания дружных видов существенным являются многие (если не все) параметры их трофической ниши. Численность этих видов большую часть времени находится на крайне низком уровне, так как число лимитирующих факторов велико и среди них почти всегда какой-нибудь находится в минимуме. В редких случаях, когда все контролируемые популяцией факторы достигают благоприятных значений, наблюдается мгновенное нарастание численности. Разница между пиком численности и ее "нормальными" значениями зависит от потенциала размножения; иногда наблюдается превышение в сотни раз. Таким типом контроля за параметрами ниши и динамикой численности в нашем случае характеризуется, видимо, подземная полевка: только у этого вида плотность популяции связана положительной связью с видовым разнообразием травянистого покрова.

Большинство видов животных относится к промежуточным нишам, т.е. к таким, плотность популяций которых контролируется несколькими параметрами ниши. Отсюда понятно, что для семенных видов (в нашем случае это желтогорлая мышь) основными контролирующими параметрами ниши должны быть запас семян и их доступность, а для зеленых полифагов — суммарная биомасса травянистых растений. Показательно, что суммарная эффективная биомасса растений гораздо в большей степени сказывается на численности желтогорлой мыши, чем рыжей полевки. Это свидетельствует о том, что наличие каких-то (не выявленных нами) травянистых растений не совсем безразлично для существования желтогорлой мыши, а питание семенами граба играет в жизни рыжих полевков немаловажную (хотя и менее значительную, чем у желтогорлых мышей) роль [11, 12]. Не исключено, что благоприятные кормовые условия, которые складываются для численности зеленой рыжей полевки, позволяют уменьшить перекормление шин.

Для существования исследованного нами гурла мелких млекопитающих-фитофагов в грабовой дубраве описанного выше типа наиболее важной является суммарная продуктивность растительного покрова ( $r = 0,876$ ). При наличии в достаточном числе ( $r = 0,556$ ) доступных семян граба они становятся важным подспорьем для поддержания численности этих животных, о чем свидетельствует доиош.по ии

гокий коэффициент корреляции между суммарной плотностью населения мелких грызунов и суммарной эффективной биомассой растительности (г-0, 7.76).

Таким образом, можно сделать вывод, что для оценки кормовой базы животных-иолифагов недостаточно данных по суммарным запасам ГШМНГМ потребляемых кормов, часто решающее значение приобретает их доступность и разнообразие. Поэтому в трофологических исследованиях в качестве оценки кормовой базы необходимо использовать мультипликативные показатели, а для животных со смешанным типом питания - мультипликативно-аддитивные, учитывающие данные как по биомассе кормов, так и по их разнообразию.

Имеются сведения, что по мере уменьшения обилия ресурсов фактическая ширина трофической ниши возрастает, т.е. при ограниченности ресурсов животные начинают использовать более разнообразные корма - генерализуют пищеводобывательную стратегию, а при избытке ресурсов наблюдается большая специализация питания [230]. Например, ЮКГ г. характеризовался относительно высокими показателями массы несведенных семян (231,6 г/м<sup>2</sup>) и сухой биомассы травянистых растений (69, (> г/м') при довольно высоком показателе  $i = 2,15$  и очень низком значении  $// \approx 1,217$ . Если предположить, что при таких условиях исследуемые нами грызуны перешли к более специализированному питанию, то следовало бы на следующий год ожидать некоторого понижения показателя  $i$  (в результате усиленного выедания семян граба семноидными видами) и повышения индекса разнообразия травянистой растительности (в результате того, что специализированные зеленояды выборочно снижают биомассу растений-доминантов). Данные табл. 22. подтверждают это предположение. Аналогично можно рассмотреть и обратный переход от низкого обилия кормовых ресурсов к их изобилию, сопровождающийся генерализацией кормодобывательных стратегий.

В предыдущей части нашего исследования было показано, что плотность популяций мелких грызунов существенно зависит от состава их кормовой базы, которую целесообразно оценивать не только по биомассе потребляемых кормов, но и по комплексным мультипликативным и мультипликативно-аддитивным показателям. Эти и другие выводы нуждались в проверке, и в 1983 г. была проведена новая серия исследований.

Учитывая неравномерный характер распределения животного населения в пределах биогеоценоза, первоначально предполагалось выяснить следующее. Во-первых, является ли эта неравномерность следствием неравномерности распределения пищевых ресурсов. Во-вторых, дает ли наличие такой неравномерности основание выделять в зооценозах (и пределах биогеоценоза) группы животных одного трофического уровня (пшшш, ассамблеи) с достаточно широко перекрывающимися

нишами [17]. Однако в процессе обработки материала задача носкования была видоизменена и стало возможным сформулировать ее в виде вопроса: влияет ли плотность населения мелких грызунов на состояние собственной кормовой базы?

Местом проведения работ, как и в предыдущем исследовании, был грабовый лес Каневского заповедника. Принципиальным изменениям не подверглась и методика проведения полевых исследований. Целесообразно отметить следующее. С 23 июня по 20 июля 1983 г. и в грабовом лесу на 7 учетных площадках (площадь каждой 7150 м<sup>2</sup>) проводили учет численности мелких грызунов; одновременно и пределы этих площадок брали пробы для определения запаса семян граба и сухой биомассы травянистой растительности. На 1-3-ей площадках семена собирали с пробных площадок размером 0,5 x 0,5 м, а травянистый покров учитывали на площадках размером 1 x 1 м. На 1-й и 2-й площадках взяли по 5 проб, а начиная с 3-7-й — по 3 пробы, при этом размеры каждой пробной площадки составляли 0,5 x 0,5 м.

В грабовом лесу учетные площадки были разбиты в различных местах на разном расстоянии друг от друга (максимальное расстояние около 4 км). Площадки размещались на склонах с разной экспозицией или на выровненном плато и характеризовались наличием хорошо, слабо развитого или отсутствующего подлеска.

Как видно из табл. 25, состояние кормовой базы в сравнении с 1982 г. резко улучшилось. Особенно большим оказался запас семян, при этом возросла также плотность популяций грызунов (см. табл. 21). Однако это возрастание характеризовалось разными показателями у разных видов: плотность населения рыжей полевки возросла на 1М%, желтогорлой мыши - на 47, подземной полевки - на 26. Примерно в равном количестве с желтогорлой мышью появилась полевая мышь. Такая неравномерность в возрастании плотности популяций выглядит странной, так как в сравнении с 1982 г. запас семян граба увеличился в 6 раз, а биомасса травянистых растений — только на 16%. Тем не менее вид, характеризующийся смешанным типом питания, а не типичный семенояд, дал наибольший прирост численности.

Анализируя связь плотности населения различных видов мелких грызунов с показателями их кормовой базы и пределах всех исследованных площадок (табл. 26), следует отметить, что коэффициенты корреляции характеризуются довольно низкими значениями и ни один не является достоверным. Многие из них к тому же оказываются отрицательными. На основании этого можно было бы заключить, что наблюдаемая неравномерность в показателях плотности популяций мелких грызунов не определяется состоянием их кормовой базы. Тем не менее подобный вывод преждевремен.

Современные эволюционные представления во многом оаказаны на том, что аналогом временных преобразований популяций следует

Таблица 25. Коэффициенты продуктивности различных компонентов грабовою леса Каневского заповедника

Компонент	Год					Л1
	1979-1980	1980-1981	1981-1982	1982-1983	1983-1984	
Семена граба	-№27	6,17	-0,93	5,16	•0,09	* В
Травянистая рзогительность	2,34	0,83	- а 13	0,17	-0,09	III
Рыжая полевка	- 0,17	5,38	-0,28	1,57	0,12	III
Желтогорлая мышь	0,19	№92	-0,40	0,74	-0*63	III
Полевая мышь	-	...	-	-	0,95	I В
Подземная поленка	1,11	1,37	5,91	0,24	0,71	ТЖ
Мелкие грызуны						IX
Суммарно	0,06	2,57	-0,24	1,44	-0,35	IX

Таблица 26. Скоррелированность плотности населения мелких грызунов с показателями состояния кормовой базы (обозначения см. в табл. 22) на различных учетных площадках, 1983 г.

Вид грызунов	Показатель состояния кормовой базы						
	m	Г	• I <sup>D</sup>	1 в	я	I F	~
Рыжая полевка	0,50	0,62	-0,57	0,67	0,44	0,64	0,66
Желтогорлая мышь	-0,13	0,09	-0,08	0,51	0,24	-0,09	-0,08
Полевая мышь	-0,10	0,74	-0,28	0,45	0,07	0,40	0,42
Подземная полевка	-0,29	0,05	0,04	0,28	0,33	-0,17	-0,16
Мелкие грызуны							
Суммарно	0,15	0,59	-0,40	0,64	0,15	0,38	0,40

считать их пространственное преобразование [77]. Однако если исходить из физических представлений, то пространство и время представляют собой альтернативы, которые не заменяют, а взаимно дополняют друг друга. Это подсказывает предыдущее и настоящее исследование оценивают альтернативные стороны проблемы. В первом случае оценивалась связь плотности популяций грызунов с состоянием их кормовой базы во времени, а во втором — в пространстве. Для оценки этих связей необходим в определенном смысле и альтернативный анализ. Поэтому, чтобы найти пути для верной интерпретации результатов, следует провести сравнение данных, полученных при исследовании временного аспекта проблемы с пространственным.

В табл. 24 приведены коэффициенты, характеризующие коррелированность плотности популяций мелких грызунов с состоянием их кормовой базы за период с 1978 по 1983 г. Добавление еще одного года (19Х3) несколько изменило отдельные показатели, но не внесло принципиальных изменений в картину в целом. Существенным следует считать то, что анализ связей за больший период времени приводит к

повышению значимости такого показателя, как отношение числа несъеденных семян к съеденным, а это дает основание считать, что поиск семян (по крайней мере у рыжей полевки) осуществляется не случайным образом. Также следует отметить усиление связи между плотностью популяции и суммой доступности семян и эффективной биомассой.

Сравнение коэффициентов корреляции между плотностью населения и показателями кормовой базы во времени с таковыми при исследовании пространственных аспектов (см. табл. 26) показывает, что мы сталкиваемся с альтернативными ситуациями. Это особенно заметно, если рассматривать связь плотности населения с биомассой и индексом видового разнообразия травянистых растений. Анализ этих связей во времени позволяет отметить, что коэффициенты корреляции плотности с биомассой — положительные, а с индексом видового разнообразия — отрицательные или практически не отличаются от нуля. Однако при рассмотрении этих связей в пространстве обращает на себя внимание то обстоятельство, что связи с биомассой почти у всех видов отрицательные, а с индексом видового разнообразия — положительные. Такая же ситуация складывается и при сравнении этих связей у отдельных видов. Например, у желтогорлой мыши во времени отмечаются значимые связи между плотностью популяции и запасом семян, их доступностью, суммой доступности семян и эффективной биомассой. В то же время при пространственном анализе корреляции отсутствуют и даже намечается тенденция к тому, что они становятся отрицательными. Наличие таких выраженных альтернативных тенденций дает основание интерпретировать их, исходя из представлений об альтернативных процессах и состояниях [88]. Иными словами, появляются веские основания в первом случае рассматривать зависимость плотности популяции от состояния кормовой базы, а во втором — кормовой базы от плотности населения. При таком подходе можно считать, что с увеличением плотности населения отдельных видов их кормовая база ухудшается. Поэтому с увеличением плотности сила коррелятивных связей ослабевает, а при интенсивном выедании корреляция приобретает тенденцию становиться отрицательной. Следовательно, можно утверждать, что возрастание плотности населения рыжей и подземной полевок вызывает снижение биомассы травянистых растений, что подтверждается сопоставлением данных, приведенных в табл. 21 и 22.

Р.И. Злотип и К.С. Ходашова [50], обсуждая влияние полевок рода *Microtus* на структуру растительного покрова в степных экосистемах, отмечали, что пищедобывательная деятельность этих животных приводит к значительным сокращениям фитомассы. Так, в пределах колонии это сокращение достигает 50 %. В то же время видовой состав травостоя меняется незначительно. Результаты наших исследований показывают, что если во времени между плотностью популяций и индексом ви-



дового разнообразия имеет место сильная отрицательная корреляция, то при пространственном анализе обнаруживается тенденция к возникновению сильной положительной корреляции. Учитывая, что в данной и предыдущей работах был использован показатель Шеннона-Уивера, который кроме количества видов учитывает также равномерность их распределения по численности [151], можно предположить, что в процессе шпаса на учесных площадках не только сохранялась фитомасса, но и определенным образом изменялось соотношение видов травянистых растений.

Как видно из данных, приведенных в табл. 25 и 26, при наиболее высоких показателях плотности населения мышей запас семян близок к средним значениям. Учитывая характер временной зависимости между этими переменными, можно предположить, что до начала размножения запас семян на площадках с наибольшей плотностью был также наибольшим, но по мере увеличения плотности населения постепенно сокращался. Косвенным свидетельством в пользу этого предположения может служить следующее. Желтогорлая и полевая мыши, будучи семяноядными, по-видимому, должны характеризоваться конкурентными пищевыми взаимоотношениями. Однако анализ показывает, что в годы, когда суммарная плотность этих двух видов не превышала 22 особей/га (1972, 1981), корреляция между плотностями их населения практически отсутствует ( $r = 0,15$ ). В 1973 г., когда суммарная плотность населения мышей достигла 41 особей/га, была отмечена довольно сильная корреляция ( $r = 0,72$ ), а в 1983 г. — очень сильная достоверная корреляция ( $r = 0,93; P < 0,05$ ). Это обстоятельство дает основание считать, что увеличение плотности населения мышей на одних и тех же площадках в 1983 г. не сопровождалось выраженной пищевой конкуренцией. Такая ситуация может иметь место только при условии существования избыточной кормовой базы. Действительно, 1983 г. характеризовался очень высоким запасом семян и очень низким показателем его использования.

Изложенное выше дает основание считать, что процесс вселения в экосистему определяется наличием избыточной продукции, которая не реализуется постоянными обитателями. Однако эта избыточность может проявляться как при относительно низкой, так и при относительно высокой концентрации пищевых ресурсов. В результате процесс вселения реализуется в двух различных формах: при относительно низкой концентрации пищевых ресурсов вид-вселенец преимущественно осваивает те участки, которые не занимают его пищевыми конкурентами, при относительно высокой концентрации осуществляется совместное освоение территории. Другими словами, можно сказать, что в первом случае вселение нового вида приводит к формированию еще одной экологической ниши, а во втором — реализуются возможности уже существующей. Все это подтверждает вывод, сделанный ранее [98], что

экологическая ниша есть функция разнообразия, которая определяет концентрацию вещества и энергии в конкретном пространстве-времени. В данном случае выделение экологических ниш может осуществляться как по концентрации видов потребителей, так и по концентрации пищевых ресурсов.

Выше уже отмечалось, что в 1983 г. по сравнению с 1982 г. плотность населения желтогорлой мыши выросла только на 47 %, хотя запас семян возрос в 6 раз. Налицо, следовательно, выраженное несоответствие между приростом пищевых ресурсов и плотностью населения. В качестве гипотезы было принято, что экосистемное соответствие того или иного вида (комплекса видов) тем выше, чем больше значимых коррелятивных связей с переменными экосистемами имеет этот вид. Учитывая то, что в нашем исследовании не все виды имеют достоверные коэффициенты корреляции, для характеристики их экосистемного соответствия были взяты суммы коэффициентов корреляции. Анализ показывает (см. табл. 24), что наибольшей суммой характеризуется доминант и весь комплекс мелких грызунов. Более низкие значения характерны для субдоминанта (желтогорлая мышь) и вида-сателлита (подземная полевка). В 1983 г. (см. табл. 27) наибольшие суммы коэффициентов корреляции также свойственны рыжечку, всему комплексу мелких грызунов, затем — подземной полевке. В то же время для двух видов мышей эта сумма оказывается крайне низкой. Если для полевой мыши это следует считать нормальным, так как она не относится к числу постоянных обитателей грабового леса, то для желтогорлой мыши столь слабое соответствие надо признать необычным.

Низкое экосистемное соответствие желтогорлой мыши в 1983 г. можно, по-видимому, объяснить тем, что прирост плотности ее популяции лимитировался не растительными ресурсами, а другими факторами. В пользу этого свидетельствует и тот факт, что плотность населения вида-вселенца (полевой мыши) была самой высокой именно на тех территориях, которые оказались наиболее освоенными желтогорлой мышью. Какие именно факторы ограничили прирост населения желтогорлой мыши в 1983 г. в условиях богатых кормовых ресурсов, связанные ли с типом освоения территории или же с особенностями размножения — этот вопрос требует детального выяснения в отдельном исследовании.

Таким образом, зависимости, существующие между плотностью населения вида и основными показателями его кормовой базы, неоднозначны и часто характеризуются отсутствием линейной корреляции (см. табл. 24 и 26). Для их интерпретации требуется высказать такие предположения, в которых учитывалась бы динамика процесса, т.е. изменения в соотношении изучаемых показателей во времени на отдельных учетных площадках (пространственный аспект проблемы),

Т а б л и ц а 27. Изъятие запаса сел-чн рыжей полевкой (1), рыжей полевкой + желтогорлой мышью + полевой мышью (2), травянистой растительности подземной полевкой + рыжей полевкой (3) и суммарного запаса кормов всеми мелкими грызунами (L) грабового леса Каневского заповедника (по калорийному содержанию), %

Виды грызунов	Год						
	1979	1980	1981	1982	1983	1984	
1	1,04	0,73	1,03	3,10	3,34	4,11	
2	2,06	3,06	0,97	10,64	3,75	3,80	
3	3,11	0,90	2,73	3,66	6,25	6,13	
Σ	2,25	2,00	1,33	5,37	4,67	4,66	

а также изменение параметров за ряд лет (временной аспект). Альтернативный анализ оказывается необходимым не только при изучении отдельных зависимостей, но и при совместном рассмотрении взаимосвязей плотностей населения с показателями кормовой базы. Следует особо отметить факт соответствия изменений плотности населения видов мелких грызунов в связи с неравномерностью распределения кормовых ресурсов по площадкам в 1983 г. Как видно из табл. 24 и 26, зависимости между плотностью населения каждого вида (и комплекса в целом), а также отдельными показателями состояния кормовой базы носят общий, практически сходный характер. Это справедливо и для взаимосвязи плотностей населения с обобщенным показателем — суммой доступности семян и эффективной биомассы. В связи с изложенным появляются довольно веские основания считать, что проблема динамики численности животных должна рассматриваться по крайней мере на двух уровнях: экосистемном и популяционном. На популяционном уровне устанавливая степень использования конкретной популяцией ресурсов экосистемы. Экосистемный уровень предполагает изучение взаимодействия популяций с ресурсами экосистемы и установление соответствия между изменениями плотности и состояния этих ресурсов. Так, 1983 г. благодаря исключительно благоприятным кормовым условиям характеризовался общим приростом плотности населения мелких грызунов. Однако это нарастание плотности, как отмечалось, было неравномерным. В условиях недоиспользования кормовых ресурсов вместо существенного увеличения плотности населения желтогорлой мыши (постоянного обитателя грабового леса) наблюдалось вселение ее пищевого конкурента (полевой мыши).

Таким образом, результаты этого и предыдущего исследований подтверждают вывод о том, что динамика численности животных зависит от популяционных и экосистемных особенностей и проявляется в интервалах времени, которые необходимы для поддержания высокой продуктивности экосистемы [2, 93]. Поному прогноз динамики численности животных должен основываться на ЭКОСИСТЕМНОМ И ПОПУЛЯЦИОННОМ

ационном анализе. Анализ на экосистемном уровне обеспечивает установление общей тенденции, однако не дает возможности точно предсказать величину возможного прироста или снижения численности каждой конкретной популяции. Знание выраженных тенденций при популяционном анализе дает более точное предсказание реализации тенденции конкретной популяцией.

С расширением исследований в области популяционной экологии и биогеоценологии возникает необходимость уточнения содержания некоторых понятий, наиболее часто используемых при изучении структурно-функциональной организации экосистем. К таким понятиям относится "емкость среды". От правильной трактовки этого понятия и значительной мере зависит разработка ряда теоретических проблем экологии, а также корректность экспертных оценок, применяемых при решении вопросов охраны природы и рационального природопользования. Понятие "емкость среды" тесно связано с понятием "экологическая ниша". И если "экологическая ниша" характеризует место популяции того или иного вида в экосистеме (сообществе) и ее отношение к совокупности ресурсов, то понятие "емкость среды" должно учитывать весь энергетический запас сообщества, преобразованный в ресурсы.

Имеющиеся в экологической литературе определения "емкости среды", на наш взгляд, не охватывают всего содержания этого понятия, так как не включают оценки энергетического запаса экосистемы. Понятие "емкость среды" употребляется обычно при изучении динамики популяций конкретного вида. Это наложило отпечаток на содержание, вкладываемое в само понятие. Так, Р.Риклефс определяет емкость среды числом особей, потребности которых могут быть удовлетворены ресурсами данного местообитания [122]. Такого же типа определения содержатся и в работах других авторов (например, в книге Р.Уиттекера [151]), считающих, что емкость среды может определяться предельной численностью популяции, по достижении которой скорость роста популяции равна нулю. Как показали некоторые исследования [40], подгонка биомассы потребителя к биомассе жертвы осуществляется как путем изменения численности популяции, так и за счет изменения размеров составляющих популяцию организмов. Последнее позволяет считать, что в процессе переноса вещества и энергии по трофической цепи популяция регулирует свою продуктивность в соответствии с продуктивностью других звеньев этой цепи, в связи с чем ее численность в экосистеме подвергается двойному контролю: со стороны популяции жертвы и популяции хищника. Такая двойная регуляция позволила популяции поддерживать достаточно высокую численность даже (опт., когда для нее складываются неблагоприятные кормовые условия), однако определения Р.Риклефса и Р.Уиттекера не учитывают двойной регуляции в энергетике популяций.

Более удачным следует признать определение, согласно которому "емкость среды" — это вместимость конкретной экосистемы в отношении изучаемого компонента, измеряемая с помощью показателей держания компонента (концентрация, плотность, масса и т.п.) или коррелирующих с ними функциональных переменных" [48, с. 4]. Кроме того, наряду с численностью организмов предлагается использовать и биоассимиляцию, которая является одной из важнейших энергетических характеристик популяции. Если с точки зрения популяционной экологии такое определение является приемлемым, то при экосистемном анализе нуждается в существенном дополнении. Важно подчеркнуть, что рассмотренные определения "емкости среды" несут в себе количественные характеристики ресурсов, преобразованных популяциями того или иного вида животных, которые входят в сообщество, т.е. в нашем понимании адекватны понятию "экологическая ниша", и не содержат необходимой оценки общего запаса энергии сообщества.

Наконец, в определении "емкости среды" как "размере способности природного или природно-антропогенного окружения обеспечивать нормальную жизнедеятельность (дыхание, питание, размножение, рост и т.п.) определенному числу организмов или их сообществ без заметного нарушения самого окружения" [121, с. 43—44] отсутствуют аспекты структурной организации сообщества, позволяющие рассматривать его в качестве экосистемы.

В результате взаимодействия энергетических явлений в пищевых цепях каждое сообщество приобретает определенную трофическую структуру, а поток энергии, проходящий через экосистему, служит наиболее подходящим показателем для сравнения любого компонента с другим и всех компонентов экосистемы между собой [113]. Из этого положения вытекают количественный и качественный аспекты характеристики экосистемы, которые можно положить в основу определения понятия "емкость среды". Следовательно, под "емкостью среды" следует понимать способность экосистемы (сообщества) аккумулировать определенное количество энергии, преобразованной в ресурсы, необходимое для поддержания ее (его) структурного разнообразия. • Так как в экосистеме (сообществе) происходят потери энергии при переносе с одного трофического уровня на другой, вещественно-энергетическая емкость каждого последующего уровня будет уменьшаться. Поэтому правомерно применение понятия "емкость среды" для каждого трофического уровня. Важно отметить, что подобная трактовка этого понятия включает в себя кроме структурного и функциональный аспект, так как позволяет по характеристике вещественно-энергетической емкости экосистемы (сообщества) и экологических ниш популяций отдельных видов, входящих в сообщество, оценивать степень их взаимодействия. Кроме того, такой подход открывает возможность по характеру использования ресурсов экосистемы судить о стадии ее раз-

вития, что имеет большое значение для экологического прогнозирования и управления экосистемами.

Таким образом, изложенные выше результаты исследований позволяют констатировать, что совокупность показателей, предложенных для оценки связи плотности популяций мелких грызунов с состоянием их кормовой базы, может быть использована и для оценки влияния плотности населения на состояние кормовой базы, т.е. их можно рассматривать в качестве достаточно универсальных показателей.

Избыточная продукция, возникающая в результате недоиспользования ресурсов экосистемы, может стимулировать процесс вселения в нее видов из сопредельных экосистем, где совокупность экологических ниш животного населения превышает емкость среды. Последнее определяет возможность энергетически-информационного обмена между различными экосистемами, что обуславливает, по-видимому, устойчивость структурно-функциональной организации экосистем через перераспределение их структурного разнообразия. При относительно низкой концентрации пищевых ресурсов отмечается пространственная дифференциация трофических ниш, при высокой концентрации освоение пищевых ресурсов осуществляется совместно популяциями разных видов.

В заключение важно подчеркнуть, что анализ экологических процессов, протекающих во времени, не может заменить анализ процессов, реализующихся в пространстве, так как они характеризуют альтернативные ситуации. Полное представление об интересующих нас процессах можно получить только тогда, когда временной анализ дополняется пространственным.

Если обратиться к истории эволюционных воззрений, то они предстают перед нами в виде бранного поля, где велись и продолжались сражения, участники которых исповедуют альтернативные взгляды, представляющие собой, по выражению А.А.Любишева [75], скорее, религиозные убеждения, чем научные решения проблем. Объясняется это тем, что вытекающие из них утверждения оказывались взаимоисключающими, а не взаимодополняющими. В их основе лежит метафизическое "или — или", а не диалектическое "и то и другое вместе взятые". Для примера достаточно вспомнить такие старые проблемы, как вопрос о внешних и внутренних факторах, определяющих процесс развития, о направленности или ненаправленности эволюцией процесса, о том, является ли он по своей природе случайным или закономерным?

Такая ситуация может быть следствием двух причин: когда альтернативное утверждение является ложным, или когда оно так же справедливо, но в пределах другой парадигмы, т.е. на качественно ином уровне понимания всей проблемы. Последнее положение представляет особый интерес для теории, так как ее основная задача — делать непротиворечивыми взаимоисключающие гипотезы. Чтобы достичь этого, работая теоретической мысли должна заранее исключить самую возможную предвзятого отношения к той или иной гипотезе, т.е. широта охвата явления должна быть столь велика, чтобы исключался элемент дискриминации. Эту роль может выполнить энергетический подход, который является всеобщим, так как любое проявление жизни связано с энергетическим обменом.

Энергетический подход к анализу биосистем в той или иной форме присутствует в рассуждениях всех эволюционистов. Напомним, что еще Ж.Б.Ламарк [73] считал важнейшим условием эволюции упражнение и неупражнение органов, в результате чего последние либо усиливались, либо ослабляли свою деятельность за счет разного притока энергии (у него — жидкости), которая обеспечивает реализацию данной функции. Следовательно, в основу воззрений Ж.Б.Ламарка был положен функционально-энергетический подход.

С. Бэр [16] подразумевал под прогрессом степень дифференцировки частей данного существа, т.е. в основе рассмотрения лежала слож-

ность, которая всегда что-то стоит. Ч.Дарвин [25] связывал истоки борьбы за существование прежде всего с обеспеченностью пищей, что дает основание говорить преимущественно о трофо-энергетическом подходе к объяснению эволюции видов, в ходе которой в качестве главной "валюты" выступает доступная энергия. Л.С.Берг [13] считал, что в процессе эволюции живого природа производит все лучшие и лучшие конденсаторы энергии, т.е. здесь в большей степени проявились представления о возрастающем качестве энергии. А.Н.Северцов [129] прямо связывал эволюционный прогресс с возрастанием энергии жизнедеятельности. Это направление можно назвать биоэнергетическим.

Интересная модель эволюции биосферы была предложена В.Ф.Левченко [74]. Он исходит из того, что физическая эволюция биосферы связана с возрастанием проходящего через нее потока энергии. Это обусловлено, прежде всего, увеличением продуктивности фотосинтеза. Усиление энергетического потока усложняет организацию биосферы и ведет к возрастанию ее неравновесности (вспомним Э.С.Бауэра [10]). В результате возникают новые "жизненные лицензии" (экологические ниши), трофические уровни, что сопряжено с прогрессивной эволюцией ряда биологических форм. В модели постулируется, что все биосистемы стремятся к увеличению протекающих через них потоков энергии. Предполагается, что в некоторые моменты происходит временное уменьшение потока энергии по используемым биосистемой каналам (так называемое "прерывание"), что приводит к поиску новых способов получения энергии.

Э.И.Колчинский [65] вычленяет следующие тенденции в эволюции биосферы: 1) постепенное увеличение общей биомассы биосферы и ее продуктивности; 2) прогрессивное накопление аккумулированной солнечной энергии в поверхностных оболочках Земли; 3) увеличение информационной "емкости" биосферы, проявляющейся в нарастающей диверсификации органических форм, в увеличении числа геохимических барьеров и в возрастании дифференцированности физико-географической структуры биосферы; 4) усиление некоторых биогеохимических функций живого вещества, а также появление новых функций; 5) усиление преобразующего воздействия жизни на атмосферу, гидросферу, литосферу и увеличение роли живого вещества и продуктов его жизнедеятельности в геологических, геохимических и физико-географических процессах; 6) расширение сферы действия биотического круговорота и усложнение его структуры. Как видим, большая часть тенденций в эволюции биосферы так или иначе связана с преобразованием энергии организмами.

Конкретные основания для использования энергетического подхода дала современная генетика, которая, как ни странно, до конца его не использовала именно в области эволюционных воззрений. Хотя уже простейшие рассуждения, связывающие любое изменение с работой,

давали основание считать, что изменчивость организмов должна быть связана с энергией и ее преобразованием. Прямые доказательства, в главном — определенные обобщения, появились в 30-х годах нынешнего столетия, когда физики-теоретики копенгагенской школы осмыслили изменения скорости спонтанных мутаций под воздействием температуры и пришли к выводу, что их скорость возрастает в соответствии с теми же законами, что и для мономолекулярных химических реакций. Это подтвердило вероятность предположения, что мутации являются просто квантовым скачком, наблюдаемым в отдельных молекулах. Таким образом, впервые была установлена связь между величиной генетической изменчивости и энергией, поступающей в систему. В дальнейшем это вылилось в целое направление, получившее название искусственного мутагенеза. В нем начали использоваться разные формы энергии (тепловая, химическая, ионизирующее излучение и др.) для увеличения частоты мутирования и применения результатов этого воздействия в последующей селекционно-генетической работе.

К этому добавилось обобщение, относящееся к закономерностям фенотипической изменчивости, отразившее существование выраженной зависимости между изменчивостью и энергией биосистемы. Последнее обусловило установление принципа сохранения изменчивости и утверждение, что статистическое состояние биологической системы зависит от ее энергии (см. [98]). Все это напрямую связало проблему изменчивости с законом сохранения и превращения энергии, а также с известной теоремой Лиувилля в статистической физике. Существенным упущением современной теории эволюции следует считать игнорирование концепции энергетического баланса [S7], в которой чрезвычайно важными для понимания эволюции оказываются два принципа [95]. Первый принцип прямо связывается с представлениями Ч.Дарвина о ведущей роли неопределенной изменчивости, второй — раскрывает саму суть действия естественного отбора. Из него вытекает, что среда и организм взаимодействуют как целое с целым, хотя каждое из них представляет собой совокупность взаимодействующих элементов. В первом случае такой совокупностью следует считать факторы среды, во втором — функции организма, взаимодействие которых проявляется на основе принципа толерантности В.Е.Шелфорда [281]. Согласно этому принципу, пределы возможного взаимодействия организма с конкретным "фактором среды" ограничены двумя пессимумами, каждый из которых характеризуется минимальной скоростью преобразования энергии. Между ними размещается оптимум, где скорость преобразования энергии достигает максимальных показателей. Разные скорости преобразования энергии обусловлены тем, что в процессе своего функционирования организм осуществляет обесценивание энергии (превращает ее в тепло) и повышает ее качество. Наиболее эффектив-

ное взаимодействие этих двух процессов и соответствует понятию "Максимальная скорость преобразования энергии".

Принцип толерантности является универсальным в том отношении, что на изменение любого из факторов среды организм отвечает изменением скорости преобразования энергии. Это дает основание высказать два утверждения. Во-первых, что организм на такие изменения всегда реагирует как целое, так как отсутствует специфическая реакция. Во-вторых, что изменение одного из факторов приводит к изменениям качества среды, т.е. среды как целого.

Следовательно, изменения какого-либо фактора приводят к изменениям качества среды, что в свою очередь воздействует на организм, вызывая у него изменения скорости преобразования энергии. Целое (среда) воздействует на целое (организм). Сам организм меняет скорость преобразования энергии любым доступным для него способом, т.е. за счет усиления или ослабления той или иной функции. Однако в нашем представлении возникает более простая связь — изменение фактора среды вызывает изменение какой-то конкретной функции, т.е. якобы существует прямая связь между фактором и функцией, чего в действительности нет. Последнее легко доказывается тем, что под воздействием изменений одного и того же фактора у различных особей, относящихся к одному виду, происходит включение и усиление различных функций.

Организм может реализовать несколько форм взаимодействия функций, каждая из которых приводит к одному и тому же результату:

$$F_1 + F_2 + F_3 + F_4 + F_5 = E_0 = E_c$$

где  $p$  — затраты энергии на реализацию функции,  $E_0$  — совокупные затраты энергии организмом,  $E_c$  — доступная энергия среды. Иными словами, организм реализует свои функции таким образом, чтобы его совокупные расходы энергии находились в соответствии с теми возможностями, которые ему предоставляет окружающая среда. Первая часть приведенного уравнения отражает энергетический баланс самого организма, вторая — баланс с окружающей средой (экологический баланс). Однако в процессе реализации этой стратегии тактика самого организма может приобретать разные формы, т.е. он может обеспечивать реализацию своих функций различными способами. Перераспределение энергии может происходить таким образом, что усиление одной функции повлечет за собой ослабление другой или всех остальных вместе взятых. Такой способ достижения конечного результата следует считать конкурентным, приводящим к тому, что другая или все остальные функции не реализуются. Чаще других в этом случае страдает функция, обеспечивающая процесс воспроизводства.

Этот анализ дает основание считать, что многообразие эволюционных воззрений прямо связано с многообразием механизмов, обеспечи-

вающих поддержание энергетического баланса. Вскрытые порознь, они позволяли говорить об упражнении и не упражнении органов, дифференциации функций, возрастающей эффективности и совокупном росте потребления энергии, действии естественного отбора. Односторонность проявлялась и в том, что преимущество отдавалось либо первой, либо второй части уравнения энергетического баланса. А это позволило говорить о преимущественно внутренних или внешних стимулах к развитию.

Следовательно, существенным необходимо считать то, что концепция энергетического баланса объединяет эти воззрения, рассматривает их в качестве случаев одного общего процесса, включающего в себя как взаимодействие функций, так и целостного организма с окружающей его средой. Не менее важным следствием является и то, что сохранение энергетического баланса можно обеспечить разными способами даже в пределах одного и того же типа организации. А это означает, что естественный отбор может устранить только те организмы, у которых энергетический баланс окажется нарушенным, все остальные варианты имеют право на существование. В результате появляется основание считать, что популяция имеет возможность эволюировать как образование полиморфное, подчиняясь лишь одному требованию - каждая особь должна обеспечить поддержание энергетического баланса с окружающей средой путем поддержания своего собственного (индивидуального) энергетического баланса. В результате неизбежен вывод, что эволюция проявляется в форме канализированного процесса, сочетающего в себе случайность и необходимость, включает в себя проявления в достаточно широком диапазоне, которые имеют выраженную направленность. Эта направленность достигается на основе случайных процессов, а не за счет сведения всего многообразия к какому-то одному варианту. Лучше всего эта мысль может быть выражена с точки зрения представлений о пространстве логических возможностей [47].

Допустим, что пространство логических возможностей определяется четырьмя буквенными элементами А, О, Ж, Л, которые могут образовывать линейно упорядоченные системы (слова), а считывание осуществляется только слева направо. Теоретически допустимое пространство логических возможностей (число перестановок, включающих в себя четыре буквы) будет равно  $4! = 24$ . Однако в русском языке осмысленными являются только два из них: ЖАЛО и ЛОЖА. Из этого следует, что из 24 буквосочетаний в конкретной "языковой среде" может сохраниться только два. В дальнейшем, уже в конкретном тексте, например в статье, посвященной перепончатокрылым, может встречаться только слово ЖАЛО, в других — ЛОЖА. Эта мысль подтверждается при изучении пушных зверей, которые в естественном состоянии имеют однотипную окраску, но в процессе селекционно-генетической работы у них проявляется многообразие цветовых вариаций.

Значит, можно заключить, что популяционный генофонд кодирует многообразие, которое создает возможности достигать одного и того же конкретного результата разными путями. Последнее лучше всего может быть проиллюстрировано на самоопыляющихся растениях или бактериях, популяции которых включают разные клоны. Этот вывод дает возможность понять и некоторые "эволюционные парадоксы", обнаруженные сторонниками "молекулярной эволюции".

Основоположники теории нейтральности [19, 63, 143], ссылающиеся на существование мутаций, не сказывающихся на функции белков, не учитывают некоторых обстоятельств. Во-первых, они просто упускают из вида, что поиск детерминированного начала у истоков самого процесса представляет собой занятие бесперспективное. Во-вторых, под адантированностью они понимают такую ситуацию, когда генетические изменения должны быть сразу подогнаны к какому-то "тексту". В действительности же оказывается, что "слово" требует осмысления в определенной "языковой системе". А вот в ней могут существовать сразу несколько разных слов, включающих в себя одни и те же элементы, что и определяет вероятность проявления каждого из них. В сущности, нейтральные мутации как раз и подтверждают эту мысль. В-третьих, остается еще совершенно не доказанным, что ЮЧКОПЫС заменит это уже эволюция, а не проявление многообразия на генетическом уровне, которое, как отмечалось выше, должно осуществляться в форме случайного процесса. Ведь для того чтобы произошел отбор, необходимо нарушение энергетического баланса (подробнее см. [97]).

Основываясь на представлении о том, что естественный отбор сохраняет разнообразие форм поддержания энергетического баланса, а экосистема ("конкретный текст") повышает вероятность проявления того или иного варианта, становится понятной и сама суть принципа сохранения изменчивости. В условиях переменной среды, когда один "текст" сменяет другой, неизбежно происходит и изменение вероятности проявления того или иного "слова" (во многих случаях такие изменения могут быть непосредственно зафиксированы в программах развития, что проявляется в форме чередования эндо- и экзогенных механизмов регуляции [92]).

Все это позволяет полагать, что изменчивость организмов зависит от количества трансформированной ими энергии. Эта зависимость двоякого рода. Во-первых, возможность реализации программ развития определяется доступной энергией. Поэтому можно утверждать, что те гены, функционирование которых не будет обеспечено достаточным количеством энергии, не смогут себя реализовать фенотипически. Во-вторых, определенный избыток энергии, проявляющийся в системе взаимодействующих функций, может вызвать рост самой изменчивости, в том числе и на генетическом уровне.

Недавно эта идея [96, 97] получила экспериментальное подтверждение.

ление. Дж.Кэрнс, Дж.Овербух и С.Миллер [196] провели соответствующие эксперименты с кишечной палочкой *Escherichia coli*, штамм которой не мог усваивать лактозу. Насыщение среды молочным сахаром, который для этого штамма мог быть лишь потенциальным источником энергии, сопровождалось спонтанным мутированием. В дальнейшем в культуре нячили доминировать мутации, обеспечивающие использование лактозы в качестве источника необходимой бактериям энергии. На этом основании авторами был сделан вывод, что мутагенез оказался направленным, а поэтому появляется возможность говорить о наследовании благоприобретенных признаков. Однако, на наш взгляд, правильнее сделать вывод, о котором речь шла выше. Поясним его на таком примере. В процессе перехода к новой моде вырабатывается большое число различных моделей, которые в дальнейшем подвергаются испытанию — выносятся на суд потребителей. Модели, пользующиеся повышенным спросом, интенсивно тиражируются. Иными словами, на первом этапе формируется предложение, затем определяется спрос и, наконец, завершается все достижением единства предложения и спроса.

Все это подтверждается классическими экспериментами по выработке устойчивости клеток к вирусам и отсутствию направленности мутаций при облучении клеток. Например, было показано, что у кишечной палочки равновероятно возникают мутации, обеспечивающие устойчивость клеток к вирусу как при его наличии в среде, так и при отсутствии. Такое "безразличие" мутаций по отношению к вирусу объясняется тем, что последний не является для клетки источником энергии, а поэтому его присутствие не может оказывать воздействия на частоту мутирования и тем более "оплачивать" в дальнейшем саму мутацию. Вирус может лишь убивать тех, кто по отношению к нему не является устойчивым.

В случае, когда на организмы воздействует ионизирующее излучение, отмечается увеличение частоты мутирования, но не обнаруживается выраженная направленность возникающих изменений. Последнее объясняется тем, что любая мутация может быть "оплачена" только энергией химических связей. Поэтому эксперименты Дж.Кэрнса, Дж.Овербуха и С.Миллера замечательны тем, что в них введение в среду лактозы одновременно решало две задачи — стимулировало возникновение мутаций и оплачивало те из них, с помощью которых можно было усваивать избыточную энергию. Однако из этих экспериментов нельзя делать вывод, что происходило наследование приобретенных признаков, так как оказались просто совмещенными два процесса: спонтанное мутирование и направленность (предложение и спрос), т.е. случай. Но спонтанность становилась источником закономерности, а последняя стимулирует случайные процессы. Поэтому "или — или" заменяется "и тем, и другим". Такое сочетание, судя по всему, и является источником эволюционного развития.

Таким образом, представляется возможным подойти к одной из самых сложных проблем, связанных с наследованием и ненаследованием "приобретенных признаков". Спонтанное мутирование, частота которого может существенно меняться в зависимости от поступающей энергии, подвергается изменениям теоретически предельно возможное пространство логических возможностей. Однако реально закрепляются лишь те его проявления, которые могут быть обеспечены доступной энергией. Именно таким образом случайное становится источником необходимого и в дальнейшем приобретает форму необходимого. Здесь, следовательно, происходят постоянные переходы от необходимого к случайному и от него вновь к необходимому. Возрастающая частота спонтанного мутирования возникает в качестве необходимой реакции па растущий приток энергии. Однако из всего многообразия мутаций закрепляются лишь те, которые обеспечивают поддержание энергетического и экологического баланса организма.

Подводя итог всему сказанному выше, необходимо более детально остановиться на том, что связано с действием естественного отбора. Чаще всего предполагается, что отбор обеспечивает детальную попку тех или иных проявлений организма к окружающей его среде, и то же время у нас существует достаточно оснований считать, что действие естественного отбора проявляется тогда, когда происходит нарушение энергетического баланса. Способов обеспечить поддержание энергетического баланса существует несколько. Каждый из них решает главную задачу, но проявляется в специфической форме. Последнее будет приводить к тому, что между организмами даже в пределах одной популяции будут возникать различия. В результате, проявления каких-то свойств организмов всегда можно представить в виде кривых распределения частот определенной формы. Характер самой кривой распределения широко использовался для дифференциации естественного отбора на несколько форм: движущую, стабилизирующую (цепгостреглпелную), центробежную и дигруптивную. Такая дифференциация ош.иинм, что разные формы поддержания энергетического баланса характеризуются различной эффективностью, которую в состоянии "оценить," селективные факторы. Последнее сразу приводит нас к представлениям о том, что фактор непосредственно оценивает какой-то конкретный признак. Иными словами, при таком подходе возникает необходимость отказаться от центрального положения о том, что организм взаимодействует со средой, как целое с целым. Чтобы пояснить эту мысль, проведем аналогию, которая не имеет прямого отношения к биологии, но позволяет понять самую суть проблемы.

Человек, живущий на свою зарплату, находится в зависимости от работодателя. Эта зависимость такого рода, что его личный бюджет определяется величиной заработной платы, но тратит он заработанные деньги независимо от работодателя. Славным условием этой модели

является следующее — человек тратит деньги по своему усмотрению, но не имеет права делать долги, т.е. он обязан сводить концы с концами. Каждый, кто нарушает последнее требование, из анализа исключается, т.е. испытывает действие "отбора". Анализируя затраты на те или иные приобретения, мы легко обнаруживаем, что их статистическое распределение будет меняться. У молодежи большая часть зарплаты будет уходить на предметы туалета, у семейных людей — на питание, у низкооплачиваемых — на квартиру, у высокооплачиваемых — на предметы не первой необходимости и т.д. Иными словами, сами траты определяются не действием каких-то селективных механизмов, а определенными приоритетами, обусловленными тем, что мы называем стоимостью жизни и доходами. Эти приоритеты могут приобретать устойчивый характер, но могут и достаточно быстро меняться. Их изменения будут зависеть от инфляции, роста заработной платы, состояния организма и умения вести хозяйство.

Такая смена приоритетов обнаруживается и у животных, отчетливо проявляясь в процессе сезонной жизни и в ходе эволюции. Она может реализоваться лишь при условии, что при действии естественного отбора сохранится возможность многовариантного достижения конечного результата. Это позволяет устранить главное противоречие, возникшее между номогенезом и дарвинизмом.

По мнению основоположника номогенеза Л.С.Берга [13], естественный отбор имеет консервативное (сохраняющее) значение, а потому он не может играть роль фактора, векторизирующего процесс эволюции. Это утверждение следует признать верным для такой ситуации, когда отбор из многообразия творит однообразие, т.е. создает тупик. Однако если признать, что отбор сохраняет многовариантность проявлений, в этом случае сохраняющееся многообразие становится источником направленного движения. Суть этой направленности заключается в том, что все движение идет по потоку вещества и энергии, а скорость определяется шириной самого "канала" и возможностями прохождения через него. Последнее зависит от того, с какой скоростью реализуется вся совокупность функций, обеспечивающая поддержание экологического баланса. Иными словами, организм должен с максимальной скоростью реализовать все свои функции и одновременно исчерпать всю доступную для него энергию, предоставляемую окружающей средой. Этот двойственный критерий требует сочетания разных свойств. Поэтому успех в наибольшей степени сопутствует тем организмам, которые лучше сочетают такие возможности.

Таким образом, есть основание говорить, что существует многоуровневая система проявления вариаций, имеющая вид пирамиды. Ее основание составляет теоретически представляемое пространство логических возможностей. Однако конкретно реализуют себя только те проявления, которые являются "осмысленными в данной языковой

среде", т.е. не вызывают нарушений энергетического баланса. Именно эта совокупность вариантов и определяет реальное пространство логических возможностей (канал развития). В условиях конкретной экосистемы (конкретного текста) происходит формирование своих приоритетов — получают преимущественное проявление один или несколько вариантов, происходит их последовательная смена в зависимости от структуры популяции и конкретных условий, сформировавшихся в экосистеме. Естественный отбор, следовательно, контролирует лишь пределы варьирования (ширину канала развития), а не сами вариации. Последнее, собственно, и открывает возможности для осуществления постоянно идущей реорганизации взаимодействий, приводящих либо к сохранению изменчивости, либо к эволюционным преобразованиям.

Изменчивость отдельных признаков в пределах одной возрастной группы (в течение ее жизни), а также популяции в целом имеет вид колебательной кривой. Это позволило сформулировать принцип сохранения изменчивости [86, 89, 98]. В основе этого процесса может лежать несколько причин. Во-первых, определенные адаптивные перестройки, связанные с чередованием механизмов эндогенной и экзогенной регуляций. Во-вторых, циклические изменения возрастной структуры, наблюдаемые особенно часто в популяциях мелких млекопитающих и обусловленные тем, что выживание в зимний период и размножение требуют альтернативных решений. Наконец, циклическая изменчивость может быть следствием периодической элиминации отдельных генотипов. Учитывая, что две последние причины есть следствие элиминации, осуществляющейся периодически, есть основание говорить о такой форме отбора, которую можно назвать циклической. Под ней в дальнейшем следует понимать процесс возвращения изменчивости в популяции к своему исходному состоянию через определенный такт времени.

Подтверждением действия такого отбора можно считать результаты, полученные Р.Дж.Берри при изучении некоторых островных популяций домовых мышей [14]. Для зверьков из этих популяций характерно наличие двух аллелей в локусе гена, определяющего свойства гемоглобина. Исследования показали, что весной соотношение генотипов в популяции примерно соответствует формуле Харди-Вайнберга, а к концу сезона размножения (осенью) значительно преобладают гетерозиготы, зимой это преобладание исчезает. Сходная картина повторилась и на следующий год. Причины этого явления заключаются в том, что зимние температуры оказывают на популяции домовых мышей мощное селективное воздействие. Следовательно, и на генетическом уровне мы находим подтверждение закономерности, отраженной в принципе сохранения изменчивости. Однако и в этом случае речь идет лишь о единичных признаках, а организм, как известно, представляет собой совокупность взаимодействующих признаков. Как же ведут себя комплексы признаков?



Дня решения этой задачи был использован описанный ранее метод интегральной оценки организмов, в основу которого легло определение средних значений индивидуального корреляционного показателя. (*MJCI*) для популяций обыкновенной бурозубки и общественной полевки. Анализ сезонных изменений *MJCI* в популяции общественной полевки показал, что этот показатель подвержен циклическим изменениям. Это отмечается даже при анализе такой группы признаков, которые не относятся к числу морфофизиологических индикаторов. На основе этого материала можно предположить существование двух типов циклов — годовых и многолетних. Первый характеризуется тем, что *MJCI* после определенного периода изменений возвращается к первоначальному значению. Второй тип показывает, что в зависимости от уровня численности меняется и значение индивидуального корреляционного показателя. В 1973 г. при высокой численности зверьков значение  $M^{\wedge}$  было выше, чем в год снижения численности (1974 г.), т.е. изменения самого уровня варибельности комплекса признаков могут быть связаны с действием факторов отбора (см. рис. 51). Изучение динамики комплексного показателя у обыкновенных бурозубок также свидетельствует о сохранении определенного уровня варибельности организмов в популяции и о циклическом характере его изменений (см. рис. 52).

Сопоставление всех материалов дает основание говорить о существовании определенного соответствия в изменениях единичных признаков и их комплексов или о сохранении одного универсального свойства на разных уровнях анализа самого явления изменчивости. Однако отмечаются и достаточно выраженные различия, свидетельствующие о том, что инвариантность основного свойства есть следствие анализа объектов, характеризующихся разными качествами. Это позволяет высказать обоснованное предположение по поводу универсальности принципа сохранения изменчивости.

Анализ достаточно четко показывает, что циклические изменения изменчивости единичных признаков не распространяются на все признаки. Значит, отбор по единичным признакам должен вести к непредсказуемым изменениям других, которым не свойственны подобные изменения, в то же время и эти признаки связаны с реализацией каких-то функций. Последнее означает, что они посредством реализации этих функций участвуют в поддержании энергетического баланса. Отсюда нетрудно сделать вывод, что отбор по единичным признакам должен нарушать энергетический баланс и вызывать неизбирательную элиминацию. Именно такой вывод и был сделан, правда, при несколько ином подходе к рассмотрению всей проблемы [89].

Кажется странным, что отсутствие циклических изменений единичных признаков при переходе к изучению их комплексов дает иной результат — весь комплекс демонстрирует циклические изменения. Причины такого положения обусловлены тем, что в этом случае происходит

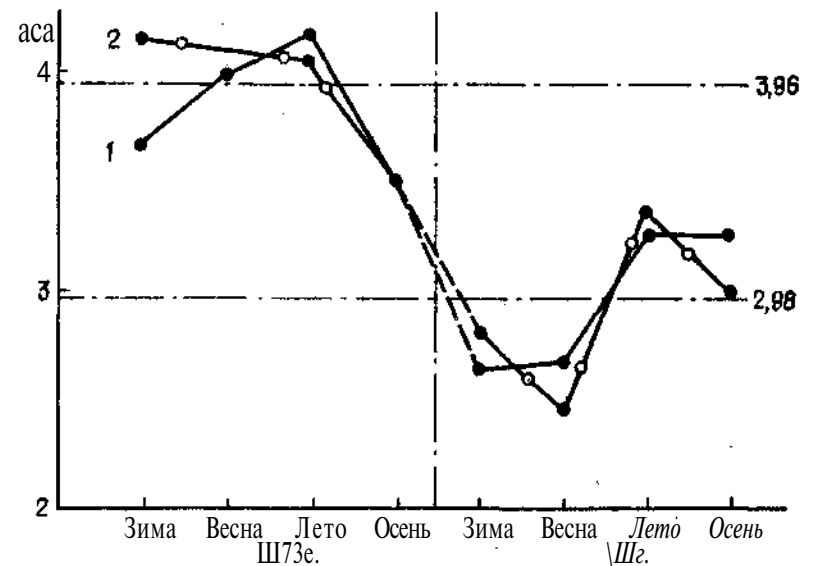


Рис. 51. Сезонные изменения *ICI* (1) и массы тела (2) в популяции общественной полевки (комплекс признаков, как на рис. 18)

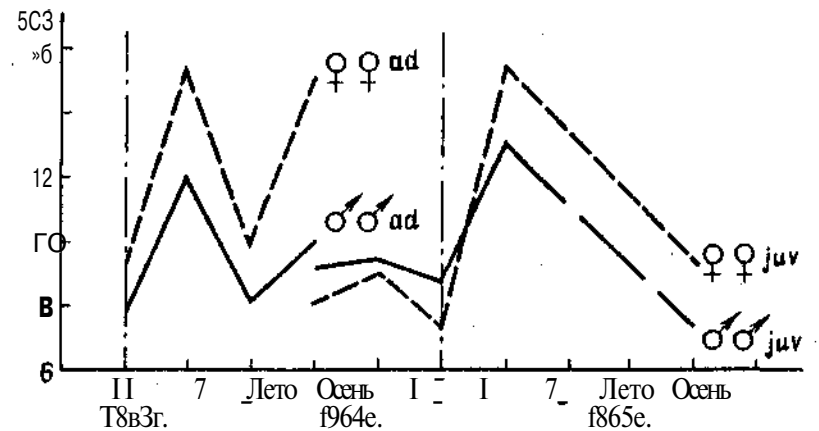


Рис. 52. Сезонно-возрастные изменения *C/v* в популяции обыкновенной бурозубки (комплекс признаков, как на рис. 19)

переход от анализа самих признаков к анализу их связей. Значит, во втором случае, при анализе комплексов обнаруживаются циклические изменения связей между признаками. Об этом уже шла речь, когда рассматривались циклические изменения корреляционных плеяд. В даи-

ном случае, при переходе к *ICI*, мы лишь обретаем уверенность в том, что в этом процессе принимают участие отдельные органы, а не рассматриваются взаимодействия между отдельными признаками в пределах популяции.

На основе такого результата можно утверждать, что за связями могут скрываться различные количественные выражения тех или иных признаков. Иными словами, количественные выражения разных признаков однозначно не определяют характер возникающей между ними связи. Поэтому отбор, который оказывает воздействие на целостный организм, "подвергает экспертной оценке" не количественные выражения тех или иных признаков, а связи между ними. Его последствия будут выражаться в установлении все более эффективных связей при одновременном сохранении многообразия проявления самих признаков. Это, естественно, сохраняет возможность осуществлять постоянную реорганизацию связей, которая особенно необходима в условиях переменной среды. Последнее делает в равной степени приспособленными к окружающей среде организмы, относящиеся к разным возрастным, половым и генетическим группам. Главным критерием приспособленности оказывается не количественное выражение признака, а то, насколько эффективно он взаимодействует с другими признаками и как в процессе этого взаимодействия обеспечивает реализацию функций всего организма. Здесь мы приходим к выводу, который был сделан ранее: отбор обеспечивает поддержание энергетического баланса организма с окружающей его средой. Все изменения признаков, вызывающие нарушение энергетического баланса организмов, приводят к тому, что их носители утрачивают возможность оставить потомство или подвергаются элиминации. То, что обеспечивает поддержание баланса, сохраняется, причем в форме определенного многообразия.

В настоящее время все более широкое распространение находит точка зрения, согласно которой новейший синтез в эволюционном учении может быть получен на основе достижений молекулярной биологии [2, 19, 143]. Поводом для такого заключения послужили некоторые изменения в общих представлениях о самом эволюционном процессе. К их числу относят: 1) теорию нейтральности; 2) теорию прерывистого, или точечного, равновесия, согласно которой эволюция происходит не с постоянной скоростью, а неравномерно, рывками; 3) теорию мозаичной эволюции, согласно которой отдельные признаки эволюируют с различной скоростью, потому что подвергаются разному действию со стороны естественного отбора; 4) установление того факта, что морфологические изменения и возникновение репродуктивной изоляции генетически представляют собой разные явления, из чего следует, что условия, ведущие к морфологической адаптации и благоприятствующие видообразованию, могут не совпадать.

В статье А.К.Вилсона [19] отмечается, что после столетнего изуче-

ния биологами эволюции на уровне целостных организмов noticeably резко изменилось и источником новых знаний о природе процесса эволюции служат результаты изучения "молекул жизни". Они дают основание утверждать следующее: молекулярная эволюция — процесс накопления нейтральных мутаций, не сказывающихся на функции белков; генетические изменения, определяющиеся главным образом нейтральными мутациями, дают основание заключить, что молекулярная эволюция зависит от количества прошедших лет, а не от числа сменяющихся поколений; в ДНК скорость накопления замен (точковых мутаций) почти так же постоянна во времени, как процесс распада радиоактивных элементов. Исходя из этого, сформулирована гипотеза молекулярных часов, в основу которой легло положение о том, что между мутациями и течением времени существует жесткая связь. На этом основании были сформулированы две аксиомы и основное уравнение эволюции.

Аксиома I. При наличии нескольких "конкурирующих" гипотез о генеалогии видов следует выбирать самую простую, игнорируя более сложные, т.е. предпочитать такое филогенетическое древо, которое для объяснения эволюции определенных последовательностей общей предковой требует минимального числа мутаций (принцип "бриты Окама").

Аксиома II. Быстро изменяющиеся последовательности ДНК отражают взаимоотношения между относительно недавно дивергировавшими видами (взаиморасположение мелких веточек на эволюционном древе). Медленно эволюирующие последовательности соответствуют более крупным разветвлениям древа.

Основное уравнение эволюции может быть сведено к следующему: скорость эволюции в пределах некоей популяции равна числу мутаций, возникающих в единицу времени, умноженному на долю фиксируемых мутаций.

Легко заметить, что приведенные выше положения вступают в определенные противоречия с теми, которые вытекают из концепции энергетического баланса. Это дает основание несколько подробнее остановиться на том, что позволяет говорить о необходимости новейшего синтеза в эволюционном учении, а также обсудить базу, на которой он станет возможным.

Общеизвестно, что теория считается верной лишь в том случае, когда она не приводит к нарушению законов сохранения и связанных с ними принципов симметрии. Признание того, что "молекулярная эволюция" значительно отличается от эволюции фенотипической и попытке строить эволюционную теорию, основываясь только на достижениях молекулярной биологии, неизбежно приводит к нарушению! Законов сохранения, а это дает основание искать такие пути, в основу которых можно было бы сразу положить эти законы. Ранее отмечалось, что и

биологический и экологический закон сохранения и превращения энергии реализуется в виде принципов сохранения энергетического баланса, а поэтому их и следует класть в основу всего рассмотрения. Из этого, во-первых, вытекает, что организм вполне самостоятельно (независимо от окружающей среды) может осуществить внутреннюю перестройку, если суммарный расход энергии не превысит то ее количество, которое обеспечивает окружающая среда. Во-вторых, окружающая среда дает оценку любым изменениям организма только по его совокупному расходу или потреблению энергии, а не по затратам, связанным с его отдельными функциями.

Несмотря на то что в реальной ситуации все обстоит значительно сложнее, у нас достаточно оснований утверждать, что естественный отбор всегда "имеет дело" с целостным организмом. Именно он, а не отдельные признаки или его гены, находится под контролем естественного отбора. Поэтому вывод Дж.Л.Стеббинса и Ф.Х.Айалы [143], которые считают, что причины мозаичной эволюции заключены в том, что различные признаки подвергаются и разному действию со стороны естественного отбора, нельзя признать верным. Истоки мозаичной эволюции кроются в том, что организм не имеет других возможностей поддерживать свой энергетический баланс, кроме как дифференцированно включая свои функции. Этот вывод согласуется с представлениями Ч.Дарвина о "естественном отборе". Он подчеркивал, что различные особи одного вида отличаются друг от друга по многим признакам и эти различия оказывают решающее влияние на эволюционный процесс, т.е. могут быть подхвачены естественным отбором. Следовательно, он утверждал, что разнообразие организмов определяется целым комплексом признаков, из числа которых один или несколько имеют приоритетное значение в данный конкретный момент времени. Такой признак, принимая участие в реализации определенной функции, должен получать большее, чем другие, количество энергии, что позволяет обеспечить ею и те генетические изменения, которые возникают в процессе спонтанного мутирования. Большой приток энергии, в свою очередь, увеличивает частоту мутирования, что делает тот или иной признак эволюционно более продвинутым.

По Ч.Дарвину, если говорить на языке современных представлений, поддержание энергетического баланса организма обеспечивается за счет усиления функций, которое в дальнейшем проявляется в форме количественного увеличения признака (ненаследственная изменчивость) или его качественного преобразования (наследственная изменчивость). Последнее осуществляется случайно, так как это всегда новообразование, которое непосредственно не вытекает из "логики" уже сложившихся отношений организма к окружающей среде. Однако, несмотря на то что подобное изменение представляет собой качественное преобразование, оно всегда оценивается по количественным показателям. Оно происходит по той причине, что любое количественное изменение

существует безотносительно к какому-либо качеству, т.е. может выступать в роли всеобщего эквивалента для качественно различных систем. Учитывая, что разные признаки, организмы и среда характеризуются качественной спецификой, общим "языком" (на котором они могут "говорить" между собой) является количество энергии. В результате, естественный отбор всегда оценивает организм по количественным показателям, а это дает основание утверждать, что он может измерить только фенотипическое выражение генетической изменчивости. Поэтому любое генетическое изменение никогда не становится тем объемом, на который естественный отбор оказывает непосредственное воздействие. Он также не оказывает такое воздействие и на единичные признаки.

Совершенно очевидно, что все эти рассуждения не ставят под сомнение то, что даже самое малое изменение, которое обеспечивает поддержание энергетического баланса организма, может быть сохранено естественным отбором и в конце концов привести к накоплению и фиксации генов, определяющих эти изменения. Однако это достигалось статистически, т.е. путем отбора только таких организмов, потребности которых находятся в соответствии с возможностями, предоставляемыми окружающей средой.

Общеизвестно, что перенос генетической информации — это процесс односторонний (ДНК → РНК → белок). Такой односторонний перенос генетической информации создает видимость асимметричности всего эволюционного процесса, т.е. процесса, который не подчиняется действию законов сохранения. В то же время всегда какие-то эшпы в развитии органических форм выглядят закономерными, а детальные исследования свидетельствуют о том, что организмы оказываются приспособленными к конкретным условиям существования. Последнее постоянно порождает тенденции предполагать возможность наследования приобретенных признаков или говорить о направленном эволюционном процессе. Однако дарвиновское понимание эволюционного процесса, проявляющееся уже в форме синтетической теории эволюции, может быть представлено в виде цепочки: генотип — фенотип — организм — среда — организм — фенотип — генотип, что обеспечивает его замкнутость, т.е. делает симметричным и подчиняющимся законам сохранения. Эта цепочка последовательных взаимосвязей свидетельствует — генетические изменения, возникающие случайно, в дальнейшем фенотипически проявляются (при условии обеспечения энергией с языка качественных изменений "переводятся" на язык количественных), что обеспечивает возможность их единообразной оценки и целой системы организма, который взаимодействует с окружающей его средой. Результаты этого взаимодействия в дальнейшем приводит к тому, что весь комплекс фенотипических проявлений сохраняется или реализуется в том виде, в каком он был представлен в процессе взаимодействия организма с окружающей средой, т.е. вместе с окружающей средой, за счет которых обеспечивалось поддержание

баланса. Исследования показывают, что приоритеты с течением времени изменяются, что дает возможность оценить весь комплекс фенотипических проявлений в процессе последовательной смены самих приоритетов. Такая проверка приводит к тому, что одновременно с фенотипами соотнобщаются генотипы, в которых не только сохраняется определенная комбинация генов, но и устанавливается определенная последовательность их функционирования во времени, т.е. случайные изменения упорядочиваются как в пространстве, так и во времени.

Если исходить из факта, что в линии развития эукариот отсутствует коррелятивная связь между количеством ДНК и сложностью строения организма, то можно заключить, что взаимодействие организма с окружающей средой мало влияет на генетическое пространство, но очень сильно — на временную организацию генома. Сейчас именно с такой организацией связывают возможности реализации индивидуального развития и прогрессивной эволюции. В связи с этим вряд ли можно признать верными представления С.Оно [115], согласно которым естественный отбор «модифицирует те или иные свойства, тогда как избыточность творит новое. Здесь, таким образом, проявляется главное отличие между "молекулярной эволюцией" и дарвинизмом. Если первая устанавливает, каким образом возникают изменения в геноме, то во второй акцентирована внимание на формировании программ развития [182], которые могли бы обеспечить поддержание экологического баланса в условиях переменной среды.

Следовательно, главным звеном в цепи эволюционных преобразований необходимо считать взаимодействие организма с окружающей его средой, которое реализуется в форме естественного отбора. Это взятый за основу в исследованиях экологов, что позволяет считать возможным достижение новейшего синтеза на базе современной экологии.

Неравномерность эволюционного развития в разных группах организмов, ставшая непреодолимым препятствием на пути "молекулярной эволюции", не выглядит таковой с экологических позиций. Правда, заметим, что эволюционные изменения, рассмотренные с помощью разных способов измерения времени, в разных временных шкалах приобретают и специфические формы [84]. Однако сейчас важно обратить внимание на следующие моменты.

На последние годы настойчиво просматривается тенденция связывать эволюционный процесс с конкретной формой проявления среды, под которой понимают сообщество или биогеоценоз. Начиная с работ Д.И.Капжарова [62], она в дальнейшем получает отражение у И.И.Мальца [183], С.С.Шварца [171], Н.В.Тимофеева-Ресовского и др. [148]. У Э.Майра [77] отчетливо прослеживается мысль о том, что видообразование в экосистемах происходит тогда, когда формируется "потенциальная экологическая ниша". На сегодняшний день этот взгляд, согласно которому эволюция проис-

ходит в экосистеме, а поэтому не может быть функцией количества прошедших лет.

Эти идеи в сочетании с концепцией энергетического баланса позволили сформулировать положение о том, что эволюция в экосистеме всегда течет по потоку вещества и энергии [98]. Поэтому эволюция характеризуется неравномерностью и определенной направленностью. Например, основываясь на факте, что экосистемы влажного тропического леса не подвергались принципиальным изменениям в течение последних 20 млн лет, мы неизбежно приходим к выводу, что здесь должны сохраняться и наиболее архаичные формы, и не в одной, а во многих группах организмов. Поэтому сопоставление темпов эволюции относительно к эволюции экосистем не прольет свет на суть происходящих событий.

Иная ситуация возникает, когда в результате климатических изменений происходит замена одних экосистем другими. При этом будет наблюдаться практически одна и та же скорость возникновения отдельных видов, что и было отмечено Ф.Цейнером [158] для плейстоцена умеренных широт. Последнее дает основание искать определенную связь между числом точковых замен и скоростью эволюции, что нельзя признать верным.

Наконец, исследователи неизбежно сталкиваются и с принципиально иной ситуацией, когда какая-нибудь линия развития проявляет как бы независимую от экосистем высокую скорость эволюционных преобразований. С этим столкнулись "молекулярные эволюционисты", когда пытались сопоставить скорость эволюции млекопитающих с таковой отдельных родов лягушек. Сопоставление показало, что одно и то же число точковых замен, которое должно было произойти у этих двух групп за одинаковое время, дает совершенно различные результаты. Все это подтолкнуло их к телеологическим воззрениям [19]), хотя оно вполне объяснимо с экологических позиций.

А.П.Хохряков [156] пришел к заключению, что основным направлением эволюции растений является ускорение, интенсификация биологического круговорота, что выражается в появлении форм со все более интенсивно идущими процессами смены отдельных органов и их систем от многолетних древесных растений до однолетних и вегетативно-однолетних.

В дальнейшем было показано, что суть эволюции экосистем сводится к тому, что в ходе ее возрастает скорость преобразования вещества и энергии [74, 90]. Поэтому любое эволюционное направление, которое обеспечивает реализацию этой задачи, становится приоритетным, т.е. характеризуется ускоренной эволюцией. В связи с этим сравнение темпов эволюции млекопитающих и лягушек в кайнозой не могло дать никаких других результатов кроме тех, которые оно дало. Лишь сравнение темпов эволюции динозавров в мезозой и млекопитающих в кайнозой показало бы, что они вполне сопоставимы, так как и те и другие опре-

деляди скорость обращения вещества и энергии в экосистемах. Другими словами, необходимо искать "корреляции между темпами эволюции групп в эволюции сообществ" [148, с. 202].

Следовательно, с позиций экологии эволюция живых организмов может быть равномерным и неравномерным процессом, так как он происходит в экосистемах и сопряжен с их эволюцией. Скорость этого процесса может быть отчетливо связана с частотой смены поколений и не зависеть от нее.

Нетрудно объяснить и тот факт, что морфологические изменения и возникновение репродуктивной изоляции генетически представляют собой различные явления. Например, в континентальной части США многие родственные виды дрозофил морфологически сходны, но при этом репродуктивно изолированы, а на Гавайском архипелаге, где образовалось несколько сотен видов дрозофил, наблюдается совершенно иная картина. Здесь виды очень пестры по морфологическим признакам, различаются даже популяции одного вида, разделенные географически, но сохраняющие способность скрещиваться [143]. В этом нет ничего удивительного, так как необычайное разноплодие плодов в сочетании с другими экологическими факторами вызывает потребность поддерживать энергетический баланс за счет таких изменений, которые обеспечивают использование одного из всего многообразия существующих ресурсов. Такие изменения прежде всего должны проявляться в форме морфологической специализации. Одновременно с ней фактически обеспечивается и экологическая изоляция, так как только специфический набор морфологических признаков позволяет использовать и конкретный ресурс. Всякая гибридизация в этих условиях лишена смысла, так как неизбежно нарушает экологический баланс. Поэтому здесь приоритетными являются морфологические изменения.

Иначе решается задача освоения ресурсов, которые характеризуются малым разнообразием, но значительным количеством. Такие ресурсы используются многими видами, однако при условии, что каждый из них в состоянии эффективно поддерживать свой энергетический баланс. Именно это и приводит к формированию видов-двойников, у которых поддержание экологического баланса обеспечивается за счет репродуктивной изоляции. Следовательно, экологический подход позволяет разрешить и этот конфликт, возникший в связи с существованием разных критериев вида (морфологического и генетического).

Заканчивая краткое рассмотрение проблемы, необходимо от мети I, что экологическая парадигма представляет собой всеобъемлющую систему взглядов [71], при помощи которой легко определить ценность любых гипотез и сделать их непротиворечивыми. Такой подход также обеспечивает замыкание всей системы рассуждений, которую успешно развивал Ч.Дарвин. Следовательно, можно утверждать: новейший синтез в эволюционном учении представляется возможным только на основе достижений экологии.

## ПРИЛОЖЕНИЕ I

### МАТЕМАТИЧЕСКАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ МЕТОДА ПЕРЕСЕЧЕНИЯ ОБЩЕЙ И УДЕЛЬНОЙ ХАРАКТЕРИСТИК МЕТАБОЛИЗМА ЖИВОТНЫХ

Теплопродукция, как известно, зависит от массы тела, причем в первом приближении выполняется так называемое параболическое уравнение

$$Q = am^*, \quad (1)$$

где  $b < 1$ ;  $m_1 < m < m_2$ , т.е. потребление энергии организмом за сутки тем больше, чем больше масса его тела. Из уравнения (1) следует, что удельный метаболизм, напротив, убывает при увеличении размеров:

$$q = am^{b-1}. \quad (2)$$

Поэтому невыгодны как слишком большие, так и слишком малые размеры тела, и наилучшим оказывается некоторый промежуточный размер, назовем его энергетическим оптимумом  $m_0$ .

Допустим, что энергооптимум минимизирует некоторую аддитивную функцию от  $Q$  и  $q$

$$R(m) = lQ(m) - aq(m) - p, \quad (3)$$

где коэффициенты  $a$  и  $l$  описывают линейное преобразование, соответствующее методу пересечения. Идея этого метода определения энергооптимума состояла в том, чтобы "заставить" пересечься графики функций  $Q(m)$  и  $q(m)$ , так как одна из них убывает, а другая возрастает в зависимости от массы тела. В общем случае такие кривые могут вообще не пересекаться. Поэтому было предложено совместить графики так, чтобы значения функций на концах размерного ряда совпали, т.е. вписать их в прямоугольник с координатами  $Q_0, q_0, Q_2, q_2$  (рис. 53). Кривые пересекутся в точке  $M$ , абсцисса  $m$  которой и была названа точкой энергооптимума. На экспериментальном материале показано совпадение размерного и энергетического оптимумов, что свидетельствует, разумеется, в пользу гипотезы о влиянии энергообмена на размерное распределение, но еще не доказывает этой гипотезы.

При вписывании в прямоугольник изменяется масштаб и сдвигается график функции  $q(m)$ , т.е. выполняется линейное преобразование, приводящее к новой функции  $P(m)$ :

$$P(m) = aq(m) + 0 \quad (4)$$

и выполняется условие совпадения на границах

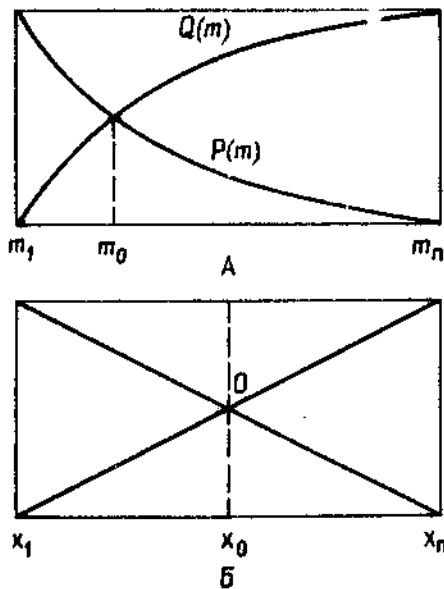


Рис. 53. Совмещение в одном фазовом пространстве абсолютного ( $Q(m)$ ) и удельного ( $q(m)$ ) метаболизма: А - обычная шкала, Б - логарифмическая шкала, М (см. текст)

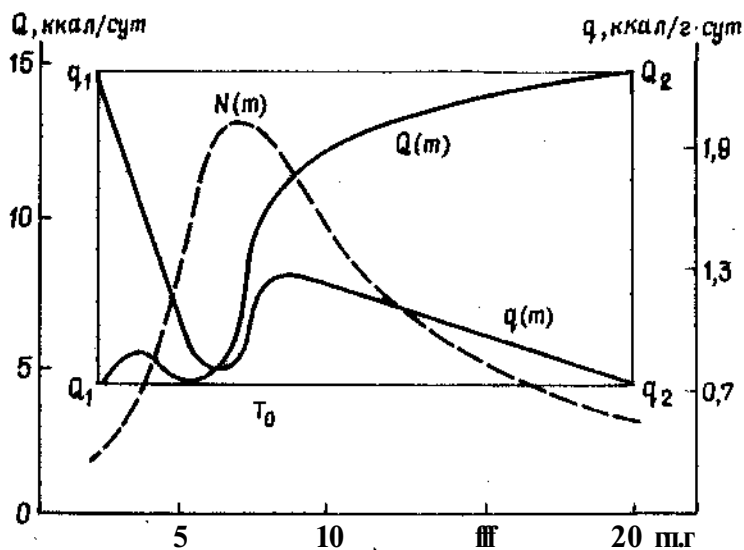


Рис. 54. Совмещение в одном фазовом пространстве абсолютного ( $Q$ ) и удельного ( $q$ ) метаболизма землероек р. Sceloporus, обитающих на территории Евразии и Северной Америки:  $N(m)$  - кривая распределения массы у представителей этого рода

$$\begin{cases} P(m_1) = Q(m_1), \\ P(m_2) = Q(m_2). \end{cases} \quad (5)$$

Таким образом, коэффициенты  $a$  и  $\beta$  (3) определяются из системы уравнений

$$\begin{cases} aq_1 + \beta = Q_1, \\ aq_2 + \beta = Q_2, \end{cases} \quad (6)$$

определятели которой совпадают с приращениями функций на отрезке  $[m_1, m_2]$ , которые будем называть "разностью потенциалов, приложенных к биосистеме":

$$D = \Delta P, \quad -\Delta Q = -\Delta C \cdot O,$$

$$D = \epsilon - \beta, \quad = \Delta b,$$

$$D = \epsilon \cdot G, \quad \sim \Delta c < 2c = -\Delta \hat{c},$$

где через  $F(m)$  обозначено произведение  $Q(m)$  и  $q(m)$ . Итак, найдены коэффициенты линейного преобразования (4)

$$o = \frac{\Delta b}{\Delta c}, \quad \# = \frac{\Delta F}{\Delta c} \quad (7)$$

Заметим, что преобразование выравнивает размерность  $P(m)$  и  $Q(m)$ . Впрочем, это тривиально, ведь  $P(m)$  есть  $q(m)$ , "прочитанное" в шкале  $Q(m)$ .

Точка пересечения, очевидно, является корнем уравнения  $P(m) = Q(m)$ . Преобразуем его, используя уравнения (6) и (7):

$$\frac{\Delta b}{\Delta c} + \frac{\Delta F}{q(m)} = \frac{\Delta F}{Q(m)} \quad (8)$$

Тогда, действительно, в точке «!» минимизируется функция  $K(m)$ , если в уравнение (3) подставить значения коэффициентов  $o$  и  $\beta$  из уравнения (7).

Для одновременного решения уравнения пересечения (8) и минимизации  $R(m)$ , заметим, что функция не изменяет свой минимум при сдвиге на константу. Поэтому положим  $\beta = 0$ , тогда из  $Q = qm$ , выражений (7) и (8) следует формула для определения энергооптимума

$$m = \hat{m} \quad (9)$$

т.е. энергооптимум как бы уравнивает "разности потенциалов, приложенных к биосистеме":

$$\Delta Q = -m \Delta q.$$

Знак минус означает убывание  $q$  при возрастании  $m$ . Выразим энергооптимум через границы размерного ряда. Из уравнений (2), (1) и (6) имеем

$$F(m) = a^2 m^2 b^{-1} \quad (10)$$

Из  $0 = 0$  и (7) получаем  $b = 1/2$ , тогда  $Q = q \sqrt{m} n q = a / \sqrt{m}$ , откуда следует формула среднего геометрического

$$m_0 = \sqrt{m_1 m_2}. \quad (11)$$

Таким образом, энергооптимум по методу пересечения является средним геометрическим границ размерного ряда. Это позволяет доказать, что размерный и энергетический оптимумы действительно совпадают. Следовательно, сугубо эмпирический подход, качественный анализ существующих данных и математический анализ дают основание говорить об их совпадении. При логарифмировании

среднего геометрического выясняется, что энергооптимум является серединой размерного ряда в логарифмической шкале:

$$\lg^* m_0 = \frac{1}{2}(\lg^* m_1 + \lg^* m_2). \quad (12)$$

Согласно правилу Хеммингса [234], плотность распределения становится симметричной в логарифмической шкале, т.е. мода  $NQ_{gm}$  находится в центре размерного ряда. Следовательно, размерный оптимум совпадает с энергооптимумом. Поэтому в дальнейшем не будем различать их, называя просто оптимумом биосистемы точку  $t_{opt}$ . В качестве простого следствия формулы среднего геометрического отметим явление смещения оптимума в сторону нижней границы размерного ряда, т.е.  $m_{opt} < 0,5 (m_1 + m_2)$ . Действительно, среднее геометрическое меньше среднего арифметического.

В заключение в качестве иллюстрации применимости метода вычислим оптимальную массу тела для рода бурозубок (*Sorex*) по формуле (11). Зверьки этого рода характеризуются максимальной массой тела, равной 20,0 г, и минимальной - около 2 г, при среднем значении  $t_c = 7,0$ . Оптимум, рассчитанный по указанной формуле, равняется  $m_0 = 6,3$ , т.е. точность формулы среднего геометрического оказывается достаточно высокой (рис. 54),

## ПРИЛОЖЕНИЕ 2

Как указывал один из основоположников энергетики популяций Р.МакАртур [252], наиболее полно взгляды американских экологов изложены в статье ДисРаугардена [274], поэтому мы кратко перескажем ту часть этой большой статьи, которая касается энергетики популяций.

Исходя из закона сохранения энергии-фундаментальное уравнение теории экологической энергетики, т.е. балансовое энергетическое уравнение, можно записать в таком виде:

$$dL^i = L^{i+1} - L^i = \lambda_{in}^i - \lambda_{out}^i.$$

Здесь приняты обозначения, которые использовал основатель трофодинамического подхода в экологии Р.Л.Линдеман [251].  $L^i$  - общее количество энергии, накопленное популяцией к моменту начала размножения (период скрещивания). Предполагается, что к этому времени гонады взрослых животных созревают. Калорийное содержание самцов и самок считается равным. Индексами обозначаются генерации.  $A_j$  - общее количество энергии, потребленной популяцией от периода скрещивания  $i$ -й генерации до периода скрещивания  $(i+1)$ -й генерации.  $\lambda_{out}^i$  - общее количество энергии, рассеянной популяцией за то же время.

Энергия, рассеянная популяцией, может быть разделена на три категории. Первая из них - это энергия, высвобождаемая взрослыми животными по окончании скрещивания. Обозначим через  $E$  усредненную калорийность взрослых самцов и самок, а через  $e$  - усредненную калорийность зигот,  $2m$  - среднее число зигот, выделяемых при спаривании. Калорийное содержание взрослого животного после спаривания в среднем равно  $E - me$ . Тогда общее количество энергии, выделенной телами взрослых особей после спаривания, равняется  $(E - me)N_j$ , где  $N_j$  - численность животных  $i$ -й генерации. Вторую категорию рассеянной энергии представляет энергия, рассеянная легкими животных  $i$ -й генерации, которые дожили от стадии зиготы до периода скрещивания (энергия дыхания). Пусть  $I$  - усредненная энергия, рассеянная одним организмом этой категории, а  $f$  - доля зигот, доживших до времени скрещивания. Тогда общее количество энергии, рассеянной на дыхание, составит  $HfmN_j$ , если принять, что имело место  $L/2$  спариваний. К третьей категории относится часть энергии, выделившейся при разложении тел тех животных, которые не дожили от зиготы до половой зрелости. Можно принять, что в среднем количество энергии, рассеянной одним организмом таким путем, равняется  $e$ , т.е. средней калорийности зиготы, но при этом надо также принять, что энергия, рассеянная организмом до смерти, не была усвоена им при жизни. Тогда энергия данного типа может быть представлена как  $(1 - f)mN_j$ , следовательно, общее количество энергии, рассеянной популяцией, будет равно

$$\lambda_{out}^i = [E - me + Hfm + e(1 - f)m] N_j$$

Энергия, рассеянная популяцией, может быть представлена в более простой форме. Если принять, что  $R$  — это среднее количество энергии, рассеянной организмом (ем или иным путем за время жизни от зиготы до периода скрещивания, а  $I$  — доля рассеянной энергии, которая действительно прошла через клеточные мембраны и film удержана организмом, то

$$\lambda_{in}^i = R i f m N_i.$$

Всё предыдущие рассуждения можно обобщить, если через  $D$  обозначить рассеиваемую одним организмом энергию, а через  $f$  — потребленную:

$$D = E - m e + H f m + e(l - f)m,$$

$$I = R f m.$$

Действительные значения  $D$  и  $f$  имеют размерность [энергия/организм]. Энергетическое балансовое уравнение может быть записано в таком виде:

$$D \lambda^i = J I V_j - D N_j. \quad (1)$$

Здесь  $I$  и  $f$  — являясь усредненными индивидуальными характеристиками, представляют соответственно энергию, потребленную и рассеянную популяцией. С этой точки зрения специфическая модель, где  $f$  и  $D$  зависят от плотности, будет иметь вид

$$D(N) = f(N) (1 - dIV),$$

$$f(N) = f_0 (1 - cIV),$$

где  $f_0$  и  $I_0$  — значения диссипации и потребления при отсутствии перенаселенности, а  $f$  и  $I$  — факторы, учитывающие перенаселенность. Подставив значения уравнений (2) в (1), получим энергетическое балансовое уравнение, зависящее от плотности:

$$D \lambda^i = f_0 (1 - cIV) N_j - D_0 (1 - dN_j) N_j. \quad (3)$$

Это уравнение экологической энергетики является аналогом логистического уравнения популяционной динамики

$$dN_j = r N_j \frac{(K - N_j)}{K}. \quad (4)$$

Сравним энергетическое балансовое уравнение с логистическим. Предположим, что  $f_0$  соответствует среднему калорийному содержанию взрослых особей незадолго до скрепления, следовательно:

$$f_0 = E N_r$$

Если  $E$  само по себе не изменяется от генерации к генерации, то

$$D \lambda^i = E A N_r. \quad (5)$$

Согласно уравнению (5) логистическое уравнение (4) можно умножить на  $E$  и приравнять энергетическому балансовому уравнению (3). При равенстве коэффициентов при  $N$  и  $N^2$  получим

$$z = (I/F)(f_0 - O_0),$$

$$K = f_0 - I \lambda. \quad (6)$$

Выражения (6) представляют внутреннюю, присущую популяции, скорость ее роста и емкость среды для исследуемого вида животных в терминах, более привычных для экологов-энергетиков.

Выражения для  $z$  и  $K$  до некоторой степени МОГУТ интерпретироваться в терминах:  $z$  — коэффициент пропусктивности и эффективности. Для большинства биологических систем можно принять, что потребленная энергия впоследствии будет запасена в биомассе или тем или иным способом рассеяна. Если продуктивная часть такой системы определяется количеством энергии, накопленной в биомассе за единицу времени, то вполне понятно, что продуктивность будет равна потреблению минус диссипация. Если эффективность системы определяется отношением количества энергии, запасенной в биомассе, к количеству потребленной энергии, то эффективность может быть также оценена как разность между потребленной энергией и диссипацией, деленная на количество потребленной энергии.

Из приведенных выше выкладок вытекают некоторые очень важные следствия. В сезонно изменяющейся среде естественный отбор будет благоприятствовать увеличению численности К-фенотипов, если сезон роста будет становиться дольше, а сезон покоя (спячки) мягче. Следовательно, больше видов и численности, связанных с К-отбором, следует ожидать в тропических регионах, чем в умеренных широтах. Кроме того,  $z$  пропорционально индивидуальной средней продуктивности при отсутствии перенаселенности, а  $K$  равно индивидуальной средней продуктивности при тех же условиях, деленной на меру чувствительности к плотности населения. Следовательно, должно ожидать, что некоторые тропические виды животных обнаружат меньшую продуктивность при низкой плотности и большую продуктивность при высокой плотности, чем близкие к ним виды умеренных широт.

Из приведенных выше выкладок вытекают некоторые очень важные следствия. В сезонно изменяющейся среде естественный отбор будет благоприятствовать увеличению численности К-фенотипов, если сезон роста будет становиться дольше, а сезон покоя (спячки) мягче. Следовательно, больше видов и численности, связанных с К-отбором, следует ожидать в тропических регионах, чем в умеренных широтах. Кроме того,  $z$  пропорционально индивидуальной средней продуктивности при отсутствии перенаселенности, а  $K$  равно индивидуальной средней продуктивности при тех же условиях, деленной на меру чувствительности к плотности населения. Следовательно, должно ожидать, что некоторые тропические виды животных обнаружат меньшую продуктивность при низкой плотности и большую продуктивность при высокой плотности, чем близкие к ним виды умеренных широт.



ПРИЛОЖЕНИЕ 3

РАСЧЕТ ПАРАМЕТРОВ УРАВНЕНИЯ  
ПРЯМОЛИНЕЙНОЙ РЕГРЕССИИ  
ПРИ ПЕРЕХОДЕ К БЕЗРАЗМЕРНОЙ СИСТЕМЕ КООРДИНАТ

Уравнение прямолинейной регрессии

$$Y = BX + A \quad (1)$$

в безразмерной системе координат примет вид

$$\Gamma = BX + A' \quad (2)$$

По определению перехода в безразмерной системе координат  $X = X/X_0$  и  $\Gamma = Y/Y_0$ . Подставляя значения  $A'$  и  $\Gamma$  в уравнение (2), получаем

$$Y/Y_0 = B X/X_0 + A'$$

или

$$Y = BXY_jX_n + A'Y_0 \quad (3)$$

Теперь сравнивая уравнения (1) и (3), имеем

$$BX + A = BXY_jX_n + A'Y_0 \quad (4)$$

Из уравнения (4) получаем  $B = B' Y_0/X_0$  и  $A = A' Y_0$ , откуда окончательные выражения для  $B$  и  $A'$  будут иметь вид

$$B = Y_0/X_0, \quad A' = A/Y_0$$

Таким образом, формулы перехода к параметрам уравнения в безразмерной системе координат ( $B$  и  $A'$ ) были получены заменой в уравнении (2) неизвестных значений ( $X$  и  $\Gamma$ ) известными ( $X_0$ ,  $Y_0$ ,  $X$ ,  $Y$ ). Следовательно, для расчета параметров уравнения ( $B'$  и  $A'$ ) не обязательно переводить каждое экспериментальное значение в безразмерную систему координат. Достаточно вычислить параметры уравнения в обычной (нормальной) системе координат и по найденным значениям ( $Y$  и  $A$ ), воспользовавшись формулами перехода к безразмерной системе координат, определить параметры уравнения ( $B$  и  $A'$ ).

ПРИЛОЖЕНИЕ 4

НЕКОТОРЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ ПО ПОВОДУ ВЫБОРА  
НОРМИРУЮЩЕГО ДЕЛИТЕЛЯ  
ПРИ ИНТЕГРАЛЬНОЙ ОЦЕНКЕ ОРГАНИЗМА

При одновременном рассмотрении различных количественных признаков возникают трудности, связанные с разной их размерностью. Поэтому необходимо преобразование, которое позволило бы оценивать организм, совокупность и популяцию по комплексу разноразмерных признаков. Для того чтобы избавиться от размерности, необходимо произвести нормирование исходных значений, т.е. разделить их на некоторую величину. При этом, в принципе, в качестве нормирующего делителя может быть использована любая величина, отличная от нуля. Если в качестве точки отсчета принять минимальное значение признака в совокупности, то нормированные величины будут принимать значения от 1 до  $X_{max}/X_{min}$ , если нормирование проводить при помощи максимального значения признака, то от  $X_{min}/X_{max}$  до 1.

Использование нормированного отклонения  $x = (y - M)/\sigma$  при интегральной оценке организма, как предлагается в (5), не дает желаемого результата, так как возможна неопределенность  $KCV$  (например, при  $X_i^* = -2, -1, 0, 1, 2$ ;  $\sum f_i^* = 0$ , а  $KCV = 100 \sigma/\sigma \rightarrow$  неопределенность). В таком случае логично было бы использовать абсолютное значение нормированного отклонения  $|x|$  и  $|x| = 1$  - ЛОМ. Однако при равнозначных, но разнонаправленных отклонениях от среднего арифметического рассматриваемых признаков ( $X_i^* = -2, -2, -2, 2, 2, 2$ ;  $X_i^* = 2, 2, 2, 2, 2, 2$ ;  $Mf(CV) = 2$ , а  $\sigma = 0$ , следовательно,  $KCV = 0$ ) возникает видимость отсутствия изменчивости по комплексу исследованных признаков, хотя она налично.

Использование в качестве нормирующего делителя среднего арифметического значения для каждого признака из их совокупности имеет и то преимущество, что операция нормирования не влияет на величину коэффициента вариации любого из признаков, т.е. не препятствует традиционному исследованию изменчивости количественных признаков. Рассмотрим доказательство последнего положения. Итак,

$$\sigma = \frac{\sqrt{\sum (X-M)^2}}{n-1}, \quad \sigma = \sqrt{\frac{\sum (X/M-1)^2}{n-1}}$$

Так как  $CV = 100 \sigma/M$ , то, введя  $M$  в подкоренное выражение, получим

$$CV = 100 \frac{\sqrt{\sum (X-M)^2}}{AP(n-1)} = 100 \frac{\sqrt{\sum (\frac{X^2}{M^2} - \frac{2X}{M} + 1)}}{11-1} = 100 \frac{\sqrt{\sum (\frac{X}{M} - 1)^2}}{n-1}$$

И значит  $CV = 100 \sigma^*$ . Так как  $CV^* = \sum \sigma^*/M^* nM^* = 1$ , то  $CV = 100 \sigma^* = CV^*$ . Следовательно,  $CV = CV^*$ , что и требовалось доказать.

1. *Абатуров Б.Д.* // Фитофаги в растительных сообществах. - М. : Наука, 1984. - С. 31-42.
2. *Апала Ф.* Введение в популяционную и эволюционную генетику. - М. : Мир, 1984. - 232 с.
3. *Алпатов В.В.* // Рост животных. - М. ; Л., 1935. - С. 326-366.
4. *Алтухов Ю.П.* Генетические процессы в популяциях. - М. : Наука, 1983. - 279 с.
5. *Алтухов Ю.П., Животовский Л.А., Садыков С.С., Калабушкин Б.А.* // Докл. АН СССР. - 1976. - 227, № 1. - С. 212-215.
6. *Алтухов Ю.П., Сарсенбаев Н.А.* // Там же. - 1980. - 253, № 6. - С. 1469-1473.
7. *Андерсон Т.* Введение в многомерный статистический анализ. - М. : Физматгиз, 1963. - 500 с.
8. *Артемов Ю. Т.* // Микроэволюция. - Казань, 1981. - Вып. 1. - С. 41-63.
9. *Аршавский Н.А.* // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. - 1966. - 2, №6. - С. 373-380.
10. *Бауэр Э.С.* Теоретическая биология. - М. : Изд-во ВИЭМ, 1935. - 235 с.
11. *Башениш Н.&* Пути адаптации мышевидных грызунов. - М. : Наука, 1977. - 355 с.
12. *Башениш Н.В.* Европейская рыжая полевка. - М. : Наука, 1977. - 352 с.
13. *Берг Л. С.* Труды по теории эволюции - Л. : Наука, 1977. - 387 с.
14. *Берри Р.Дж.* // Успехи современной териологии. - М. : Наука, 1977. - С. 5-17.
15. *Бронсон Ф.Г.* // В мире наука - 1984. - № 5. - С. 70-78.
16. *Бэр КМ.* История развития животных. Наблюдения и размышления. - Л. : Изд-во АН СССР, 1950. - Т. 1. - 466 с.
17. *Василевич В.И.* Очерки теоретической фитоценологии. - Л. : Наука, 1983. - 246 с.
18. *Викторов Г.А.* // Современные проблемы экологии. - М. : Изд-во Моск. ун-та, 1973. - С. 88-120.
19. *Вигсон А.К.* // В мире науки. - 1985. - № 12. - С. 122-132.
20. *Виноградов Б.С.* Материалы По динамике фауны мышевидных грызунов в СССР : Ист. обзор массовых размножений / Наркомзем СССР. - Л., 1934. - 62 с.
21. *Галл Я.М.* // Вопросы развития эволюционной теории в XX веке. - Л. : Наука, 1979. - С. 50-63.
22. *Гаузе Г.Ф.* // Зоол. журн. - 1935. - 14, вып. Z - С. 243-267.
23. *Герасимов Св.* // Изв. на Зоол. ин-т с музей. - 1969. - 29. - С. 83-118.
24. *Дажо Р.* Основы экологии. - М. : Прогресс, 1975. - 415 с.
25. *Дарвин Ч.* Происхождение видов. - М. : Сельхозиздат, 1952. - 467 с.
26. *Дубинин Н.П., Алтухов Ю.П., Курбатова О.Л., Сусков И.И.* // Докл. АН СССР. - 1976. - 230, № 4. - С. 957-960.
27. *Дубинин Я.Л., Глембоцкий Я.Л.* Генетика популяций и селекция. - М. : Наука, 1967. - 591 с.
28. *Дунаева Т.Н.* // Тр. Ин-та географии АН СССР. - 1948. - 41. - С. 78-144.
29. *Дюльдин А.А.* // Экология. - 1973. - № 6. - С. 97-99.
30. *Дюльдин А.А.* // Журн. общ. биологии - 1974. - 35, № 3. - С. 386-393.
31. *Дюльдин А.А., Межжерин В.А.* // Бионика и математическое моделирование в биологии. - Киев, 1969. - Т. 1. - С. 109-124.
32. *Егоров Ю.Е.* // Зоол. журн. - 1974. - 53, вып. 5. - С. 684-691.
33. *Емельянов И.Г.* // I Междунар. териол. конгр. - М. : ВИНТИ, 1974. - Т. 1. - С. 209-210.
34. *Емельянов И.Г.* // Тр. II Всесоюз. совет, по млекопитающим. - М. : Изд-во Моск. ун-та, 1975. - С. 75-78.
35. *Емельянов И.Г.* // Веста, зоологии. - 1976. - № 3. - С. 14-19.
36. *Емельянов И.Г.* // Биоценология, антропогенные изменения растительного покрова и их прогнозирование. - Киев : Наук. думка, 1978. - С. 112.
37. *Емельянов И.Г.* // Изученность териофауны Украины, ее рациональное использование и охрана. - Киев : Наук. думка, 1988. - С. 68-76.
38. *Емельянов И.Г., Золотухина СИ.* // Вестн. зоологии. - 1975. - № 4. - С. 45-50.
39. *Емельянов И.Г., Межжерин В.А., Михалевич О.А.* // Там же. - 1986. - № 3. - С. 46-57.
40. *Емельянов И.Г., Михалевич О.А.* // Некоторые вопросы экологии и морфологии животных. - Киев : Наук. думка, 1975. - С. 16-18.
41. *Емельянов И.Г., Михалевич О.А., Золотухина СИ.* // Вестн. зоологии. - 1978. - № 1. - С. 3-8.
42. *Емельянов СВ.* // Зоол. журн. - 1966. - 45, вып. 3. - С. 321-333.
43. *Емельянов СВ.* // Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе ЭВОЛЮЦИИ - М. : Наука, 1968. - С. 9-21.
44. *Животовский Л.А.* // Журн. общ. биол. - 1980. - 41, № 2. - С. 177-191.
45. *Животовский Л.А.* Интеграция полигенных систем в популяциях. - М. : Наука, 1984. - 183 с.
46. *Животовский Л.А., Алтухов Ю.П.* // Докл. АН СССР. - 1980. - 25, № 2. - С. 473-476.
47. *Заварзин Г.А.* Фенотипическая систематика бактерий. Пространство логических возможностей. - М. : Наука, 1974. - 142 с.
48. *Заика В.Е.* // Экология моря. - 1981. - Вып. 7. - С. 3-9.
49. *Захваткин А.А.* Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. - М. : Сов. наука, 1949. - 395 с.
50. *Злотин Р.И., Ходашова КС.* Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. - М. : Наука, 1974. - 199 с.
51. *Ивантер Э.В.* Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. - Л. : Наука, 1975. - 246 с.
52. *Ивлев В.С.* // Зоол. журн. - 1963. - 42, вып. 10. - С. 567-582.
53. *Ищенко В.Г.* // Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция : Тез. докл. совет, по внутривидовой изменчивости и эволюции. - Свердловск, 1964. - С. 50-51.
54. *Ищенко В.Г.* // Тр. совещ. по внутривидовой изменчивости и микроэволюции. - Свердловск, 1966. - С. 357-360.
55. *Ищенко В.Г.* Опыт использования аллометрических уравнений для изучения внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Свердловск. 1967. - 16 с.
56. *Ищенко В.Г.* // Экологические основы адаптации животных. - М., 1967. - С. 91-97. - (Тр. Моск. о-ва испытателей природы. - Отд. биол.; Т. 25).
57. *Калабухов НИ.* // Журн. общ. биологии. - 1946. - 7, № 6. - С. 118-128.
58. *Калабухова НИ.* // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. - 1953. - 58, вып. 3. - С. 25-39.

59. Канеп СВ. // Веста. Ленингр. ун-та. - 1967. - № 9. - С. 39-43.
60. Канторович Р.А. // Вопр. вирусологии. - 1956. - № 2. - С. 56-71.
61. Капланский СЯ. // Рост животных. - М.; Л., 1935. - С. 281-325.
62. Кашкаров ДН. Основы экологии животных. - М.; Л.: Медгиз, 1938. - 602 с.
63. Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. - М.: Мир, 1979. - 362 с.
64. Коли Г. Анализ популяций позвоночных. - М.: Мир, 1979. - 362 с.
65. Колчинский Э.И. Ц В.И.Вернадский и современная наука: Тез. докл. междунар. симп., посвящ. 125-летию со дня рожд. В.И.Вернадского, 4 марта 1988. - Л., 1988. - С. 27-28.
66. Корзинкина ЕМ. // Тр. Аркт. НИИ. - 1946. - 194. - С. 74-113.
67. Кошкина Т.В. // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. - 1966. - 71, вып. 3. - С. 14-26.
68. Кошкина Т.В. // Фауна и экология грызунов. - 1970. - Вып. 9. - С. 11-61.
69. Краснощекое Г.П. // Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. - Новосибирск: Наука, 1975. - С. 34-52.
70. Куксов В.А. Ц Тр. НИИ сел. хоз-ва Крайнего Севера. - 1969. - 62. - С. 176-179.
71. Кун Т. Структура научных революций. - М.: Прогресс, 1977. - 300 с.
72. Кучерук ВВ., Доброхотов Б.П., Мещерякова И.С., Некрасова Л.И. // Зоол. журн. - 1976. - 55, выи 3. - С. 421-425.
73. Ламарк. Философия зоологии. - М.; Л.; Биомедгиз, 1935. - Т. 1. - 330 с.
74. Левченко В.Ф. // В.И.Вернадский и современная наука: Тез. докл. междунар. симп., посвящ. 125-летию со дня рожд. В.И.Вернадского, 4 марта 1988. - Л., 1988. - С. 28-30.
75. Любищев А.А. Проблемы формы систематики и эволюции организмов. - М.: Наука, 1982. - 278 с.
76. Магомедмирзаев М.М. Анализ структуры изменчивости морфологических признаков высших растений и его использование в решении общих и прикладных задач популяционной биологии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. - Л., 1977. - 35 с.
77. Майр Э. Зоологический ввд и эволюция. - М.: Мир, 1968, - 592 с.
78. Максимов А.А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. - Новосибирск: Наука, 1984. - 250 с
79. Максимов А.А., Ермаков Л.И. Циклические процессы в сообществах животных. - Новосибирск: Наука, 1985. - 236 с.
80. Мандей К. // Механизмы биологической конкуренции. - М.: Мир, 1964. - С. 211-241.
81. Матвеев Б.С. Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции. - М.: Наука, 1968. - С. 22-37.
82. Машуров А.М. Генетические маркеры в селекции животных. - М.: Наука, 1980. - 318 с
83. Межжжерин В.А. Ц Бионика. Моделирование биосистем. - Киев: Наук. думка, 1967. - С. 56-82.
84. Межжжерин В.А. // Материалы по четвертичному периоду Украины. - Киев, 1969. - С. 144-154.
85. Межжжерин В.А. // Экология. - 1970. - № 6. - С. 52-61.
86. Межжжерин В.А. // Докл. АН СССР. - 1971. - 200, № 5. - С. 1222-1226.
87. Межжжерин В.А. // Диалектико-материалистический анализ основных методов исследования в биологии и медицине. - Киев: Вища шк., 1972. - С. 166-175.
88. Межжжерин В.А. // Системные исследования. - М.: Наука, 1974. - С. 100-136.
89. Межжжерин В.А. // Журн. общей биологии. - 1975. - 36, №4, - С. 504-521.
90. Межжжерин В.А. // Четвертичный период. - 1976. - Выа 16. - С. 113-121.
91. Межжжерин В.А. Ц Вести. зоологии. - 1977. - № 3. - С. 32-37.
92. Межжжерин В.А. // Изв. АН СССР. Сер. биол. - 1979. - № 3. - С. 354-361.
93. Межжжерин В.А. // Экология. - 1979. - № 5. - С. 5-12.
94. Межжжерин В.А. Механизмы и приспособительное значение явления зимней депрессии массы тела землероек. - Киев, 1982. - 57 с. - Деп. в ВИНТИ 26.05.82, №2914-82.
95. Межжжерин В.А. // Экология. - 1987. - № 5. - С. 15-22.
96. Межжжерин В.А. Рассказы об экономии природы. - Киев: Вища шк., 1988. - 175 с.
97. Межжжерин В.А. Ц Журн. общ. биологии. - 1990. - № 2. - С. 185-195.
98. Межжжерин В.А., Гречина АС, Важенит ИИ. // Изв. АН СССР. Сер. биол. - 1983. - №6. - С. 851-862.
99. Межжжерин В.А., Дюльдин А.А. // Энергетические аспекты роста и обмена водных животных. - Киев: Наук. думка, 1972. - С. 143-145.
100. Межжжерин В.А, Емельянов ИЛ, Михалевич О.А. // Количественные методы в экологии животных. - Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 1980. - С. 89-90.
101. Межжжерин В.А., Емельянов И.Г., Михалевич О.А. // Вестн. зоологии. - 1985. - №4. - С. 3-14.
102. Межжжерин В.А, Емельянов И.Г., Михалевич О.А. // Там же. - 1986. - № 1. - С. 46-57.
103. Межжжерин В.А, Кальниш В.В., Ищенко АИ. // Докл. АН СССР. - 1975. - 225, №1. - С. 205-206.
104. Межжжерин В.А., Мельникова Г.Л. // Тез. докл. респ. науч. конф. по пробл. "Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного и животного мира". - Симферополь, 1965. - С. 78-81.
105. Межжжерин В.А, Мельниченко И.П. // Журн. общ. биологии. - 1969. - 42, № 2. - С. 124-136.
106. Межжжерин В.А, Михалевич О.А. // Экология. - 1983. - № 5. - С. 49-56.
107. Мещерякова ЕС, Дунаева Т.Н. // Зоол. журн. - 1976. - 55, вып. 5. - С. 178-184.
108. Многолетние показатели развития зоопланктона озер. - М.: Наука, 1973. - 202 с
109. Назаренко И.И., Шпет Г.И. // Рост животных. - М.; Л., 1935. - С. 164-208.
110. ПО. Насимович А., Новиков Г., Семенов-Тянь-Шанский О. // Фауна и экология грызунов. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1948. - ВЫП. 3. - С. 203-261.
111. Новиков Г.А. Очерк истории экологии животных. - Л.: Наука, 1980. - 286 с.
112. Новоженев Ю.И. Ц Журн. общ. биологии. - 1989. - 50, № 2. - С. 171-183.
113. Одум Ю. Основы экологии. - М.: Мир, 1975. - 740 с.
114. Оленев В.Г. Сезонные изменения некоторых морфо-физиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяций: Автореф. дис.... канд. биол. наук. - Свердловск, 1964. - 22 с.
115. Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. - М.: Мир, 1973. - 227 с.
116. Покровский АВ. Ц Тр. Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР. - 1966. - Вып. 51. - С. 95-106.
117. Покровский А.В., Большаков В.Н. // Acta theriol. - 1969. - 14, № 2. - С. 11-19.
118. Поляков Г.Д., Каневская Н.К. // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. - М.: Наука, 1979. - С. 195-214.
119. Поляков И.Я. Ц Современные проблемы экологии. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1973. - С. 121-144.
120. Рафес П.М. // Фитофаги в растительных сообществах. - М.: Наука, 1980 - С. 43-62.

121. *Реймерс И.Ф., Яблоков А.Н.* Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы. - М.: Наука, 1982. - 144 с.
122. *Рикпефс Р.* Основы общей экологии. - М.: Мир, 1979. - 424 с.
123. *Рогинский Я.Я., Левин М.Ф.* Основы антропологии. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1955. - 502 с.
124. *Розен Р.* Принцип оптимальности в биологии. - М.: Мир, 1969. - 215 с.
125. *Россолимо О.Л., Павлинов И.Я.* // Зоол. журн. - 1977. - 56, вып. 3. - С. 450-457.
126. *Россолимо О.Л., Павлинов И.Я.* // Вести, зоологии. - 1978. - № 3. - С. 13-20.
127. *Ростова Я.С.* // Исследование биол. систем математическими методами. - Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1985. - С. 35-50. - (Тр. биол. НИИ Ленингр. гос. ун-та, №37).
128. *Северцов А.Н.* Морфологические закономерности эволюции. - М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. - 325 с.
129. *Северцов А.Н.* Главные направления эволюционного процесса. Морфологическая теория эволюции. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1967. - 202 с.
130. *Северцов А.С.* // Проблемы микроэволюции. - М., 1988. - С. 37-38.
131. *Северцов С.А.* // Зоол. журн. - 1930. - 10, вып. 2. - С. 127-153.
132. *Северцов С.А.* Проблемы экологии животных. - М.: Изд-во АН СССР, 1951. - 171 с.
133. *Селье Г.* Очерки об адаптационном синдроме. - М.: Медицина, 1960. - 254 с.
134. *Свириденко П.А.* Размножение и гибель мышевидных грызунов. - Л.: Наука, 1934. - 58 с.
135. *Сдобников В.М.* // Тр. Аркт. НИИ. - 1957. - 205. - С. 109-125.
136. *Силантьев А.А.* // Тр. экспедиции Леса департамента. Науч. отд. - 1898. - 4, вып. 2. - С. 1-180.
137. *Симпсон Дж.Г.* Темпы и формы эволюции. - М.: Изд-во АН СССР, 1948. - 412 с.
138. *Слоним А.Д.* Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. - М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. - 456 с.
139. *Смирнов В.С.* // Применение количественных методов в экологии. - Свердловск, 1979. - С. 117-124.
140. *Смирнов В.С., Брусныши И.Я.* // Экология. - 1972. - № 3. - С. 20-27.
141. *Соколов Я.П., Ча Н.И.* // Докл. на VIII науч. сес. Якут. фил. АН СССР. - Якутск, 1957. - С. 148-156.
142. *Соломон Г.* // Классификация и кластер. - М.: Мир, 198а - С. 129-147.
143. *Стеббинс Дж.Л., Айала \*Х.* // В мире наука - 1985. - № 9. - С. 38-50.
144. *Строгое А.К.* // Исследования по экологии, динамике численности и болезням млекопитающих Якутии. - М., 1964. - С. 60-174.
145. *Терентьев Я.Д.* // Рус. гидробиол. журн. - 1928. - 7, № 3/4. - С. 28-34.
146. *Терентьев П.В.* // Веста Ленингр. ун-та. - 1959. - 9, № 2. - С. 137-149.
147. *Терентьев П.В.* // Применение математических методов в биологии. - Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1960. - Вып. 1. - С. 27-36.
148. *Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В.* Краткий очерк теории эволюции. - М.: Наука, 1977. - 297 с.
149. *Ткачев А.В.* // Экология. - 1976. - № 2. - С. 30-36.
150. *Туманов Я.Л.* // Зоол. журн. - 1972. - 51, вып. 5. - С. 694-703.
151. *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. - Л.: Прогресс, 1980. - 327 с.
152. *Уоддингтон К.* Морфоогенез и генетика. - М.: Мир, 1964. - 259 с.
153. *Ушаков Б.П., Бугаева Е.А., Виноградова А.Н., Джамусова Т.А.* // Цитология. - 1977. - 19, К» 1. - С. 76-81.
154. *Фролов Ю.П.* // Искусственное увеличение видовой продолжительности жизни: Тез. докл. Нсима, Москва, 8-10 дек. 1980. - М., 1980. - С. 15-16.
155. *Ходашова КС Ц* Зональные особенности населения наземных животных. - М.: Наука, 1966. - С. 67-89.
156. *Хохряков А.П. Ц* Журн. общ. биологии. - 1973. - № 4. - С. 488-502.
157. *Цалкин В.И. Ц* Зоол. журн. - 1944. - 23, вып. 4. - С. 678-685.
158. *Цейнер ф* Плейстоцен. - М.: Изд-во иностр. лит., 1963. - 502 с.
159. *Чернявский Ф.Б.* // Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. - Новосибирск: Наука, 1975. - С. 13-21.
160. *Чернявский Ф.Б. Ц* Тез. докл. II Всесоюз. съезда териол. о-ва. - М.: Наука, 1978. - С. 210-212.
161. *Чернявский Ф.Б. Ц* Зоол. журн. - 1979. - 58, вып. 4. - С. 553-563.
162. *Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В.* Популяционные циклы леммингов в Арктике. Экологические и эндокринные аспекты. - М.: Наука, 1982. - 164 с.
163. *Четвериков С.С. Ц* Журн. общ. биологии. - 1926. - Вып. 1-4. - С. 3. 54.
164. *Шварц СС Ц* Зоол. журн. - 1958. - 35, вып. 2. - С. 245-267.
165. *Шварц СС Ц* Тр. Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР. - Свердловск, 1959. - С. 3-127.
166. *Шварц СС Ц* Там же. - 1960. - Вып. 21. - С. 3-87.
167. *Шварц СС Ц* Там же. - 1963. - С. 3-145.
168. *Шварц СС Ц* Зоол. журн. - 1963. - 42, вып. 3. - С. 198-202.
169. *Шварц СС Ц* Там же. - 1968. - 29, № 1. - С. 25-40.
170. *Шварц СС Ц* Современ. проблемы экологии. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1973. - С. 3-18.
171. *Шварц СС* Экологические закономерности эволюции. - М.: Наука, 1980. - 278 с.
172. *Шварц СС, Большаков В.Н.* // Тр. Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР. - 1979. - Вып. 122. - С. 3-20.
173. *Шварц СС, Ищенко В.Г., Овчинникова Н.А. и др. Ц* Журн. общ. биологии. - 1964. - 25, № 6. - С. 417-433.
174. *Шварц СС, Смирнов В.С., Добринский Л.Н.* - Свердловск, 1968. - 395 с. - (Тр. Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР).
175. *Шилов И.А.* Эколого-физиологические основы популяционных изменений у животных. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977. - 262 с.
176. *Шмальгаузен И. Ц* 36. пр. Биол. ин-ту. - 1927. - Вып. 2. - С. 77-103.
177. *Шмальгаузен И.И.* // Рост животных. - М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. - С. 8-60.
178. *Шмальгаузен И.И.* // Там же. - С. 61-73.
179. *Шмальгаузен И.И.* // Там же. - С. 74-84.
180. *Шмальгаузен И.И. Ц* Журн. общ. биологии. - 1940. - 1, № 4. - С. 509-528.
181. *Шмальгаузен И.И.* Пути и закономерности эволюционного процесса. - М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. - 930 с.
182. *Шмальгаузен И.И.* // Журн. общ. биологии. - 1941. - № 3. - С. 307-354.
183. *Шмальгаузен И.И.* Проблемы дарвинизма. - Л.: Наука, 1969. - 493 с.
184. *Шмидт-Нильсен К.* Размеры животных: почему они так важны? - М.: Мир, 1987. - 259 с.
185. *Эрлих П., Холм Р.* Процесс эволюции. - М.: Прогресс, 1966. - 21 / с.
186. *Яблоков А.В.* Предисловие // Левонтин Р. Генетические основы эволюции. - М.: Мир, 1978. - С. 5-10.
187. *Яблоков А.В.* Популяционная биология. - М.: Ниша шк., 1987. - 303 с.
188. *Andrews R, V.* // Адаптация организма человека и животных к экстремальным природным факторам среды. - Новосибирск, 1970. - Р. 120-124.
189. *Andrews Я V., Strohhahn R. Ц* Сотр. Biochem. Physiol. - 1971. - 38. - Г. 1Б. 201.
190. *Bahrein IX Ц* Zool. Anz. - 1959. - 162, Н. 1/2. - С. 30-37.

191. *Boccard R., Dumont B.L.* II Compt. rend. Soc. biol. Fr. - 1970. - 164, N 6. - I\ 1251-1253.
192. *Boccard R., Le Guelte P., Amoux J.* II Compt. rend. Acad. Sci. - J58, N 6. - P. 1908-1909.
193. *Boonstra J.P.* //Can. J. Zool. - 1977. - 55. - P. 1631-1643.
194. *Brunig E.F.* // Unuchau Wiss. und Techn. - 1974. - H. 13. - S. 405-410.
195. *Bryden M.M.* // Austral. J. Zool. - 1971. - 19, N 2. - P. 103-120.
196. *Cairns J., Overbaugh J., Miller S.* //Nature. - 1988. - 335, N6186. - P. 142-145.
197. *Charnov EL* II Theor. Popul. Biol. - 1976. - 9. - P. 129-136.
198. *Charnov E.X., Orians G.H., Hyatt K.* // Amer. Natur. - 1976. - 110. - P. 247-259.
199. *Chitty D.* Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. - 1958. - 22. - P. 277-280.
200. *Chitty D.* II Can. J. Zool. - 1960. - 38, N 1. - P. 99-113.
201. *Chitty D.* II Fish and wildlife. - Toronto, 1964. - P. 35-49.
202. *Christian J.J.* // J. Mammal. - 1950. - 31, N 3. - P. 241-259.
203. *Christian J.J.* // Amer. J. Phynol. - 1955. - 182, N 2. - P. 292-300.
204. *Christian J.J.* // Naval. Med. Res. Inst. Lect. Rev. - 1957. - N 57. - P. 443-462.
205. *Christian J.J.* //Comparat. Endocrinology. - 1959. - P. 71-97.
206. *Christian J.J.* //Proc. Nat. Acad. Sci. USA. - 1961. - 47, N 4. - P. 428-458.
207. *Christian J.J.* //Military Med. - 1963. - 128, N 7. - P. 571-603.
208. *Christian J.J., Davis D.E.* // Science. - 1964. - 146, N 3651. - P. 1550-1560.
209. *Christian J.J., Lemumyan C* //I Naval. Med. Res. Inst. Lect. Rev. - 1958. - 15. - P. 925-936.
210. *Cody M.I.* II Evolution. - 1966. - N 2. - P. 284-293.
211. *Cole I.C* //I J. Wildlife Manag. - 1951. - 15. - P. 233-252.
212. *Cole L.C.* II Proc. 10th Intern. Congr. Entomol. - 1958. - Vol.2. - p. 639-647.
213. *Collett R.* II J. Linnean Soc. (Zool.). - 1878. - 13. - P. 78-91.
214. *Darlington Ph.J.* Biogeography of the southern end of the World. - Massachusetts : Cambridge press, 1965. - 352 p.
215. *Davis D.M., Christian J.J.* // Trans, 1th Intern. Theriol. Congr. - Moscow, 1974. - Vol. 1. - P. 125-128.
216. *De/ure/A.* // Ann. Univ. M. Curie-Skladowska. Sect. C - Lublin, 1949. - 4. - P. 17-102.
217. *Drickamer L.C., Vestal B.M.* // J. Mammal - 1973. - 54, N2. - P. 523-528.
218. *Dymond J.R.* // Trans. Roy. Soc. Canada. - 1947. - 41. - P. 1-34.
219. *Dyuldin A.A.* //Nature. - 1971. - 230, N5292. - P. 327-328.
220. *Elton C.S.* H Brit. J. Experiment. Biol. - 1924. - 2. - P. 119-163.
221. *Elton Ch.* Voles, mice and lemmings. Problems pn population dynamics. - Oxford : Clarendon press, 1942. - 496 p.
222. *Erlinge S.* // Oikos. - 1987. - 50. - P. 347-352.
223. *Erlinge S., Goransson G., Hartsson L. et al.* // Ibid. - 1983. - 40. - P. 36-52.
224. *Erlinge S., Goransson G., Hogstedt G. et al.* // Amer. Natur. - 1984. - 123. - P. 125-133.
225. *Frick H.* // Z. Säugetierkunde. - 1961. - 26, H. 3. - S. 138-142.
226. *Fuller W.A.* // Terre vie. - 1967. - 114. - P. 97-115.
227. *Gause G.F.* // Amer. Natur. - 1931. - 65, N 123. - P. 67-89.
228. *Gebczynski M.* // Acta theriol. - 1965. - 10, N 22. - \* P. 237-258.
229. *Goszczyński J.* // Ibid. - 1977. - 22. - P. 399-430.
230. *Glasser J.W.* // Amer. Natur. - 1982. - 119, N2. - P. 250-262.
231. *Goodman M.M.* II Biometrics. - 1968. - 24, N 1. - P. 189-192.
232. *Gunther B., Borra B.L., dela.* //Bull. Math. Biol. - 1966. - 28. - P. 91-102.
233. *Hand ford T.H.* // Nature. - 1980. - 286, N 5770. - P. 261-263.
234. *Ijmimingsen AM.* II Videnskabelige Meddelelser fra Danks naturhistosk Forening i Kocnhavn. - 1934. - 98. - S. 13-47.
235. *Huxley J.S.* Problems of relative growth. - New York : Dial, press, 1Y32. - 276 p
236. *Ivenon S.L.L., Turner B.N.* //Ecology. - 1974. - 55, N5. - P. 1030 -1041.
237. *Iwasu Y., Higashi M., Yamamura N.* // Amer. Natui. - 1981. - N 5. - P. 710 -723.
238. *Jedrzejewska B., Jedrzejewski W.* // Wlad. Ekol. - 1989. - 35, N 1. - S. 3-21.
239. *Kleiber M.* //Physiol. Rev. - 1947. - 27. - P. 1124-1135.
240. *Kilge A.G., Kerfoot W.Ch.* II Amer. Natur. - 1973. - 107, N 995. - P. 426 -4-12.
241. *Kowal R.R.* II Biometric». - 1971. - 27, N 1. - P. 213-216.
242. *Krebs Ch.J.* // Can. J. Zool. - 1964. - 42, N 4. - P. 631-643.
243. *Krebs C.J.* // Ecol. Monogr. - 1966. - 36. - P. 239-273.
244. *Krebs C.J.* II Ecology. - 1970. - 51. - P. 34-52.
245. *Krebs C.J., Keller B.L., Tamarin R.H.* //Ecology. - 1969. - 50. - P. 587 - 607.
246. *Krebt C.J., Myers J.U.* // Adv. EcoL Re». - 1974. - 8. - P. 267-399.
247. *Krebs C.J., Red field J., Tetit M.* //Ibid. - 1978. - 56. - P. 2253-2262.
248. *Krebs C.J., Wingate J, Leduck J. e.a.* // Can. J. Zool. - 1976. - 54. - P. 79 -95.
249. *Kubik J.* //Acta theriol. - 1965. - 10, N 10/17. - P. 117-179.
250. *Leek D.* The natural regulation of animal numbers. - Oxford : Oxford univ. piess, 1954. - 279 p.
251. *Lindeman R.L* II Ecology. - 1942. - 23. - P. 399-418.
252. *MacArthur R.H.* Geographical Ecology : Patterns in the distribution of species. New York : Harper and Row, 1972. - 269 p.
253. *Martinet I.* // Cycles genit liaisonn. mammifer, «auvages. - 1968. - N1. - P.67-/8.
254. *McNab B.K., Auffenberg W.* // Compt. biochem. Physiol. - 1976. - 55A. - P. 345-350.
255. *Mezhzherin V.A., Dyuldin A.A.* II Nature. - 1970. - 227, N 5255. - P. 305 -107.
256. *Morrison P.R.* //J. cell, compar. Physiol. - 1948. - 31. - P. 912 -924.
257. *Morrison P.R., Teitz W.J.* // Arctic. - 1953. - 6, N 1. - P. 3-12.
258. *Mullen D.A.* //Univ. Calif. Publ. Zool. - 1968. - 85. - P. 1-24.
259. *Myrcha A.* II Acta theriol. - 1969. - 13, N 14. - P. 223-244.
260. *Palmgren P.* //Oikos. - 1949. - 1. - P. 114-121.
261. *Pearson O.P.* //J. Anim. Ecol. - 1966. - 35. - P. 217-233.
262. *Pearson O.P.* // J. Mammal. - 1971. - 52. - P. 41-49.
263. *Pitelka F.A.* II Cold Spring Harbor Symp Quant. Biol. - 1958 - 22. - P 231 - 251.
264. *Pitelka E.A.* // Proc. 15th Congr. Zool. Sect. 10. - 1959. - P. 5.
265. *Pitelka F.A.* II Arctic Biology. - CorvaUis : Oregon state univ. press, 1967. - P. 153-181.
266. *Pitelka F.A.* The nutrient-iccovery hypothesis for arctic mictotine cycles. I. hum duction. - Oxford, 1964. - 342 p.
267. *Pitelka E.A., Tomlch P.O., Triechel G.W.* // Ecol. Monogr. - 1955. - 25. - P. 85 - 117.
268. *Pjastolova O.A.* // Ann. zool. fenn. - 1971. - 8, N 1. - P. 72-74.
269. *Pucek Z.* //Acta theriol. - 1965. - 10, N 26. - P. 368-438.
270. *Pucek Z.* // Ibid., N 24. - P. 34-45.
271. *Rensch B.* Zoologische Systematik Arbbildungsproblein. - Verh. dlsci. Zool. lies , 1933. - 128 S.
272. *Rigaudiere N., Delost P.* // Compt. rend. Soc. biol. - 1Y66. - 160, N 9. - P. 1581-1586.
273. *Rohrs M.* II Z. Morphol. und Antropol. - 1961. - 51, H. 3. - S. 269 - III.
274. *Roughgarden J* //Ecology. - 1971. - 52, N3. - P. 453 - 468.
275. *Ryszowski L., Goszczyński J., Truszkowski J.* // Ada theioli. - 1973. - IH P. 125-165.
276. *Sealander J.A.* // Internal, i. Biometeorol. - 1967. - 11, N2. - P. 213 - 221.
277. *Schubart H.* II Acta theriol. - 1958. - 2, H. 9. - S. 175 - 202.
278. *Schultz A.M.* II Grazing in terrestrial and marine environments, <) \l-nit, P\* • I P. 57-68,

279. *Selye H.* // *J.Clin. Endocrinol.* - 1946. - 6. - P. 117-230.  
 2%0. *Seton F.T.* *Life histories of northern animals.* - New York : Scribner, 1909. - 564 p.  
 281. *Shelford V.E.* // *Ecology.* - 1943. - 24. - P. 472-484.  
 282. *Smith R.L.* *Ecology and field biology.* - New York : Harper and Row, 1966. - 686 p.  
 283. *Tamarin R.H.*. *Krebs C.J.* // *Evolution.* - 1969. - 23, - P. 183-211.  
 284. *Thompson D.Q.* // *Trans. N. Amer. Wildl. Conf.* - 1955. - 20. - P. 166-176.  
 285. *Van Valen I II J.* *Theor. Biol.* - 1974. - 45, N 1. - P. 235-261.  
 286. *Van Valen L. II* *Evolut. Theory.* - 1978. - 4, Sept. - P. 33-43.  
 287. *Watt K.E.F.* *Principles of environmental science.* - London : MacGraw Hill. 1973. - 319 p.  
 288. *Walk E. II* *Acla theriol.* - 1969. - N 4. - P. 35-47.  
 2R9. *Wnme-Edwards VC* // *Scient. Amer.* - 1964. - 21.1. N 2. - P. 68-74.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
ГЛАВА 1. ЭКОЛОГО-ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ	6
Экологическая специфика в изучении популяций	6
Концепция энергетического баланса	14
Исследование энергетики популяций	27
Два подхода к изучению энергетики популяций	32
ГЛАВА 2. СТАТИСТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ АНАЛИЗА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ	41
Метод морфофизиологических индикаторов	41
Квадратичные индексы	44
Метод корреляционных плеяд	54
Метод главных компонент	61
Изменчивость	70
Методы изучения относительного роста	34
Методы интегральной оценки организмов	99
ГЛАВА 3. ДИНАМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ	119
Сезонные ритмы и их регуляция	119
Динамика численности	132
Связь плотности популяций мелких грызунов с состоянием их кормовой базы	146
ЭНЕРГИЯ, ИЗМЕНЧИВОСТЬ, ЭВОЛЮЦИЯ	164
ПРИЛОЖЕНИЕ 1	183
ПРИЛОЖЕНИЕ 2	187
ПРИЛОЖЕНИЕ 3	190
ПРИЛОЖЕНИЕ 4	191
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	192

МЕЖУСЕРИН Виталий Алексеевич  
ЕМЕЛЬЯНОВ Игорь Георгиевич  
МИХАЛЕВИЧ Орест Аркадьевич

**КОМПЛЕКСНЫЕ ПОДХОДЫ В ИЗУЧЕНИИ ПОПУЛЯЦИЙ  
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

Художник обложки *Н.В.Демерчан*  
Художественный редактор *И.Е.Писарева*  
Технический редактор *Е.А.Яровая*  
Оператор *Т.А.Могенко*  
Корректоры *Л.С.Шорубаджа, Н.Б.Кудрявцева*

ИБ № 10704

Сдано в набор 06.09.91т Подп. в печ. 1102.91. Формат 60x80/16. Бум. офс. № 1.  
Гари. Пресс Роман. Печать офсетная. Услпеч.л. 11,86. Услкр.-отт. 12,21.  
Уч.-изд. а 13,73. Тираж 600 экз. Заказ *i-2.1%* Цена 3 р. 30 к.

Оригинал-макет подготовлен в издательстве "Наукова думка". 252601 Киев 4,  
ул. Репина, 3.  
Киевская книжная типография научной книги. 252004 Киев 4, ул. Репина, 4.

**НОВЫЕ КНИГИ  
ИЗДАТЕЛЬСТВА "НАУКОВА ДУМКА"**

**МЕЛЬНИК К.П., КЛЫКОВ В.И. ЛОКОМОТОРНЫЙ АППАРАТ МЛЕКОПИТАЮЩИХ.**- 1991. - 18 л. - Ил. - Вобл.- Зр. 60 к.  
Объявлено в темплане 1991 г., поз. 362.

В монографии изложены результаты комплексного изучения скелета конечностей 50 видов млекопитающих. Рассмотрены закономерности строения и биомеханические свойства трубчатых костей в связи с особенностями функционирования локомоторного аппарата у представителей различных систематических групп. Обсуждаются вопросы надежности основных скелетных элементов в связи с массой и локомоторной активностью животного, адаптивные изменения скелета под влиянием различных функциональных нагрузок в эксперименте. Приведены количественные соотношения между массой животного и основными морфологическими характеристиками костей конечностей (статическая аллометрия).

Для зоологов, морфологов, биомехаников и специалистов, работающих в области ветеринарии и животноводства.

**АКИМОВ И.А., КОЛОДОЧКА Л.А. ХИЩНЫЕ КЛЕЩИ В ЗАКРЫТОМ ГРУНТЕ.** - 1991. - 10 л. - Ил. - В пер. - 2 р. 30 к.  
Объявлено в темплане 1991 г., поз. 359.

В монографии рассмотрены биологические методы защиты растений закрытого грунта от паутинных клещей и трипсов с помощью хищных клещей-фитосейд. Впервые в литературе о клещах результаты фундаментальных исследований логично объединены с описанием приемов практического использования хищников и служат теоретическим обоснованием для их применения против вредителей растений. Приведены сведения о внешнем и внутреннем строении хищных клещей и их биологических особенностях (питании, плодовитости, биотическом потенциале, температурных порогах, оптимумах развития и др.). Даны характеристика применяемых и перспективных для применения видов хищников, их определительная таблица: обсуждены перспективы поиска и отбора новых эффективных видов клещей-фитосейд. Несомненный интерес специалистов вызовут подробные методики и технологические карты разведения и применения хищных клещей в закрытом грунте. Предлагаемый метод совместного использования двух видов акарифагОР впервые стал применяться в хозяйствах Украины.

Для акарологов, агрономов, специалистов по защите растений, преподавателей вузов, студентов.

ЗАГАЙКЕВИЧ И.К. ТАКСОНОМИЯ И ЭКГПОГНЯ УСАЧЕЙ.- 1991.- 15 л - 3 р. 30 к.

Объявлено в темплане 1991 г., поз. 360.

В монографии рассмотрены морфология, биология, экологические особенности и хорология жуков-усачей. Особое внимание уделено юго-западному региону страны. На основании изучения морфологии, экологических и других свойств таксонов освещаются основные этапы становления и эволюционного развития, а также направления формирования трофических связей. Уделяется внимание соотношению примитивных и прогрессивных признаков с целью использования этих данных для оценки уровня организации подсемейств и других систематических групп, а также для построения и уточнения системы исследуемого семейства и его подразделений.

Для энтомологов, зоологов, палеозоологов, экологов, работников лесного хозяйства, специалистов в области защиты растений.

*Приобрести эти издания, если предварительно оформлен заказ, можно в 1991 г. в местных книжных магазинах.*

*Если Вы, уважаемый читатель, еще не оформили заказ, просим пользоваться услугами местных книжных магазинов, а также магазина издательства "Наукова думка" (252001 киев 1, ул. Кирова, 4), который иногородним заказчикам высылает книги почти (наложенным платежом).*



3 р. 30 к.

27 81

91-3

4630

2

E