

## Истоки и сущность популяционной экологии (несколько вступительных замечаний)

Популяционная экология является одной из наиболее динамично развивающихся биологических дисциплин, свидетельством чему служит и выход в свет настоящего тематического выпуска "Сибирского экологического журнала", объединившего давно и плодотворно работающих в данной области знания специалистов, чтобы на пороге XXI в. показать современное состояние популяционных исследований (в данном случае на примере мелких млекопитающих) и подвести некоторые итоги их двухвекового развития [1–7].

Обратимся к самым истокам научного подхода к изучению популяций. В 1798 г., 200 лет назад, были опубликованы основные положения "естественного закона народонаселения" Т. Мальтуса [8]. Примечательно, что язык оригинала не делает различия между понятиями "народонаселение" и "популяция". Проведенный Мальтусом (правда, несколько одиозный в приложении к человеку) анализ причин и следствий несоответствия роста численности населения (популяций) и доступных средств существования (ресурсов среды) на многие десятилетия определил важнейшие направления движения мысли не только в общественных науках, но и в биологии, вскрыв целый пласт экологической проблематики. Показательно, что параметр  $r$  (удельная скорость роста популяции) логистического уравнения Ферхюльста-Пирла, обозначение которого использовано в теории  $r$ - и  $K$ -отбора [9], и поныне называют "мальтузианским" [10].

Несмотря на то что формально термин "популяция" для обозначения совокупности ге-

нетически разнородных особей вида был введен В. Иоганzenом в 1903 г. [11], еще Ч. Дарвин, находившийся под сильнейшим влиянием идей Мальтуса, при разработке теории естественного отбора, основанного на "борьбе за существование" [12, 13], апеллировал именно к совокупности особей вида, обладающей определенной степенью наследственной изменчивости (т. е. к популяции). Заслуга Дарвина перед популяционной экологией состоит в том, что он помимо экологического ("мальтузианского" по происхождению) аспекта проблемы популяционной регуляции (вскрытия механизмов приведения численности в соответствие с емкостью среды) внес новый – эволюционный. Ведь результатом "выживания сильнейших" (наиболее приспособленных) становится не только изменение численности, но и преобразование генетической структуры популяции.

Сейчас мы понимаем, что необходимость сочетания эволюционного и экологического аспектов изучения популяций определяется самим "устройством" жизни, двойственным положением популяции в системе иерархически соподчиненных уровней организации живой материи [14]. С одной стороны, популяция является формой существования вида и эволюционной единицей [15–17], с другой – элементом биоценоза, включенным в систему трофических и других функциональных взаимосвязей его частей, обеспечивающих сохранение всей системы в изменяющейся среде [6, 7, 14].

Определения популяции, принимающие во внимание два указанных аспекта, порой удачные [16], полезны тем, что обозначают факт

существования популяции как целостной биологической системы, обладающей набором эмерджентных свойств, не сводимых к сумме свойств элементов. Однако многие определения страдают большей или меньшей степенью искусственности и трудноприменимы на практике, ибо не дают объективных критериев для вычленения конкретных популяций в естественных условиях. "Предтечи" популяционной экологии Т. Мальтус и Ч. Дарвин не разработали критериев выделения популяции, понимая ее лишь как население некоторой части видового ареала. По прошествии периода интенсивных формалистских исканий "границ" популяций стало ясно, что в природных условиях таковые весьма эфемерны и скорее стохастичны, чем линейны. В большинстве случаев популяции не обладают свойством дискретности, их границы определяются динамичными и зависимыми от многих условий функциональными связями между особями.

С этих позиций, популяция – это группировка особей одного вида, населяющих определенное пространство и характеризующихся общностью морфобиологического типа, специфичностью генофонда и системой устойчивых функциональных взаимосвязей [14, 18]. За внешне простым определением скрывается сложная биологическая система надорганизменного уровня, обладающая специфическими функциями, осуществляемыми ею в сложных и динамичных условиях среды с сохранением своих основных параметров и целостности во времени и пространстве. Иначе говоря, речь идет о важнейшем адаптивном свойстве этой системы надорганизменного уровня – способности к поддержанию популяционного гомеостаза [6, 7].

Следует заметить, что сложность вычленения реальной популяции состоит еще и в том, что, вопреки предположениям энтузиастов генетико-эволюционного подхода, классической менделевской (панмиксной) популяции не существует. Мощнейшая форма отбора – половой отбор [13] – препятствует неупорядоченным "связям" внутри группы особей,

равно как и замыканию ее в узких рамках некоей "панмиксной единицы". Попытки отыскать элементарную менделевскую популяцию ("дем") привели в итоге к формированию представления о сложной, многоуровневой пространственно-функциональной структурированности природных популяций. Разработано немало схем описания этой структурированности, в основу которых положены как формальные, так и функциональные признаки.

Так, по Н. П. Наумову [3], видовое население представлено иерархической системой территориальных группировок различного масштаба: подвиды, географические популяции, экологические популяции, элементарные популяции. Следуя "функциональной" концепции [5], собственно популяцией следует считать такую группировку видового населения, в которой все особи прямо связаны функциональными (в том числе репродуктивными) и информационными отношениями. Именно информациональная и функциональная интеграция разнокачественных особей лежит в основе сложных форм внутривидовых отношений, в результате которых жизненно важные свойства популяции как единой системы приводятся в соответствие с изменениями параметров среды [6, 7, 14]. В случае же направленного характера таких изменений, выходящих за пределы адаптированного диапазона, разнокачественность особей служит основой соответствующих микроэволюционных преобразований.

Завершая краткий очерк, предваряющий тематический выпуск журнала, и не убоюсь обвинений в менторстве и ретроградстве, хочу высказать своего рода напутствие моим коллегам. Да, популяционная экология наших дней – это молодая духом и бурно развивающаяся дисциплина. Однако ее стремительное восхождение не имеет ничего общего с диктуемым случайными поветриями непредсказуемым движением перекати-поля. Популяционная экология имеет глубокую корневую систему и (продолжая аналогию) крепкий ствол, увенчанный цветущей кроной. Совершая

большие и маленькие открытия нового, мы должны помнить, "откуда мы родом", и оставаться приверженцами лучших традиций, последователями достойных научных школ, плодотворных теорий. Поддержание наукой, как и любой системой, внутренней гармонии при всей разнокачественности входящих в нее компонентов является основополагающим свойством, определяющим ее жизнеспособность и эволюционные перспективы. По большому счету, суть науки заключается не в поиске нового (стремление, вытекающее из извечного любопытства человека и служащее фундаментом науки), а в поиске Истины. Хочется верить, что и в рядах исследователей, вступающих в XXI век, будет немало сторонников этой позиции.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. C. S. Elton, *Animal Ecology*, London, Sidgwick and Jackson, 1927.
2. W. C. Allee, A. E. Emerson, O. Park, T. Park, K. P. Schmidt, *Principles of Animal Ecology*, Philadelphia, Saunders, 1949.
3. Н. П. Наумов, *Экология животных*, М., Высшая школа, 1955.
4. V. C. Wynne-Edwards, *Animal Dispersion in Relation to Social Behavior*, Edinburgh, Oliver and Boyd, 1962.
5. С. С. Шварц, *Зоол. журн.*, 1967, 46: 10, 1967.
6. И. А. Шилов, *Успехи совр. биол.*, 1967, 64: 2, 333–351.
7. И. А. Шилов, *Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных*, М., Изд-во МГУ, 1977.
8. T. R. Malthus, *An Essay on the Principle of Population*, London, 1798.
9. R. H. MacArthur, E. O. Wilson, *The Theory of Island Biogeography*, Princeton, NJ, Princeton Univ. Press, 1967.
10. Э. Пуанка, *Эволюционная экология*, М., Мир, 1981.
11. W. Johansen, *über Erblichkeit in Populationen und in Reinen Linien*, Jena, Fischer, 1903.
12. C. Darwin, *The Origin of Species by Means of Natural Selection*, London, Murray, 1859.
13. C. Darwin, *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*, London, Murray, 1971.
14. И. А. Шилов, *Экология*, М., Высш. шк., 1997.
15. Э. Майр, *Зоологический вид и эволюция*, М., Мир, 1968.
16. Н. В. Тимофеев-Ресовский, А. В. Яблоков, Н. В. Глотов, *Очерк учения о популяции*, М., Наука, 1973.
17. С. С. Шварц, *Экологические закономерности эволюции*, М., Наука, 1980.
18. И. А. Шилов, *Физиологическая экология животных*, М., Высш шк., 1985.

И. А. ШИЛОВ  
Академик РАН