

УДК 577.4

В. А. Межжерин

ПОПУЛЯЦИОННАЯ КОНЦЕПЦИЯ И НЕОБХОДИМАЯ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ ОПЕРАЦИЙ ПРИ АНАЛИЗЕ КОНКРЕТНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ МАТЕРИАЛОВ *

Формирование популяционных воззрений в биологии было первоначально связано с выделением элементарных эволюционирующих единиц или звеньев трофических цепей питания, однако в дальнейшем они вышли за пределы не только эволюционного учения и экологических исследований, но даже за пределы биологии, положив начало системному учению. Появление этих воззрений привело к революционному преобразованию способа мышления не только в биологии, но и в некоторых других областях человеческого знания. Это преобразование, как очень четко подметил Э. Майр (1968), выразилось в ином отношении популяциониста к типичному (среднему) и изменчивости. Типолог считает тип (среднее) реальностью, а изменчивость — иллюзией (погрешностями эксперимента); популяционист — тип (среднее) рассматривает как абстракцию и реальностью для него представляется лишь изменчивость. Последнее вполне естественно, поскольку популяция, в широком смысле, представляет собой совокупность разнокачественных элементов, объединенных единством функционирования. Причем в процессе функционирования ни один элемент популяции не может выполнять функцию всей популяции, т. е. не является адекватным всей популяции. Это объясняется тем, что функционирование, как свойство популяции, вытекает из наличия вполне определенной совокупности разнокачественных элементов. Напротив, типологический способ мышления исходит из того, что единичный элемент какой-то совокупности сохраняет все основные свойства этой совокупности. Например, один атом свинца сохраняет все основные химические свойства куска свинца, в состав которого он входит. В связи с этим, основываясь на единичном типичном элементе этой совокупности, мы можем получить представление о всех основных свойствах интересующей нас совокупности.

В биологии, как мы видели, подобные отношения между единичным элементом и всей совокупностью не сохраняются. Не спасает положения и переход к усредненному элементу, в который внесен соответствующий вклад всеми разнокачественными элементами данной функционирующей совокупности. В связи с соответствующим вкладом в среднюю арифметическую всех элементов совокупности среднее арифметическое оказывается эпиморфным (подобным) всей совокупности, в той же мере, в какой маленькая матрешка подобна большой. Однако имеется одно исключение: среднее арифметическое — величина не реальная — это абстракция, поскольку она не сохраняет способности функционировать как целое. Чтобы сделать более понятной эту мысль, приведу следующий пример.

Средняя арифметическая навеска из тела слона, определенная расчетным путем, адекватна навеске фарша из всего слона, который был предварительно тщательно перемешан. Совершенно очевидно, что в эту

* Работа доложена на экологическом семинаре отдела экологии Института зоологии АН УССР и Пятой всесоюзной экологической конференции.

навеску внесен соответствующий вклад всеми элементами тела слона, но данная навеска функционировать как слон не может.

Средняя масса тела, которая определена на основании изучения выборки из популяции, эпиморфна массе всей популяции, однако она не сохраняет того же функционального значения, что и масса всей популяции. Чтобы сделать среднее арифметическое адекватным самой совокупности, необходимо осуществить дополнительное преобразование средней арифметической. Это дополнительное преобразование заключается в том, что мы домножаем среднее арифметическое на число элементов, входящих в состав данного совокупного. Например, среднюю арифметическую массу тела умножаем на число особей и получаем новую величину, которая характеризует количество вещества, накопленного популяцией на данный конкретный момент времени, т. е. биомассу.

Таким образом, сравнение функциональных систем по средним арифметическим представляется недостаточным. Эта недостаточность объясняется тем, что мы проводим сравнение между двумя величинами, которые лишь эпиморфны функциональным системам.

Другим обычным недостатком исследований является то, что мы осуществляем сравнение между величинами, которые не соответствуют тому или иному уровню организации живых систем. Однако пробел этот легко восполним, если несколько расширить число операций при количественной обработке экспериментального материала. Рассмотрим эти возможности в применении к методу морфофизиологических индикаторов.

В современных экологических исследованиях большое место занимает метод морфофизиологических индикаторов (Шварц, 1958). Сущность его заключается в том, что в качестве основного объекта исследователю предлагается анализировать относительные (индексы) значения того или иного признака. Чтобы оценить целесообразность перехода к относительным величинам, попытаемся понять смысл этой операции.

Индексы в статистике представляют собой относительные показатели, выражающие отношение уровня данного явления к уровню его в прошлом или к уровню аналогичного явления, принятому в качестве базы. Индексы вычисляются путем сопоставления двух величин — соизмеряемой (отсчетной) и базисной. В методе морфофизиологических индикаторов в качестве соизмеряемой величины чаще всего выступает масса органа, а в качестве базисной — масса тела. Определив путем деления массы сердца на массу тела количество частей массы тела, приходящееся на единичную часть массы сердца, биолог устанавливает, какая функциональная нагрузка ложится на каждую единичную часть сердца. Следует учитывать, что не только масса тела включает в себя различные структурные элементы, но подобные элементы включает в себя и масса любого органа, отношение которой к массе тела мы и пытаемся рассмотреть. В связи с этим при делении массы органа на массу тела мы осуществляем однообразные преобразования в отношении единичной части массы органа и нескольких частей массы тела. Чтобы сделать эти рассуждения более наглядными, переведем их на язык символов.

Примем, что масса органа равна m , а масса тела — M . Тогда индекс (I) может быть представлен в следующем виде:

$$I = \frac{m}{M} \cdot 100\% .$$

Однако массу органа мы можем представить в виде $m = b \cdot \bar{a}$, где b — число клеток органа, \bar{a} — средняя масса клетки, а масса тела — $M = B\bar{a}$.

где B — число клеток всего тела. При таком рассмотрении индекс органа может быть представлен в виде:

$$I = \frac{\overline{ba}}{Ba} \cdot 100\% = \frac{\overline{a}}{x \cdot a} \cdot 100\%,$$

где x — число клеток массы тела, приходящееся на единичную клетку массы органа.

Таким образом, в биологической статистике индекс характеризует не только уровень одного явления по отношению к уровню другого, но и представляет усредненную (абстрактную) величину. Правда, в этом случае среднее значение получено не обычным способом, но от этого сущность данных величин не изменилась. Ведь в тех случаях, когда объект не может быть расчленен на отдельные элементы, мы вправе замерить какой-то параметр всего целого и, отнеся его к другому целому, получить представление об отношении двух усредненных элементов данных совокупностей.

Рассчитав индексы, мы в дальнейшем начинаем их использовать не только для сравнения двух организмов, но зачастую и двух различных популяций. Однако индекс оказывается подобным лишь применительно к реальным отношениям массы органа и массы тела, т. е. он не только не адекватен популяционному уровню организации живого, но даже организменному уровню. В связи с этим возникает необходимость вывести индекс на организменный уровень, затем популяционный, и лишь после этого сравнение двух популяций даст нам достаточно полное представление об их различиях. В нашем случае для определения функциональной нагрузки всего органа необходимо индекс умножить на все число клеток органа, которые и обеспечивают его функционирование, т. е.

$$I^2 = I \cdot b = \left(\frac{\overline{ba}}{Ba} \cdot b \right) \cdot 100\% = \frac{b^2 \overline{a}}{Ba} \cdot 100\%,$$

где I^2 является уже не обычным, а квадратичным индексом, так как в методе морфофизиологических показателей m тождественно b . Формально выражение

$$I^2 = \frac{b^2 \overline{a}}{Ba} \cdot 100\%$$

мы можем заменить выражением

$$I^2 = \frac{b^2}{B} \cdot 100\% = \frac{m^2}{M} \cdot 100\%.$$

Сорок лет назад подобную операцию предложил антрополог Я. Я. Рогинский (Рогинский, Левин, 1963), однако эта операция до сих пор не получила широкого распространения в биологических исследованиях. Аналогичная операция была использована нами (Mezhzherin, 1969; Mezhzherin a. Dyuldin, 1970) при исследовании энергетических особенностей землероек-бурозубок. Эта операция оказалась полезной и в том отношении, что она позволила объединить несколько различных энергетических характеристик, а также дать более исчерпывающее описание объекта (Межжерин, Дюльдин, 1972).

Осуществление перехода к величинам, соответствующим организменному уровню организации, не обеспечивает еще возможность для получения достаточно исчерпывающей информации о состоянии более высокого (популяционного) уровня организации живого. Чтобы такой анализ стал возможным, нам необходимо повторить предыдущий цикл

операций, т. е. определить значение величины, которая будет эпиморфной самой популяции (в нашем случае среднее арифметическое квадратичного индекса), и домножить это значение на плотность популяции:

$$I_p = \bar{I}^2 \cdot P,$$

где I_p — популяционный индекс органа, а P — показатель плотности популяции.

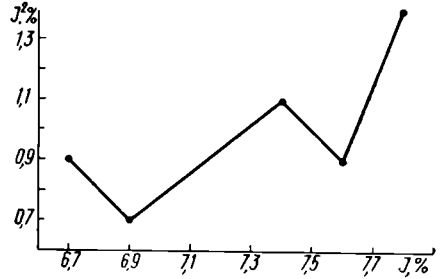
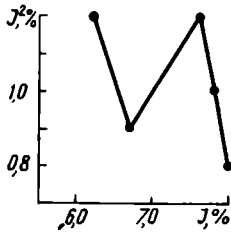


Рис. 1. Зависимость квадратичного индекса почки пяти видов мелких грызунов от обычного индекса этого же органа.

Рис. 2. Зависимость квадратичного индекса почки рыжей полевки от обычного индекса этого же органа.

Анализ конкретных значений различных индексов почки у мелких грызунов показывает, что соотношение между ними не может считаться относительно простым, поскольку эти величины не пропорциональны друг другу (рис. 1 и 2). Другими словами, несмотря на аддитивную сущность каждой из предлагаемых величин, различия между ними не только количественные. Не случайно поэтому при отсутствии таковых между двумя популяциями различных видов грызунов по обычному индексу отчетливые различия обнаруживаются на уровне квадратичного индекса и исчезают, или еще больше подчеркиваются, на уровне популяционного индекса почки (табл. 1). Весь же процесс описания результатов оказывается более насыщенным определенным биологическим содержанием.

Таблица 1

Индексы почки у различных видов мелких млекопитающих в условиях Каневского заповедника (июнь — июль 1973 г.)

Вид	n	Индекс, %	Квадратичный индекс, %	Популяционный индекс, %/100 м ²
<i>Sorex araneus</i>	24	7,8±0,288	0,5±0,030	0,020
<i>Apodemus sylvaticus</i>	23	8,0±0,255	0,8±0,045	0,015
<i>A. agrarius</i>	50	7,6±0,616	1,2±0,078	0,252
<i>A. flavicollis</i>	50	6,2±0,148	1,2±0,074	0,108
<i>Clethrionomys glareolus</i>	50	6,7±0,145	0,9±0,047	1,080
<i>Pitymys subterraneus</i>	50	7,8±0,164	1,0±0,045	0,430

Исходя из представлений, что индекс почки характеризует уровень процессов метаболизма, рассмотрим материалы, представленные в табл. 2. Если для характеристики интенсивности процессов метаболизма в популяции рыжей полевки мы используем обычный индекс почки, то

Таблица 2

**Сезонные изменения индексов почки у рыжей полевки
в условиях Каневского заповедника**

Месяц и год	Индекс, %	Квадратич- ный ин- декс, %	Популяцион- ный индекс, %/100 м ²	n
VI—VII 1972	7,4±0,192	1,1±0,068	0,561	50
X—XI 1972	7,6±0,187	0,9±0,041	0,135	46
II 1973	6,9±0,217	0,7±0,050	0,035	23
IV 1973	7,8±0,145	1,4±0,048	0,224	50
VI—VII 1973	6,7±0,145	0,9±0,047	1,080	50
X—XI 1973	6,9±0,109	0,7±0,028	0,203	50

должны будем заключить, что летом, осенью и зимой интенсивность процессов метаболизма сохраняется на одном и том же уровне (статистически достоверных различий не обнаруживается) и лишь весной этот показатель несколько увеличивается. При переходе к квадратичному индексу мы вынуждены будем заключить, что различия в уровнях метаболизма рыжей полевки во все сезоны года оказываются статистически достоверными. При этом отчетливо наблюдается снижение уровня метаболизма от лета к зиме и его увеличение в весенний период. Сравнение сезонных и годовичных изменений уровня метаболизма по популяционному индексу показывает, что различия оказываются чрезвычайно большими. Причем, удается установить, что увеличение плотности популяции рыжей полевки в 1973 г. сопровождалось снижением квадратичного индекса почки, т. е. снижением уровня метаболизма отдельных особей. Откуда, очевидно, можно сделать несколько выводов: о включении определенных компенсаторных механизмов в ответ на увеличение численности и соответствующего ей уровня процессов метаболизма, а также о более благоприятных условиях существования популяции в этот период, поскольку включение таких механизмов оказалось возможным. Естественно, что такой анализ открывает реальные возможности для определения оптимальной плотности популяций различных видов животных.

Таким образом, популяционная концепция диктует необходимые условия, которые должны учитываться при анализе конкретных экологических материалов. Эти условия включают в себя следующие четыре операции:

1) расчленение биологической системы и изучение ее отдельных элементов;

2) на основе изучения конкретных свойств отдельных элементов определяется значение среднего арифметического, которое является элиморфным (подобным) по данным свойствам всей совокупности, образующей систему;

3) учитывая, что функция, как свойство биологического объекта, представляет собой результат взаимодействия определенного количества элементов, можно допустить, что функционирование той или иной системы, как количественный параметр, в каком-то смысле будет пропорциональным числу самих элементов. В связи с этим для определения функциональной характеристики той или иной системы необходимо среднее арифметическое умножить на число элементов, которое составляет данную систему;

4) если возникает необходимость для перехода на еще более высокий уровень организации живого, необходимо определить значение

усредненного элемента системы, занимающей более высокий уровень организации, и это значение умножить на число элементов, которое составляет эту систему.

ЛИТЕРАТУРА

- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир», 1968, с. 15—597.
- Межжерин В. А., Дюльдин А. А. Квази-энергия как обобщающая мера метаболизма организма или популяции. В кн.: Энергетические аспекты роста и обмена водных животных. К., «Наук. думка», 1972, с. 143—145.
- Рогинский Я. Я., Левин М. Г. Антропология. М., «Высшая школа», 1963, 488 с.
- Шварц С. С. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии животных.— Зоол. журн., 1958, 35, вып. 2, с. 161—173.
- Mezhzherin V. A. Energetics of populations and the evolution of the shrews (Sorex, Insectivora, Mammalia). In: Energy flow through small mammal populations. Warszawa, 1969, p. 149—156.
- Mezhzherin V. A. and Dyuldin A. A. Potential quasi-energy and energetically optimal size in living organisms.— Nature, 1970, 227, N 5255, p. 305—307.

Киевский университет

Поступила в редакцию
11.III 1974 г.