

СОДЕРЖАНИЕ

- 723-735 Математические методы для интеллектуальных баз данных в биологии. 3. Математические модели экологических систем. Э.А.ТРОПП, В.А.ЕГОРОВ, Ю.Г.МОРОЗОВ
- 736-742 Вид в пространстве и во времени. Л.С.СТЕПАНЯН
- 742-743 О зимнем питании ушастой совы *Asio otus* в культурном ландшафте северных предгорий Тянь-Шаня. Н.Н.БЕРЕЗОВИКОВ, В.Н.МУРЗОВ
- 743 К вопросу о миграциях саджи *Syrrhaptes paradoxus*. Г.И.ПОЛЯКОВ
-

Редактор и издатель А.В.Бардин
Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Санкт-Петербург 199034 Россия

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XI
Express-issue

2002 № 193

CONTENTS

-
- 723-735 Mathematical methods for intellectual databases
in biology. 3. Mathematical models for ecosystems.
E.A.TROPP, V.A.EGOROV,
Yu.G.MOROZOV
- 736-742 Species in space and time. L.S.STEPANYAN
- 742-743 On winter diet of the long-eared owl *Asio otus* in
cultural landscapes of northern foothills of Tien-Shan.
N.N.BEREZOVNIKOV, V.N.MURZOV
- 743 On the migrations of the Pallas's sandgrouse
Syrrhaptes paradoxus. G.I.POLIAKOV
-

A.V.Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
St. Petersburg University
S.Petersburg 199034 Russia

Математические методы

для интеллектуальных баз данных в биологии.

3. Математические модели экологических систем

Э.А.Тропп*, В.А.Егоров, Ю.Г.Морозов

Физико-технический институт им. А.Ф.Иоффе РАН, Санкт-Петербург, 194021, Россия

Поступила в редакцию 11 декабря 2001

Локальные модели. Изолированная популяция

Локальная модель изолированной популяции — самая простая из всех мыслимых экологических моделей. Если предположить, что популяция равномерно распределена по ареалу, все особи в популяции одинаковы, поколения перекрываются, популяция изолирована (приростом и убылью за счёт миграции можно пренебречь) и плотность популяции $N_{(t)}$ — непрерывная и непрерывно дифференцируемая функция, то локальная динамика популяции (её закон роста) может быть описан уравнением

$$\frac{dN}{dt} = I - O; \quad (1.1)$$

где I — скорость прироста популяции за счёт рождения особей, а O — скорость убыли популяции за счёт их гибели. Поскольку для того, чтобы кто-нибудь родился, у него должны быть родители, то в правой части (1.1) выделяют множитель N , записывая (1.1) в виде:

$$\frac{dN}{dt} = (B - D) \cdot N; \quad (1.2)$$

где B и D — функции рождаемости и смертности, которые в общем случае могут зависеть от N . Записывая уравнения (1.1) или (1.2), биологи понимают, что изолированных популяций в природе не существует: каждая популяция взаимодействует со своей биотической (популяции других видов) и абиотической (температура, влажность и т.п.) средой. Но если можно параметризовать зависимость процессов рождения и гибели от факторов среды, включив их в функции рождаемости B и смертности D , то мы приходим к модели изолированной популяции (1.1) и (1.2). Предположение о непрерывности функции $N_{(t)}$ оправдывается обычно достаточно большой численностью популяции; естественно, что малочисленные популяции надо считать “по головам” и заменить непрерывную функцию $N_{(t)}$ на дискретную, принимающую только целочисленные значения (при этом сразу исчезает возможность использования мощного аппарата дифференциальных уравнений). Серьёзное предположение скрыто и за тем, что численность популяции в каждый момент времени определяется одним числом $N_{(t)}$. Общеизвестно, что процессы рождения и гибели суть вероятностные процессы;

следовательно, более подходящей характеристикой популяции является, скажем, функция распределения $\Phi(N, t)$, выражающая вероятность того, что популяция в момент t имеет численность N . (“Размытость и неопределённость характеристик $\langle \dots \rangle$ экологических систем — свойство экологических систем, а не результат ошибки наблюдения или нерационального мониторинга” — слегка перефразировано из: Инге-Вечтомов 1997). Замена случайной величины $N_{(t)}$ с функцией распределения $\Phi(N, t)$ на детерминированную величину $N_{(t)}$ и использование детерминированной модели — это гипотеза о том, что флуктуации численности малы по сравнению со средней величиной численности. Естественно, это предположение, как и все остальные, нуждается в опытной проверке.

Наконец, последнее предположение, которое обычно делается при формулировке модели (1.2) — это отсутствие у функций B и D явной зависимости от времени: $\partial B/\partial t = 0$; $\partial D/\partial t = 0$. В этом случае (1.2) и аналогичные системы уравнений для численностей нескольких видов становятся автономными, что упрощает их исследование (позволяет использовать методы анализа в фазовом пространстве). У В.Н.Тутубалина с соавторами (1999) на проблему автономности-неавтономности “экологических” дифференциальных уравнений сделан сильный акцент. Эта проблема играет в их работе “сюжетообразующую” роль: на ней строится “сциенто-теологическая” метафора, подчеркивающая подобие исторических судеб таких, казалось бы, различных культурных традиций, или социальных институтов, как наука и религия. При всём остроумии этой метафоры (ср. с метафорой научная школа — клиентелла у: Александров 1998), её математическая основа достаточно шаткая. Во-первых, неавтономная система легко превращается в автономную добавлением лишней неизвестной “численности”, подчиняющейся уравнению $dN_{n+1}/dt = 1$ и начальному условию $N_{n+1}(0) = 0$; при этом размерность фазового пространства увеличивается на единицу (Тутубалину с соавторами это, конечно, известно). Но дело даже не в возрастающих математических трудностях. Исследование системы с неизменными во времени свойствами методологически естественно предшествует изучению системы с переменными параметрами. Так что “автономисты” и “неавтономисты” не представляют собой борющихся научных “сект”, они, скорее, бригады, стоящие на разных участках научного “конвейера”.

Сделаем ещё несколько замечаний о “научном статусе” уравнений (1.1), (1.2) и аналогичных им. Какие “законы природы” они выражают? Известны сетования биологов на недостаточное число известных “биологических первых принципов”, которые должны были бы лечь в основу теоретической биологии (Тимофеев-Ресовский 2002). Что касается уравнений динамики популяций, то они используют один фундаментальный принцип — закон сохранения массы. Это общий принцип теоретического естествознания (исторически он обрёл свой научный статус в химии в виде закона Ломоносова-Лавуазье: “Все перемены, в натуре случающиеся, такого суть состояния...”). Он выражает “методологическое самоограничение” (анти-сциентистически настроенный “методологический анархист” П.Фейерабенд использовал термин “методологическое принуждение” (Чайковский 1994) науки: она отказывается рассматривать чудеса, происхождение чего-либо

из ничего. А после такого отказа ничего не остаётся, как учитывать приход и расход. Идея эта на самом деле возникла намного раньше XVIII века. Уже М.Монтень считал её хорошо известной и цитировал в качестве авторитета античного поэта-натуралиста Лукреция Кара: “Когда я размышлял об этом, мне пришло в голову, что природа и здесь верна установленному ею порядку, ибо, как полагают естествоиспытатели, зарождение, питание и рост каждой вещи есть в то же время разрушение и гибель другой:

Если что-нибудь, изменившись, переступает свои пределы,
Оно немедленно оказывается смертью того, что было прежде.”

(Монтень 1979 с. 101). Перевод этой идеи на математический язык произошёл 500 лет тому назад в бухгалтерии (Пачоли 1974), причём и там она возникла не сама по себе, а была трансформирована из механической идеи равновесия. Возникнув в виде бухгалтерского баланса, пройдя через демографию (т.е. науку о популяциях *Homo sapiens*), обогатившись там принципами и методами статистики, эта идея сначала стала всеобщей “эпистемой”, “парадигмой”, “колодкой мышления” (Тутубалин и др. 1999), прежде чем вернуться в точную науку в виде законов сохранения (см. прекрасный обзор становления стохастического мировоззрения: Чайковский 1994). Таким образом, основные уравнения математической экологии, как и основные уравнения математической физики (Соболев 1996), суть законы сохранения (в качестве сохраняющейся “скалярной субстанции”, кроме массы, используется ещё и энергия, поскольку в органическом веществе запасена химическая энергия, которая в конечном счёте берётся из энергии солнечного излучения). Как и в математической физике, применение одного только фундаментального закона сохранения недостаточно: уравнения остаются незамкнутыми. Для замыкания уравнений необходимо использовать те или иные “материальные соотношения”, фиксирующие избранную модель. В качестве замыкающих соотношений используются частные “законы природы” (законы фотосинтеза, законы диффузии и т.д.) или ещё более частные “феноменологические” соотношения.

Первым по времени “материальным” соотношением, замыкающим уравнение динамики численности одного вида, было равенство $(B - D) = r = \text{const}$, приводящее к уравнению экспоненциального (в геометрической прогрессии от поколения к поколению) роста (при $r > 0$) или гибели (при $r < 0$):

$$\frac{dN}{dt} = rN. \quad (1.3)$$

Параметр r называют мальтузианским, в честь Т.Мальтуса, который указал на противоречивость модели (1.3) при $r > 0$ ($N \rightarrow \infty$ при $t \rightarrow \infty$) и предложил дополнить (1.3) “ограничением в виде неравенства”: (1.3) действует до тех пор, пока кривая $N(t)$ не пересечется с прямой $N = a t + b$, означающей “рост ресурсов в арифметической пропорции”, после чего знак r меняется и популяция вымирает. В течение XIX века различные учёные (частично независимо друг от друга) поправили уравнение (1.3), чтобы сделать его “соответствующим действительности”. Сохранив предположение о постоянстве функции рождаемости $B = n = \text{const}$, они использовали наиболее простую формулу зависимости $D(N)$ — линейную: $D(N) = m + \mu N$; где m — “естест-

венная смертность”, а возрастание смертности с ростом N объясняется ростом конкуренции за ограниченный ресурс (пища, пространство и т.п.). При таких предположениях (1.3) заменяется на уравнение:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right), \quad (1.4)$$

где мальтузианский параметр $r = n - m$, а величина $K = (n - m)/\mu$ называется “емкостью” среды (или параметром внутривидовой конкуренции). Решение уравнения (1.4) называется логистической кривой, и популяцию с таким законом роста тоже принято называть логистической. Нетрудно составить представление о ходе логистической кривой. При малых N (когда $N/K \ll 1$) решение (1.4) ведёт себя примерно так же, как и решение (1.3), т.е. при $r > 0$ экспоненциально растёт. Затем рост замедляется, и при $t \rightarrow \infty$ численность стремится к ёмкости среды: $N \rightarrow K$. Простота анализа уравнения (1.4) связана с чрезвычайной простотой устройства “фазового пространства” модели (1.4): оно представляет собой прямую.

На рисунке 1 изображен фазовый портрет логистической популяции.

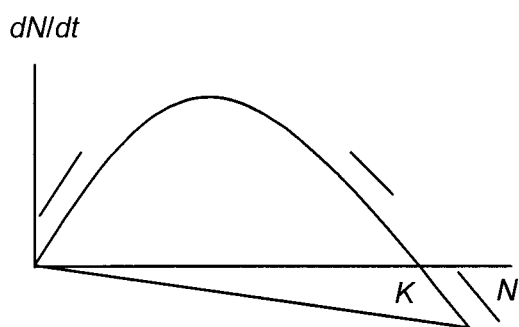


Рис. 1

Н.В.Тимофеев-Ресовский относился к своим соратникам математикам не без иронии, но эта ирония была конструктивной. Посмеиваясь, он пугал биологов “фазовым пространством”, но при этом отмечал, что “из фазового пространства существуют выходы”.

Эти “выходы из фазового пространства” и представляют собой основной интерес. В случае системы (1.4) их два: это положения равновесия $N = 0$ и $N = K$.

Первое из них — неустойчивое (в него нельзя попасть “естественным” путём, а случайно в нем очутившись, система от малейшего толчка уходит из его окрестности), а второе — устойчивое. То, что кривая на рисунке 1 — парабола, является, конечно, случайным обстоятельством, связанным с выбором линейной зависимости функции смертности от численности. Точный вид правой части на самом деле нам неизвестен. Поэтому реальный биологический смысл имеют только те выводы из математической модели, которые не изменяются не только при небольших изменениях правой части (“корректность”), но и при более или менее произвольных правых частях, удовлетворяющих только некоторым “биологически разумным” условиям.

Такое свойство математических моделей — сохранение качественных свойств (например, структуры фазового портрета) при широких вариациях модели, — принято, следуя известной “нелинейной” школе А.А.Андропова, называть “грубостью” (т.е. нечувствительностью, иногда используют термин “структурная устойчивость”, В.И.Арнольд называет это свойство “мягкостью” модели). “Грубый” аналог логистической популяции описывается уже не параболой, а произвольной выпуклой кривой, проходящей через точку 0 и пересекающей ось N при конечном значении K . Биологически существенные свойства у такой т.н. обобщённой логистической популяции,

а именно, наличие неустойчивого положения равновесия при $N = 0$ и устойчивого при $N = K$, сохраняются (Аверкин 1996).

При более общих, чем $B = \text{const}$, зависимостях $B(N)$ фазовый портрет меняется. Для многих популяций характерна S-образная зависимость $B(N)$. Это так называемый эффект Олли — немонотонный характер изменения относительной скорости от численности для популяций с чётко выраженным групповым поведением. При малых плотностях размножение у таких популяций определяется не физиологической плодовитостью, а скорее вероятностью встречи брачных партнёров, поэтому при малых N функция $B(N)$ растёт быстрее линейной. Фазовые портреты для различных популяций типа Олли изображены на рисунке 2.

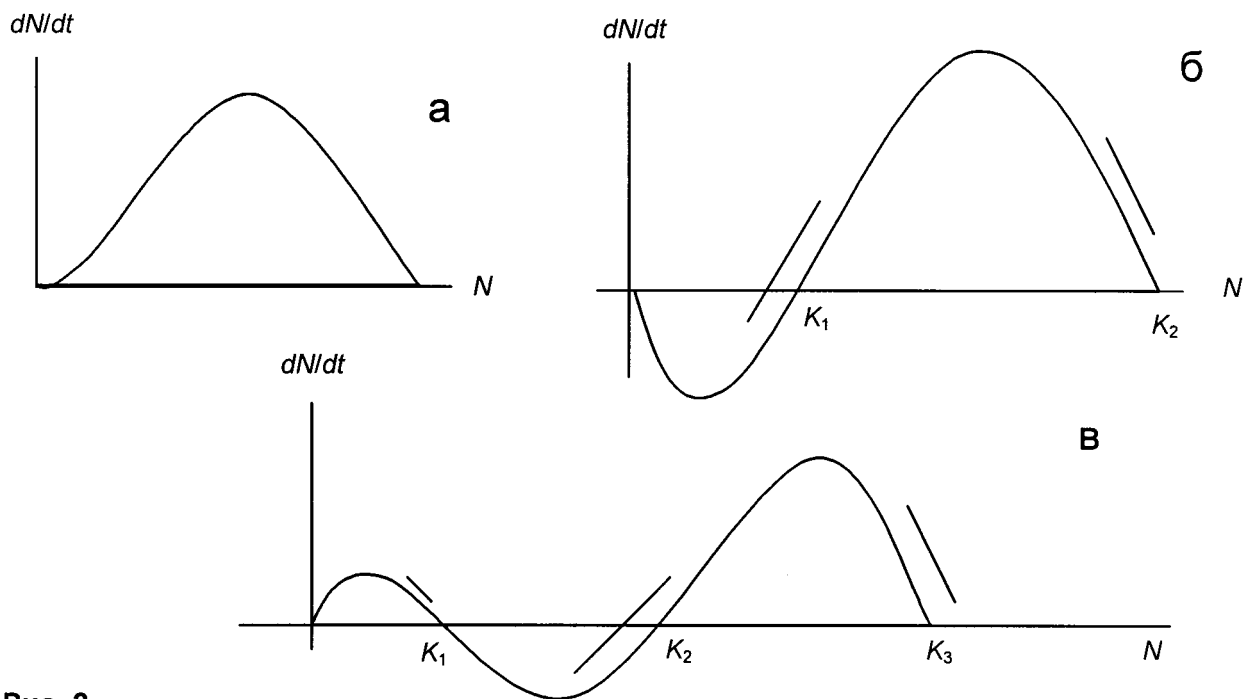


Рис. 2.

Популяция (а), как и логистическая популяция, имеет одно устойчивое положение равновесия при $N = K$. Популяция (б) — т.н. популяция с критическим порогом плотности: при численностях $N < K_1$ она вымирает, при $N > K_1$ стремится к равновесной плотности K_2 . Популяция (в) — популяция с двумя уровнями плотности, у неё три положения равновесия: $N = K_1$ и $N = K_3$ — устойчивые, $N = K_2$ — неустойчивое. При $0 < N < K_2$ популяция стремится к численности $N = K_1$, при $N > K_2$ происходит “вспышка” численности и $N \rightarrow K_3$ при $t \rightarrow \infty$.

Частным случаем популяции типа (а) является популяция, у которой кривая $N(N)$ касается оси в начале координат, например,

$$\frac{dN}{dt} = \alpha N^2 \left(1 - \frac{N}{K} \right). \quad (1.5)$$

При $N \ll K$ поведение такой популяции описывается уравнением

$$\frac{dN}{dt} = \alpha N^2, \quad (1.6)$$

решением которого является зависимость, изображаемая гиперболой:

$$N = \frac{N_0}{1 - \alpha N_0 t}, \quad (1.7)$$

где N_0 — численность при $t = 0$; по этой причине закон роста (1.5) называется гиперболическим. Гиперболическая “в узком смысле” модель (1.6) даёт пример модели, для которой не выполнена теорема существования: решение (1.7) не продолжается на всю ось $t > 0$, при $t = t^* = 1/\alpha N_0$ оно уходит на бесконечность. Особенностью закона роста (1.5) является его “негрубость”: при малых изменениях правой части он переходит либо в логистический закон, либо в закон роста с критическим порогом плотности.

Кривая роста популяции (1.7) активно популяризируется известным физиком С.П.Капицей в качестве кривой, описывающей численность населения человека. Квадратичная зависимость скорости роста от численности связана, конечно, не с “вероятностью встречи брачных партнёров”, а с тем, что, благодаря изобретательности человека, с ростом его численности ресурсы на душу населения до сих пор не сокращались, а возрастали. Критический момент $t = t^*$ “предсказывается” на середину XXI века. Ещё до этого человечеству придется столкнуться с одним из ресурсных кризисов (нехватка питьевой воды, энергетический кризис, кризис загрязнения и т.д.), а затем или адаптироваться (по закону типа 1.5), или перейти к режиму вымирания (“по Мальтусу”). Вопрос о выборе одного из этих сценариев оживлённо дискутируется последние тридцать лет, начиная с работ Римского клуба (Форрестер 1978).

Логистическая кривая немного чаще, чем гиперболическая, применялась для анализа и прогноза численности различных популяций, включая популяции научных сотрудников и научных публикаций (Тропп 1999). В эксперименте логистический рост воспроизвести не так просто из-за загрязнения среды метаболитами растущей популяции. Без дополнительных мер численность сначала растёт по кривой, близкой к логистической, а затем падает до нуля. Для обеспечения логистического роста применяют так называемые проточные среды. В начале XX века трудности приложения логистической модели игнорировались до такой степени, что обсуждался вопрос, нельзя ли описать этой моделью динамику численности населения США (классик математической экологии А.Лотка высказывался по этому поводу с большой осторожностью). По причинам, указанным выше (расширение ресурсной базы), прогноз численности на основе логистической кривой не оправдался. Последний из “логистических” прогнозов, известных авторам, — это прогноз роста сети Интернет. Опираясь на опыт прошлого, позволим себе усомниться в успехе этого прогноза.

В заключение этого параграфа применим к логистической модели (1.4) соображения теории подобия. Как было указано выше, логистическая модель характеризуется двумя параметрами, входящими в уравнение — мальтузианским параметром r и ёмкостью среды K . Ещё один размерный параметр входит в начальное условие:

$$N_{t=0} = N_0, \quad (1.8)$$

итого три размерных параметра. С точки зрения теории подобия задача (1.8), (1.4) содержит только один безразмерный параметр (а в некотором смысле — даже ни одного). Действительно, нормируя численность на величину ёмкости среды и вводя безразмерное время, связанное с мальтузианским параметром

$$n = \frac{N}{K}, \quad \tau = rt, \quad (1.9)$$

мы приводим уравнение (1.4) к беспараметрическому виду:

$$\frac{dn}{d\tau} = n(1 - n). \quad (1.10)$$

Остается один параметр в начальном условии:

$$N_{t=0} = n_0 = \frac{N}{K}. \quad (1.11)$$

Но, пользуясь автономностью уравнения (1.10) (то есть его инвариантностью относительно сдвига начала отсчёта времени), можно произвести замену $\tau = \tau' + \tau^*$ и выбрать в качестве “нулевого момента” такой, в котором относительная численность имеет любое значение между 0 и 1 (например, $1/2$):

$$n_{\tau'=0} = \frac{1}{2}. \quad (1.12)$$

Задача (1.12), (1.10) уже не содержит ни одного параметра, её решение абсолютно универсально. Если бы постоянство функции рождаемости и линейный рост функции смертности были бы законом природы (хотя бы для “логистических популяций”), то любая из этих популяций могла бы служить моделью другой (на том или ином отрезке своего исторического существования). В частности, все 45 популяций (из 63 исследованных), причисленных Дж.Тэннером (1966) к логистическим (по отрицательной корреляции между относительной скоростью роста и численностью), могли бы моделировать друг друга.

Локальные модели биогеоценозов

При построении локальных моделей биогеоценозов снимается только одно из предположений предыдущего пункта — об изолированности популяции одного вида. Все остальные (в т.ч. и неявно предполагавшаяся мгновенность реакции системы на воздействия, иначе говоря, отсутствие запаздывания) остаются в силе.

В модели биогеоценоза И.А.Полетаева (1968) рассматривается несколько видов с численностями (или плотностями, или биомассами) N_k ($k = 1, 2, \dots, k$) и несколько “компонентов” (типов веществ и энергии, обращающихся в пределах биогеоценоза), характеризующихся их количеством x_i ($i = 1, 2, \dots, i$). Компоненты, вообще говоря, не являются независимыми: один компонент может входить в состав другого. Биомасса видов биогеоценоза рассматривается как сложный компонент: состав единицы биомассы задаётся вектором $A_k = \langle a_{ik} \rangle$, где a_{ik} — количество компонента i на единицу живого компонента k . Если биогеоценоз химически и биологически изолирован, то со-

вокупность компонентов замкнута. Если же учитывать, скажем, вырубку леса или вылов какого-либо вида (или наоборот, посадку леса и выпуск мальков), уход какого-либо компонента из-за испарения или оседания на дно, то биогеоценоз будет открытым. Биогеоценоз всегда открыт по такому компоненту, как энергия солнечного света.

Индивидуум определённого вида k может проявлять различные типы “активностей” (основной обмен, размножение, добыча корма, оборона и т.п.). Активности вида k перечисляются индексом j . Мера активности неотрицательна: $p_{jk} > 0$.

Кинетика численности популяций биогеоценоза описывается тем же балансовым уравнением, теперь для каждого вида в отдельности:

$$\frac{dN}{dt} = B_k \cdot P_{bk} \cdot N_k - D_k \cdot N_k - \sum_{l=1}^N \lambda_{lk} \cdot P_{lk} \cdot Z_l \cdot Z_k, \quad (2.1)$$

где B_k — коэффициент рождаемости, P_{bk} — активность размножения, D_k — коэффициент естественной смертности, λ_{lk} — эффективность охоты вида l на вид k , P_{lk} — активность вида l по добыче вида k . Для “первичного корма” (продуцентов) первые два члена в (2.1) заменяются постоянной (поток, вносимый извне, например, солнечный свет).

Величины активностей P_{jk} в совокупности ограничены по затратам времени, по средней и мгновенной мощности, по физиологическим пределам усвоения пищи, размножения и т.п. Эти ограничения записываются в виде неравенств, которым подчиняются функции от активностей (простейшим неравенством такого типа было “неравенство Мальтуса”.

И.А.Полетаев (1966, 1968) предложил линеаризовать эти функции. Тогда ограничения выделяют в “пространстве активностей” выпуклый многогранник — допустимую область совместного существования видов биогеоценоза. Выбор точки внутри допустимой области — фактического поведения особей того или иного вида по распределению активностей — в идеале должен быть обеспечен модели биогеоценоза нижним биологическим уровнем, т.е. предписан физиологией и экологией k -го вида (подобно тому, как в физике механику сплошных сред коэффициентами снабжает кинетика). В качестве “нулевого приближения” для оценки сверху скорости роста популяции вида k И.А.Полетаев предложил экстремальный принцип: организм максимизирует активность размножения:

$$P_{bk} = \max \quad (2.2)$$

при заданных линейных ограничениях на активности. Тогда значения активностей определяется как решение задачи линейного программирования. Решение задачи линейного программирования выделяет некоторые “критические” компоненты и ограничения, которые фактически определяют решения. Более широкие условия на решения не влияют и могут не рассматриваться. Эта концепция “узких мест” (в физике говорят — “лимитирующих процессов”) И.А.Полетаева представляет собой большой шаг вперёд по сравнению с априорным постулированием вида системы (2.1). И.А.Полетаев отмечал, что введение мер активностей, ограничений и экстремаль-

ного принципа приводит к дифференциальным уравнениям, отличным от уравнений В.Вольтерра (с фиксированными квадратичными нелинейностями). В иллюстративных примерах правые части оказывались, например, рациональными (дробными) функциями численностей.

Если матрица активностей в (2.1) двухдиагональна: продуценты синтезируют органическое вещество из углекислого газа и простейших неорганических соединений, консументы питаются этой органикой, “травоядных” (“мирных”) консументов поедают хищники, а органику погибших хищников редуценты разлагают на такие простые соединения, которые могут быть использованы продуцентами, то (2.1) представляет собой последовательную трофическую цепь, а составляющие её виды — звенья трофической цепи; общее число звеньев называют длиной цепи. Разветвление трофических цепей приводит к большей заполненности матрицы активностей.

Простейшую последовательную цепь представляет собой система “хищник—жертва”, простейшую параллельную цепь — модель конкуренции двух видов за общий ресурс. Эти две модели описываются (если принять активности постоянными) автономной системой из двух обыкновенных дифференциальных уравнений первого порядка. Фазовое пространство таких систем представляет собой плоскость, и они допускают исчерпывающее (и наглядное) качественное исследование. По виду правых частей можно найти различные типы положений равновесия (узлы, фокусы, седла). Замкнутым кривым на фазовой плоскости соответствуют колебания (автоколебания, поскольку они вызваны внутренней структурой системы, а не навязаны ей извне). Некоторые замкнутые кривые (циклы) являются притягивающими (устойчивыми) — это так называемые предельные циклы. Автоколебания в модели “хищник—жертва” впервые обнаружил знаменитый итальянский математик Вито Вольтерра (1976). Работа выдающегося русского математика А.Н.Колмогорова (1972) является, по справедливой оценке В.Н.Тутубалина с соавторами (1999), в определённом смысле полемической по отношению к работам В.Вольтерра и впервые была опубликована на итальянском языке. А.Н.Коломогоров указал на некоторые “негрубые” (и, следовательно, имеющие небольшие шансы на фактическую реализацию) фазовые портреты из работ В.Вольтерра.

Классическими работами по опытной проверке модели конкуренции двух видов являются работы Г.Ф.Гаузе (Гаузе 1934, 1935; Гаузе, Витт 1934; Gause 1932). Результат этих работ известен сейчас как “закон конкурентного исключения <одного вида другим> Гаузе”. Подробное и достаточно критичное описание опытов Гаузе приводят В.Н.Тутубалин с соавторами (1999). К выводу о неудовлетворительности “обычного анализа экспериментов Гаузе” и “более сложных экспериментов по конкуренции” приходит и М.Уильямсон (1975, с. 169-172). Областью, где нашли применение модели типа моделей Лотки-Вольтерра, оказалась биотехнология. М.Уильямсон (1975, гл. IV) подробно описывается модель непрерывной культуры, “охватывающая все основные факторы, воздействующие на популяцию”. Успех этой модели связан с тем, что непрерывное культивирование — “целиком искусственный процесс”, в ходе которого непрерывно добавляется питательная среда, а вместе с тем часть содержимого, в том числе организ-

мы и продукты метаболизма, загрязняющие среду, непрерывно удаляются. При таких условиях модель оказывается и адекватной и проверяемой.

Модели популяций, учитывающие миграции особей. “Волны жизни”

Являются ли колебания численностей популяций в природе и в лабораторном эксперименте автоколебаниями или случайными флуктуациями, этого не удалось выяснить ни в тридцатые годы, ни до сих пор. А между тем — это один из важнейших биологических вопросов. В своих лекциях Н.В.Тимофеев-Ресовский (2000), говоря об этом явлении, использовал термин одного из своих учителей, С.С.Четверикова, “волны жизни” и сослался на “очень интересную статью”, которую С.С.Четвериков (1905) опубликовал “ещё будучи на последнем курсе университета”. Отмеченный в этой работе факт, как отмечает Тимофеев-Ресовский (2000, с. 273), “каждый из нас без всякой науки знает”, но биологическое сообщество до 1905 года “не обращало на него должного внимания”: а именно, что всем живым организмам на нашей планете свойственно не только не поддерживать постоянную численность особей в популяции, но подвергаться часто совершенно безумным колебаниям этой численности”. Важность “волн жизни”, или “популяционных волн”, по Тимофееву-Ресовскому (Там же, с. 276-277), обусловлена тем, что они представляют собой, наряду с мутациями, “положительный фактор” эволюции, снижающий (на фазе подъёма популяционной волны) давление естественного отбора. Поскольку колебания численности в локальных моделях не получили однозначного истолкования, то было естественно обратиться к процессам, разворачивающимся во времени и пространстве, где явление “колебаний” на самом деле сменяется феноменом “волн”. Передвижение особи по ареалу характеризуется т.н. радиусом индивидуальной активности (понятие, введённое Н.В.Тимофеевым-Ресовским). Используя его, легко получить (Свирижев 1987, с. 12-13) вместо уравнений локальной динамики (1.1) уравнение, описывающее динамику пространственно распределённой популяции:

$$\frac{\partial N}{\partial t} = D\Delta N + F, \quad (3.1)$$

где $\Delta = \partial/\partial x + \partial/\partial y$ (оператор Лапласа), а коэффициент диффузии D связан с “радиусом индивидуальной активности” соотношением $D = \rho^2/4$. Функция $F = F(N, x, y)$ описывает локальный закон роста популяции, зависящий от плотности и, вообще говоря, от координат. Уравнение (3.1) впервые появилось в физике, где оно описывает процесс случайных блужданий молекул, проявляющийся в макромасштабе как диффузия. Распределение путем диффузии, или случайных блужданий, представляет, естественно, очень простую и слишком “физикалистскую” модель. В работе Г.Коли (1997) предпринята попытка заменить ее на направленное расселение под давлением плотности. Разделить “направленную” модель и диффузионную по зависимости радиуса ареала от времени не удалось, что не удивительно: пропорциональность потока вещества градиенту плотности (закон Фика) — это просто другое описание того же диффузионного процесса. При нали-

чий выделенного направления изотропный оператор Лапласа заменяется на более общий $a_{11} \cdot d^2/dx^2 + 2a_{12} + a_{22} \cdot d^2/dy^2$, характеризующий в физике анизотропные (кристаллические) среды, и кроме того, появляются члены с первой производной, характеризующие перемещение по ареалу в определённом направлении (в биологии это называется “таксис”, а в физике — “дрейф”) со скоростью $W(W_x, W_y)$:

$$\frac{\partial N}{\partial t} = W_x \frac{\partial N}{\partial x} + W_y \frac{\partial N}{\partial y} + \Delta N + F(N, x, y). \quad (3.2)$$

Если особи изучаемой популяции — свободно плавающие водные организмы, то W — это просто скорость течения жидкости.

Если в уравнении (3.1) функция F не зависит от искомой численности N , то (3.1) будет линейным уравнением диффузии, которое не содержит никаких волн, а — как и аналогичное ему уравнение теплопроводности — описывает постоянное “расплывание” любых начальных неоднородностей (чтобы линейному уравнению быть волновым, нужно вместо первой производной по времени записать вторую производную, но так дело обстоит в акустике, но не в теории диффузии или теплопроводности). Положение радикально меняется, если F — нелинейная функция численности. Нелинейное уравнение диффузии обладает волновыми решениями. Классическим примером волнового решения нелинейного уравнения диффузии является решение одномерного варианта уравнения (3.1), описывающего динамику логистической популяции на бесконечном ареале:

$$\frac{dN}{dt} = D \frac{\partial^2 N}{\partial x^2} + F(N), \quad (3.3)$$

где $F(N)$ — (обобщенная) функция локального роста логистической популяции (рис. 1). Это решение было одновременно получено в 1937 году английским математиком Р.Фишером (Fisher 1937) и советскими математиками А.Н.Колмогоровым, И.Г.Петровским и Н.С.Пискуновым (1937). Интересно, что по постановке задачи это была не “популяционная”, а “генная” волна: рассматривалось изменение концентрации гена в пространственно распределённой популяции под действием разнонаправленного давления естественного отбора. Классический результат Фишера-Колмогорова-Петровского-Пискунова состоит в следующем: уравнение (3.3) имеет решение в виде бегущей влево волны $N(x + vt)$, причём при достаточно больших временах скорость волны становится постоянной

$$v = v_0 = 2\sqrt{DF'(0)}$$

и устанавливается неизменная форма волны $N(x)$, описываемая обыкновенным дифференциальным уравнением

$$\frac{d^2 N^0}{dx^2} - \frac{v_0}{D} \frac{dN_0}{dx} + \frac{F(N_0)}{D} = 0. \quad (3.4)$$

Парадоксальна дальнейшая история нелинейных волн в системах с диффузией (см.: Свирижев 1987, с. 60-61). После первого блестящего результата “теории популяционных волн” биологическая природа задачи была

надолго забыта, эта тематика была “перехвачена” теорией горения (Зельдович и др. 1980). В биологию эта тематика вернулась через эпидемиологию (Бейли 1970), теорию волн в активных средах, нервных волокнах, нейронных сетях, клетчатых системах (Hutchinson 1948). В математическую генетику и математическую экологию нелинейно-диффузионные волны “вернулись”, главным образом, благодаря работам Ю.М.Свирижева и его сотрудников, и лишь в 1970-1980-е годы. Объяснение этому даёт сам Ю.М.Свирижев (1987, с. 61): “Это, по-видимому, может быть объяснено, с одной стороны, большими трудностями математического исследования (ингибирование), а с другой — резким усилением общего интереса к экологическим проблемам (стимулирование)”.

В монографии А.Н.Аверкина (1996) описаны разнообразные типы популяционных волн, различающиеся как по биологическому “содержанию”, так и по математическим методам исследования. Это волны в изолированных популяциях с различными локальными законами роста, волны в системах “ресурс—потребитель”, волны в системах с выраженным таксисом, волны в системах с миграцией, зависящей от плотности (через коэффициент диффузии). Таким образом, в настоящее время биологический заказ на моделирование “волн жизни” можно считать выполненным. Вопрос решён и на теоретическом, и на прикладном уровнях. Глава III книги А.Н.Аверкина содержит приложения волновых моделей к описанию вспышек елового почкоеда в Канаде, большого елового лубоеда в Боржомском ущелье Грузии, экспериментальное исследование волн популяции дрозофилы, теорию эпидемических волн (см. также: Шарковский 1964). Особый интерес вызывают нелинейные диффузионные уравнения с коэффициентом диффузии, зависящим от фазовых переменных (т.е. от искомого решения). Это чрезвычайно популярный в современной математике объект (как было упомянуто выше, он заслужил имя “основного уравнения синергетики”), активно исследуемый школой А.А.Самарского—С.П.Курдюмова. В этих задачах обнаружены такие интересные явления, как режимы с обострением, диссипативные структуры, разрывные решения. Математические вопросы нелинейно-волновой диффузии рассмотрены в обзорных статьях в сборнике “Итоги науки и техники. Серия: Современные проблемы математики” (ВИНИТИ 1986); наглядное “биологическое” изложение дано в книге Дж.Марри (1983), а оригинальная философская интерпретация (включая связь нелинейно-волновой диффузии с восточной философской традицией) содержится в книге Е.Н.Князевой и С.П.Курдюмова (1994).

Работа выполнена при поддержке РФФИ в рамках гранта № 00-07-90181

Литература

- Аверкин А.Н. 1996. Мягкие вычисления — основа новых информационных технологий // *Искусственный интеллект*—96. Казань, 2: 17-29.
- Александров Д.А. 1998. Научные школы как социальные сети // *Академические научные школы Санкт-Петербурга. К 275-летию Академии наук*. СПб.
- Бейли Н. 1970. *Математика в биологии и медицине*. М.: 1-326.
- Вольтерра В. 1976. *Математическая теория борьбы за существование*. М.: 1-286.
- Гаузе Г.Ф. 1934. Математическая теория борьбы за существование и ее применение к популяциям дрожжевых клеток // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 43, 1: 69-87.

- Гаузе Г.Ф. 1935. Исследования над борьбой за существование в смешанных популяциях // *Зоол. журн.* **14**, 4: 243-306.
- Гаузе Г.Ф., Витт А.А. 1934. О периодических колебаниях численности популяций: математическая теория релаксационного взаимодействия между хищниками и жертвами и ее применение к популяциям двух простейших // *Изв. АН СССР. Отд. мат. и естеств. наук.* **1A**: 1551-1559.
- Зельдович Я.Б. и др. 1980. *Математическая теория горения и взрыва*. М.: 1-478.
- Инге-Вечтомов С.Г. 1997. Предисловие // *Невская губа — опыт моделирования* / А.Ф.Алимов и др. СПб.
- Князева Е.Н., Курдюмов С.П. 1994. *Законы эволюции и самоорганизации сложных систем*. М.: 1-236.
- Коли Г. 1997. *Анализ популяций позвоночных*. М.: 1-362.
- Колмогоров А.Н. 1972. Качественное изучение математических моделей динамики популяций // *Проблемы кибернетики* **25**: 100-106.
- Колмогоров А.Н., Петровский И.Г., Пискунов Н.С. 1937. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием количества вещества, и его применение к одной биологической проблеме // *Бюл. Моск. ун-та. Сер. А.* **6**: 1-26.
- Марри Дж. 1983. *Нелинейные дифференциальные уравнения в биологии: Лекции о моделях*. М.: 1-397.
- Монтень М. 1979. *Опыты. Книги первая и вторая*. М.: 1-704.
- Пачоли Л. 1974. *Трактат о счетах и записях*. М.: 1-159.
- Полетаев И.А. 1966. О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозах // *Проблемы кибернетики* **16**: 171-190.
- Полетаев И.А. 1968. Некоторые математические модели биогеоценозов и замечания о моделировании // *Математическое моделирование жизненных процессов*. М.: 124-135.
- Свирижев Ю.М. 1987. *Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии*. М.: 1-368.
- Соболев С.Л. 1996. *Уравнения математической физики*. М.: 1-444.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. 2000. *Воспоминания: Истории, рассказанные им самим, с письмами, фотографиями и документами*. М.: 1-880.
- Тропп Э.А. 1999. Критический рационализм как мировоззрение учёных: вызов конца тысячелетия // *Петербургская Академия наук в истории академий мира. К 275-летию Академии наук*. СПб.. **4**: 112-124.
- Тутубалин В.Н., Барабашев Ю.М., Григорян и др. 1999. *Математическое моделирование в экологии: Историко-методологический анализ*. М.: 1-208.
- Уильямсон М. 1975. *Анализ биологических популяций*. М.: 1-271.
- Форрестер Дж. 1978. *Мировая экономика*. М.: 1-167.
- Чайковский Ю.В. 1994. Становление статистического мировоззрения // *Метафизика и идеология в истории естествознания*. М.: 62-107.
- Четвериков С.С. 1905. Волны жизни // *Дневник Зоол. отд. Имп. общ-ва любителей естествознания, астрономии и этнографии* **3**, 6: 106-110.
- Шарковский А.Н. 1964. Сосуществование циклов непрерывного преобразования прямой в себя // *Укр. мат. журн.* **16**, 1: 61-71.
- Fisher R.A. 1937. The wave of advance of advantageous genes // *Ann. Eugenics* **7**: 355-369.
- Gause G.F. 1932. Experimental studies of the struggle for existence // *J. Exp. Biol.* **9**, 4: 389-402.
- Hutchinson G.E. 1948. Circular causal systems in ecology // *Ann. New York Acad. Sci.* **50**: 221-246.
- Tanner J.T. 1966. Effects of population density on growth rates of animal population // *Ecology* **47**, 5: 733-745.



Вид в пространстве и во времени

Л.С.Степанян

*Второе издание. Первая публикация в 1983**

Формулировка, в которой дан заголовок, требует уточнения, поскольку тема охватывает весьма широкий круг проблем экологического, эволюционного и чисто таксономического плана. Я хотел бы остановиться на последнем аспекте этой общей темы.

Прежде всего представляется целесообразным обсудить некоторые моменты, по поводу которых нет единого мнения среди зоологов, а также среди биологов вообще. Естественно, что эти вопросы, когда они поднимаются в биологической аудитории, неизбежно вызывают полемику. Однако такие споры, как правило, не приводят к переубеждению противной стороны. Поэтому суждения, о которых пойдёт разговор, не следует воспринимать как бесспорные декларации. Напротив, это поле для широких размышлений и раздумий в одной из интереснейших областей биологии.

Проблема вида в настоящее время настолько выросла и усложнилась, что сейчас она превратилась в самостоятельное направление в биологии. Это связано прежде всего с большими достижениями в смежных биологических науках, особенно в генетике, молекулярной биологии, геномной инженерии. Очень существенный вклад в эту проблему в последние десятилетия привнесла экология. Таким образом, проблему вида невозможно обсуждать здесь в таком широком плане, хотя бы уже потому, что вид в ботанике, вид в микробиологии, вид в зоологии и, наконец, вид в палеонтологии — это существенно различающиеся понятия, хотя и имеющие общую теоретическую основу. Всё, о чём пойдёт речь ниже, будет касаться преимущественно вида в зоологии.

Говоря о виде в пространстве, следует подчеркнуть, что речь здесь идёт прежде всего о том, что в специальной литературе называется “границами вида”. Этот термин фигурирует, главным образом, в среде систематиков, а в последние годы не менее часто употребляется генетиками.

Между тем, под этим понятием скрывается ряд важнейших аспектов проблемы вида и некоторые вопросы, далеко выходящие за пределы этой проблемы и касающиеся самых общих, основных вопросов биологии. Вид становится объектом исследования тогда, когда мы в состоянии отграничить это явление от многочисленных смежных явлений. Иными словами, вопрос о виде и в прошлом и в настоящем постоянно упирается в вопрос о критерии этого понятия. Чем должна определяться видовая самостоятель-

* Степанян Л.С. 1983. Вид в пространстве и во времени // *Теоретические проблемы современной биологии*. Пушино: 50-57.

Статья написана по материалу доклада, прочитанного для молодых биологов на семинаре, посвящённом некоторым теоретическим проблемам современной биологии, в Научном центре биологических исследований АН СССР в Пушино (8 января-3 февраля 1982).

ность популяции? В этой связи необходимо сказать несколько слов об истории вопроса.

Общее представление о виде, пусть неосознанные, появились у человека уже тогда, когда он начал более или менее внимательно смотреть на окружающий его мир. Научное становление понятия “вид” с полным основанием связывают с именем Карла Линнея, хотя этот термин был предложен значительно раньше. Концепция Линнея была типологической, основанной на представлениях о неизменности вида в пространстве и во времени. Вопрос о критерии вида в те времена не представлялся сложным. В качестве такового критерия принималась морфологическая специфика — в полном согласии со всем тем мировоззрением, которое существовало в середине XVIII века, когда вышло 10-е издание “Systema naturae” Линнея. Главным выразителем последующих громадных сдвигов в биологии явился Ч.Дарвин.

Эволюционная теория Дарвина была построена, естественно, на представлении о виде как о некой “отдельности” живой материи. Но Дарвин не видел принципиальной разницы между тем, что он называл “разновидностью*” и собственно видом. И не только Дарвин, но и все его последователи того времени. В сущности, разница между разновидностью и видом рассматривалась как чисто количественная, а отнюдь не качественная. Ставить это в вину Дарвину, конечно, нет никаких оснований по многим причинам. И в частности потому, что основное внимание в те времена было направлено в сферу поисков, изучения, осознания, анализа филогенетических связей между группами гораздо более высокого ранга: типами, классами и т.д. Таким образом, внимание к виду было ослаблено по вполне объективным причинам. В связи с этим в те времена вопрос о критерии видовой самостоятельности также не стоял особенно остро. Как мне кажется, резкое повышение интереса к вопросу о критерии видовой самостоятельности популяции приходится примерно на вторую четверть XX века. Именно в этот период, судя по таксономической зоологической литературе, обнаруживается рост числа категорических утверждений по этой теме, и в то же время — суждений негативного плана по поводу того, что было сделано в этом отношении в прошлом.

Я хочу подойти к освещению этого вопроса, исходя из постулата о дискретности материи. Дискретность живой материи наиболее очевидна на организменном уровне, хотя тут же следует заметить, что и в зоологии, и в ботанике имеется немало случаев, когда вопрос о границе между отдельными организмами далеко не решён и, вероятно, не может быть решён однозначно. Тем не менее, дискретность на организменном уровне — объективно существующий факт.

Следующий очевидный уровень дискретности живой материи — это уровень видовой. Хотя и дарвинская точка зрения, и точка зрения многих

* Замечу, что под эту категорию у Дарвина попадали подчас совсем разные явления; но даже если ограничивать их только явлениями географической изменчивости и тем, что мы сейчас называем подвидом или географическими расами — и в этом случае сегодня взгляд Дарвина нас несколько удивляет.

современных биологов может в какой-то степени противоречить этому утверждению. Тем не менее, вся конструкция, вся структура того что мы можем назвать геомеридом (сочетание всех живых организмов на нашей планете), основана безусловно на дискретности живой материи на видовом уровне. Именно вид есть та функциональная единица, которая лежит в основе сложнейшей системы живого вещества на нашей планете.

Каждый вид в структуре биосферы в целом занимает совершенно отдельное место и связан системой многообразных отношений со всеми окружающими его элементами ценоза, в котором пребывает. Хотя я в данном случае говорю о зоологическом виде, но именно этот момент, вероятно, можно считать общим и приложимым ко всем другим группам организмов. Отсюда можно заключить (если мы согласимся с тем, что это рассуждение справедливо не только для зоологического вида, но и для вида ботанического, для вида микробиологического — т.е. для видов всех рецентных организмов), что вид, вероятно, представляет собой универсальную форму организации живой материи. В связи с этим интересно выявить некоторые наиболее существенные общие характеристики этого явления. Для нас сейчас наиболее важны два аспекта. Первый из них — это обособленность вида, его изолированность от всех других подобных и любых иных явлений живой материи. Второй аспект — уникальность каждого вида: уникальность как во времени, так и в пространстве. Каждый конкретный вид уникален в том смысле, что он занимает совершенно определённое место в общей структуре биосферы, так что невозможно представить себе ситуацию, когда бы существовало два совершенно тождественных вида, пусть аллохронных или синхронных, аллопатрических или симпатрических. В этом смысле пока что весь опыт биологии свидетельствует о том, что такие ситуации никогда не регистрировались. В этом смысле утверждение об уникальности каждого вида мне кажется совершенно оправданным.

Таким образом, если вид, будучи универсальной формой организации живой материи, во всех конкретных случаях представляет собой явление уникальное, то существует возможность выявления универсального адекватного критерия, который был бы ключом для определения границ вида, для определения статуса популяций в любой группе организмов. Иными словами, универсальность вида логически предполагает возможность существования универсального критерия вида.

Поиски универсального критерия вида велись и ведутся весьма интенсивно специалистами разных областей. Многократно создавались ситуации, когда складывалось впечатление, что такой критерий найден. Последний пример этому — достижения молекулярной генетики, которые в какой-то момент, казалось, дали, наконец, ключ для построения универсального критерия видовой самостоятельности популяций.

Но во всех без исключения случаях рано или поздно обнаруживалось, что нечто, кажущееся на первый взгляд универсальным критерием видовой самостоятельности популяций, таковым в действительности не является. Во всех таких ситуациях со временем оказывалось, что мы имеем дело с какими-либо частными особенностями, но никак не с общими закономерностями, приложимыми для всех групп организмов. В этой связи крепнет

отнюдь не новая в биологии мысль, что универсального критерия, адекватного для всех групп организмов, в природе не существует, и его поиски в любой временной перспективе, по-видимому, обречены на неудачу. Становится всё более ясным (формулировка, которую в своё время высказал ещё Дарвин), что цена сходств и различий по любым параметрам у разных видов, тем более в далёких филетических ветвях, весьма различна. Таксономическая “цена” даже очень важных, казалось бы, параметров (точнее, различий по этим параметрам) оказывается в разных группах организмов существенно различной. Иными словами, не удаётся выявить какой-то универсальной мерки, приложение которой к любой популяции могло бы дать однозначный ответ на вопрос, имеем ли мы дело с видовой единицей или нет.

Надо сказать, что этот вывод хорошо известен старшему поколению биологов, но, может быть, не очень близок поколению младшему. Но я хотел бы заметить, что этот вывод приложим буквально ко всем свойствам и особенностям живого. Морфологические, анатомические, гистологические, цитологические, ультрамикроскопические, молекулярные, физиологические, биохимические, этологические, экологические — можно было бы продолжить ещё — особенности или признаки живого не содержат в себе никакой возможности для определения того, какая именно степень различий должна быть признана адекватной видовому разрыву. В особенности, если говорить о виде как об универсальной форме существования жизни. Иными словами, невозможно определить вид любой его особенностью, если эта особенность требует количественной оценки.

Явление вида универсально в том смысле, что вся живая материя организована в видовые единицы; но типы видов различны, виды не эквивалентны и не равнозначны друг другу. И вот в этом-то и заключается сущность, как мне кажется, совершенно грандиозного парадокса в биологии — с одной стороны, универсальность явления, и логическое следствие, вытекающее отсюда — кажущаяся возможность выработки универсального критерия для обнаружения или оконтуривания этого универсального явления, а с другой стороны, как выясняется — практическая нереальность выявления такого критерия.

Каков же выход из этого положения? Да и нужно ли искать выход? Должен сказать, что в практической таксономии всех групп организмов это давным давно сознательно или подсознательно принято к сведению. Хорошо известно, что при работе с каждой группой организмов систематики оперируют критериями, наиболее эффективными применительно именно к данной группе. Таким образом, это стихийно возникшее в практической таксономии явление поиска частных критериев вида, адекватных для отдельных групп животных, вероятно, и может быть в перспективе тем путём, по которому можно пытаться двигаться, чтобы в дальнейшем, на основе синтеза выработанных частных критериев пытаться хотя бы дать более или менее строгое определение понятия вид. Замечу, что такового в биологии пока не существует. Разными специалистами дано очень много определений этого понятия; существуют также синтетические определения. Но анализ любого из существующих определений обнаруживает его несо-

стоятельность уже по одной причине — не удаётся чётко ограничить вид от других надындивидуальных систем.

Объективным считается критерий репродуктивной изоляции (заметим, что он, как будто бы, не требует количественной оценки). Однако этот критерий приложим только к видам с перекрёстным оплодотворением. Абсолютизация критерия репродуктивной изоляции (особенно Э.Майром) неизбежно приводит к выводу (сделанному, в частности, в нашей отечественной литературе), что все агамные формы организмов вообще не могут подпасть под категорию вида. Я склоняюсь к тому, что невозможно считать, будто бы помимо явления, которое мы называем “вид” и которое свойственно организмам с перекрёстным оплодотворением, существуют другие формы организации живой материи, чем-то принципиально отличные от категории вида в узком смысле этого слова. Если вернуться к некоторым основным параметрам вида, в частности, к свойству его уникальности, то это оказывается справедливым и для агамных форм. Поэтому, на мой взгляд, нет никаких оснований отрицать, что вся живая материя всё-таки организована в форме видов, так что отсутствие единого критерия отнюдь не повод для того, чтобы разрушить эту весьма содержательную концепцию. Хотя, повторяю, это довольно часто делается в литературе, как в советской, так и в зарубежной.

Где же выход из положения? Я думаю, что репродуктивная изоляция, которая столь привлекает внимание зоологов, и которая представляет собой методически мощное средство в руках исследователей, должна рассматриваться в качестве частного случая, очень полезного и существенно облегчающего работу со многими группами организмов. Однако он, естественно, не приложим ко всему органическому миру и, конечно, придавать ему абсолютное значение, логически отрицая тем самым универсальный характер вида, вряд ли оправдано.

Следует повторить, что свойство уникальности вида, которое (вместе с некоторыми другими характеристиками) представляет собой основание для взгляда на вид как на явление универсальное, пока что не поддаётся опровержению. Вся палеонтологическая ретроспектива, вся неонтология подтверждают это. И действительно, повторения конкретной видовой ситуации в пространстве и во времени по-видимому, в природе быть не может. В этом смысле принцип необратимости эволюции Долло, видимо, совершенно верен. Вопрос этот, на мой взгляд, чрезвычайно заманчив для дальнейшего обсуждения.

Несмотря на существующие трудности и нерешённые проблемы в сфере теории вида, реальная практическая ситуация не столь плоха. В практической систематике нет ни одной группы организмов, даже таких сложных для таксономического изучения, как прокариоты, где бы систематические построения не развивались с успехом.

Всё это говорит о том, что специалисты, оказывается, в состоянии справляться с проблемой отсутствия универсального видового критерия.

Как смотрится вид “в горизонтальной плоскости”, в мысленно статической ситуации, каждому из нас, по крайней мере в пределах своей группы, ясно. А вот как он смотрится в динамике, на больших отрезках времени?

Это уже сложнейшая проблема палеонтологической систематики. Здесь необходимо мысленно переместиться в трёхмерное пространство и далее вести речь об эволюционных линиях и стволах. Палеонтологи, как и неонтологи, постоянно пользуются понятием вид. Однако концепции вида там и тут далеко не совпадают. Основной вопрос здесь можно поставить так: существует ли вид во времени? Я на этот вопрос могу дать лишь отрицательный ответ. По-видимому, наши представления о виде “на горизонтали” невозможно перенести в динамическую картину, развиваемую “по вертикали”. Само понятие границ вида во времени представляется бессмысленным. Независимо от того, какой из двух наиболее известных типов преобразований организмов взять — филетическую или дивергентную эволюцию — ситуация не меняется. Если рассмотреть филетический тип эволюции, то, сравнивая какую-нибудь глубинную исходную форму в этой линии с рецентной формой, если таковая существует, можно обнаружить — и это рядовой случай в палеонтологии — различия разного ранга: видового, различия на уровне рода, семейства и т.д. Но дело в том, что эти две вычлененные формы соединены огромным числом промежуточных популяций.

На чём же строится палеонтологическая таксономическая иерархия в пределах одного филетического ряда? На совершенно случайных объектах, искусственно вычлененных из филетического ствола. Но если бы исследователь имел возможность ознакомиться с филетической линией целиком, начиная с какого-то исходного момента и до сегодняшнего дня, то, на мой взгляд, никаких перепадов, резких граней между соседними формами ему не удалось бы обнаружить. Такого рода утверждения часто оспаривают, ссылаясь на различные палеонтологические концепции неравномерности эволюции, на явления, связанные, например, с многовековой активностью Солнца и т.д., и т.п. Однако проблему можно упростить до предела, задавая следующий вопрос: где тот минимальный эволюционный шаг в любом филетическом ряду, который разделяет две соседние (во времени) популяции, или (ещё более упрощая схему) — два соседствующих по вертикали организма? Этот шаг есть ничто иное, как разрыв между индивидуумами и их потомками первого поколения, т.е. между родителями и их детьми. Другого разрыва просто не существует. Это значит, что в любом случае, какую бы концепцию ни принимал исследователь, он обязан будет провести видовую границу между родителями и детьми, если он вообще осмелится проводить таксономические границы в вертикальных стволах. На это можно возразить, вспомнив, например, случай полиплоидии у растений, как пример спонтанного однократного образования новой формы, становящейся репродуктивно изолированной от формы родительской. Но на общем фоне это всё-таки настолько редкие исключения, что они ни в какой мере не определяют ситуацию в целом. Таким образом, говоря о виде по вертикали, о виде во времени, следует с известной условностью пользоваться этим термином. Нельзя забывать, что палеонтологический вид есть лишь произвольно взятое звено, механически вычлененное из непрерывной филетической линии.

Из всего сказанного приходится заключить, что концепция вида сегодня представляет собой чрезвычайно сложный комплекс идей и противо-

речий. Она содержит большое число нерешённых вопросов, часть которых, возможно, до сих пор даже поставлены не корректно. Учитывая опыт прошлого, что всегда необходимо делать, к решению этих вопросов следует подходить весьма осторожно, избегая односторонних деклараций. И наши предшественники, и мы сами не раз были свидетелями категоричных решений в этой области, но затем выяснялось, что, будучи хорошим вкладом в науку, эти решения не достигали поставленной кардинальной цели.

Проблема вида — область, в которой нет малозначащих обстоятельств. Исследование её требует комплексного подхода, и всякий вклад, вносимый в её разработку исследователями самых разных направлений, одинаково важен для будущих построений в этой области.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2002, Экспресс-выпуск 193: 742-743

О зимнем питании ушастой совы *Asio otus* в культурном ландшафте северных предгорий Тянь-Шаня Н.Н.Березовиков¹⁾, В.Н.Мурзов²⁾

¹⁾ Лаборатория орнитологии, Институт зоологии Министерства образования и науки РК, Академгородок, Алматы, 480060, Казахстан. E-mail: InstZoo@nursat.kz

²⁾ Алакольский государственный природный заповедник,
г. Ушарал, Алматинская область, 489430, Казахстан.

Поступила в редакцию 21 сентября 2002

Ушастая сова *Asio otus* — характерная зимующая птица северных предгорий Заилийского Алатау (Шнитников 1949; Гаврин 1962), однако её зимнее питание в этом районе до сих пор оставалось неизученным.

При обследовании двух ночёвок ушастых сов в культурном ландшафте подгорной зоны Заилийского Алатау нам удалось собрать и проанализировать 100 совиных погадок, содержащих 166 кормовых объектов. В 64 погадках, найденных 10 марта 1982 в местах ночёвок сов среди тополей Главного ботанического сада г. Алматы, содержался 91 кормовой объект, в том числе киргизская полёвка *Microtus kirgisorum* — 65 экз. (71.4%), лесная мышь *Apodemus sylvaticus* — 24 экз. (26.4%), малая белозубка *Crocidura suaveolens* — 1 экз. (1.1%) и воробьиная птица (1.1%). Число грызунов в одной погадке не превышало трёх. Так, по одной полёвке найдено в 31 погадке, по две — в 9, по одной лесной мыши — в 9, по две — в 1. Комбинация 1 лесная мышь + 1 полёвка отмечена в 9 погадках, 1 лесная мышь + 2 полёвки — в двух, 2 лесных мыши + 1 полёвка — в одной погадке.

На железнодорожной станции Чемолган, расположенной западнее Алматы, в старом тополевом саду с 25 декабря 1987 по 25 января 1988 каждый вечер собиралось на ночёвку до 20-25 ушастых сов. В 36 погадках, собран-

ных здесь 2-20 января, содержалось 75 кормовых объектов, из которых преобладала домовая мышь *Mus musculus* — 19 экз. (25.3%) и киргизская полёвка — 13 экз. (17.3%). Кроме того, среди добычи обнаружены обыкновенная полёвка *Microtus arvalis* — 6 экз. (6%), лесная мышь — 4 экз. (5.3%), гребенщикова песчанка *Meriones tamariscinus* — 3 экз. (1.4%), серый хомячок *Cricetulus migratorius* — 1 экз. (1.4%) и малая белозубка — 1 экз. (1.4%). Среди неопределённых до вида остатков добычи было также 10 экз. полёвок *Microtus* sp. (13.3%), 12 экз. мышей *Mus* sp. (16%) и 6 экз. (8%) мелких воробьиных птиц Passeriformes.

Таким образом, анализ погадок показал, что ушастые совы, зимующие в культурном ландшафте северных предгорий Заилийского Алатау, питаются преимущественно мелкими грызунами — вредителями сельскохозяйственных культур и являются исключительно полезными птицами.

Литература

Гаврин В.Ф. 1962. Отряд Совы — Striges // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, 2: 708-779.
Шнитников В.Н. 1949. *Птицы Семиречья*. М.; Л.: 1-665.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2002, Экспресс-выпуск 193: 743

К вопросу о миграциях саджи *Syrrhaptes paradoxus*

Г.И.Поляков

Второе издание. Первая публикация в 1913*

Э.А.Борсов, приславший мне из Хабаровска 4 экземпляра *Syrrhaptes paradoxus* (Pall.), добытые вблизи Харбина 1 января текущего (1913) года, сообщает в своём письме между прочим следующее: “Копытки появились этой зимой около Харбина и вдоль Китайской Восточной железной дороги в большом количестве”. Об этом массовом появлении саджи под Харбином зимою 1912/1913 мне пришлось слышать и от одного моего родственника, А.В.Хаваева, живущего в названном городе. По словам последнего, саджи во множестве и по очень низкой цене продавались в середине зимы на городском рынке.



* Поляков Г.И. 1913. К вопросу о миграциях саджи [*Syrrhaptes paradoxus* (Pall.)] // *Орнитол. вестн.* 4, 3: 181.