ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ И ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ. МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

Н.А. Щипанов

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова PAH; shchipa@mail.ru

Классификация видов согласно гипотезе функционального структурирования (ГФС) видовых популяций рассмотрена в связи с зависимостью видового разнообразия от нарушенности/возмущённости среды. Функциональная структура предполагает оценку способности вида сформировать группировку с одной из двух альтернативных функций: 1) «репарация», т. е. обеспечение быстрой реколонизации; 2) «контроль», т. е. обеспечение локального самоограничения популяционной плотности. Функция репарации включает создание «запаса» особей, обеспечивающих быстрое заполнение депопулированного пространства. Такой запас возникает за счёт избыточного (независимого от плотности) размножения в локальной группировке. Функции «репарация» и «контроль» пространственно несовместимы и рассмотрены как альтернативные. Основным критерием реализации функции является относительное время восстановления населения на локально депопулированном участке. В качестве индикаторов функции предлагаются следующие демографические характеристики: паттерн нерезидентного населения, текучесть осёдлого состава, доля нерезидентного населения. По способности формировать демографические единицы с обозначенными функций выделены три группы видов: 1-я группа — способные обеспечить обе функции, 2-я группа — способные только к репарации, 3-я группа — способные только к локальному контролю. Группа 1 разделяется на подгруппу 1а (немедленное изменение функции в ответ на воздействие) и подгруппу 1b (изменение функции, отложенное за счёт изменения баланса генотипов). Рассмотрен гипотетический сценарий эволюции типов функциональной структуры, согласно которому виды групп 1а и 1b образуют отдельные эволюционные циклы. Обсуждается возможность использования классификации видов по типу ГФС для объяснения/прогноза формы зависимости разнообразия от уровня нарушенности/возмущённости среды. Сочетание видов из разных групп в составе сообщества влияет на форму кривой «разнообразие-нарушенность» так же, как сила r- и K-отбора в стохастической модели. ГФС предлагает строгий критерий дискриминации функций и позволяет объяснить различное соотношение r- и K-отбора, определяющего форму кривой, присутствием в сообществе видов из разных функциональных групп. Кроме того, специфика миграционных процессов у видов из разных групп позволяет ожидать различное внутривидовое разнообразие и разное иерархическое структурирование вида.

FUNCTIONAL STRUCTURE OF POPULATION AND SPECIES DIVERSITY. SMALL MAMMALS

Nikolay A. Shchipanov

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences; shchipa@mail.ru

A classification of species according to the hypothesis of functional structuring (HFS) of their populations with respect to dependence of the species diversity on the environment diversity-disturbance relationship is considered. Functional structure presumes an estimation of ability of a species to produce demographic units with one of two alternative functions: 1) "reparation", i. e. assurance of recolonization by immigration, 2) "control", i. e. self-limitation of local population density. The reparation function implies production of a "population reserve" providing high rate recovery. Such a reserve results from a redundant density-independent population reproduction. Since the functions of "reparation" and "control" are mutually incompatible spatially, they should be considered as alternatives. Relative recovery time serves as a principal criterion for the function achievement. The following demographic patterns are suggested as function indicators: pattern of nonresident inhabitants, variability of personal composition of local groups, and proportion of non-resident individuals in local populations. Three species groups are distinguished according to their ability to produce demographic units with the above functions: 1) species able to produce subunits with both functions, 2) species able solely to the "reparation", 3) species able solely to the "control". Group 1 is divided into two subgroups: 1a) characterized by reparation as an immediate reaction to any disturbance, and 1b) in which reparation is delayed and mediated by dynamic balance of the genotypes. An evolutionary scenario for different types of functional structure is hypothesized according to which species of 1a and 1b subgroups could produce distinct evolutionary cycles. A possibility of application of the species classification according to their HFS to an explanation of the shape of the diversity-disturbance relationship is discussed. A combination of species of different HFS groups in a community impacts on the shape of diversity-disturbance relationship curve similarly to differences in the strength of r- and K-selection in the stochastic model. The HFS suggests a strong criterion of discrimination between those functions and allows to explain different relation of r- and

K-selection impacting the curve shapes in question by differences in proportion of the species of different groups in a local community. Besides, specifics of the dispersal rates and demographic patterns in the species belonging to different HFS groups presumes different within-species diversity and various hierarchical population structuring.

1. Введение

Формирования и поддержание биологического разнообразия является результатом экологических процессов, протекающих на всех уровнях интеграции живой материи. Разнообразие связано и со стационарными характеристиками среды, и с динамическими процессами (Chesson, 2000). При этом уровень нарушений стационарного состояния системы рассматривается как ключевой фактор, определяющий и обилие, и разнообразие (Mackey, Currie, 2001; Roxburgh et al., 2004; Bohn et al., 2014). Наибольшее биологическое разнообразие, часто наблюдаемое в сообществах растений, подвергающихся умеренному нарушению, позволило сформулировать гипотезу IDH (Intermediate Disturbance Hypothesis) (Grime, 1973; Cornell, 1978; Mackey, Currie, 2001; Johst, Huth, 2005). Гипотеза IDH предполагает, что максимальное разнообразие всегда будет достигаться при среднем уровне возмущений. Кривая зависимости разнообразия от нарушенности имеет один пик и всегда будет колоколообразной (Roxburgh et al., 2004). Большие уровни нарушения системы требуют быстрой реколонизации и исключают медленно восстанавливающиеся виды. При слабом возмущении конкурентоспособные виды, хорошо адаптированные к локальным условиям, вытесняют менее приспособленные виды (Shea et al., 2004). Однако ряд эмпирических исследований показывает, что ожидаемая унимодальная кривая образуется не всегда (Mackey, Currie, 2001).

Уровни разнообразия зависят от скорости, типа и взаимного расположения разных сукцессионных стадий в пространстве — от «эффекта соседства» (Johst, Huth, 2005). Зависимость динамичности/ нарушенности среды и разнообразия может быть положительной, отрицательной, двугорбой, или достоверная связь не наблюдается. Такие отклонения объясняют компромиссом (trade-off) между конкуренцией и колонизацией (Cadotte, 2007). Форма зависимости может быть связана с уровнем продуктивности. Унимодальная кривая образуется при среднем её уровне продуктивности, при высокой продуктивности уровень разнообразия с увеличением возмущенности системы растёт, а при низкой падает (Rosenzweig, Abramsky, 1993; Kadmon, Benjamini, 2006).

Разнообразие и продуктивность не являются независимыми переменными, они связаны со стационарными и динамическими характеристиками среды, а также с собственными характеристиками видов, составляющих сообщество. Поэтому, по мнению Фокса, они не могут быть проанализированы как переменные, влияющие на форму кривой, и от тестирования IDH следовало бы отказаться (Fox, 2012). Типы зависимости разнообразия от динамики среды могут быть рассмотрены в стохастических моделях, в которых различные варианты динамичности среды и характеристики видов независимы. В частности, показано, что соотношение силы *r*- и *K*-отбора может формировать кривые различной формы (Bohn et al., 2014). Предполагается, что сильное давление *r*- отбора способствует выживанию «колонизаторов», а сильное давление *K*-отбора — выживанию «хороших конкурентов» (Bohn et al., 2014).

Хотелось бы подчеркнуть, что во всех случаях, когда речь идёт о связи разнообразия и уровня возмущения системы, авторы явно или скрыто анализируют способности видов к колонизации свободного/освободившегося пространства. Именно способностью вида к реколонизации депопулированного пространства определяется возможность выживания в динамичной среде. Однако сила *r*- или К-отбора сама по себе не определяет склонность вида к колонизации. Замечу, что интерес к этой теоретической платформе в значительной степени утратился в связи с трудностью строгой оценки динамичности среды, определяющей действие r- или K-отбора, а также в связи с излишне упрощенным пониманием действия отбора: реакция может зависеть не только от внешних факторов, но и от специфики популяционной регуляции (Stearns, 1976, 1992). Невозможно объяснить эволюцию специфики жизненной стратегии вида простым действием плотностно-зависимого отбора (Wilbur et al., 1974). Хотя основные принципы *r-К*-анализа сохраняют свою ценность как инструмент изучения плотностно-зависимых популяционных процессов (Reznik et al., 2002), их понимание в значительной степени отличается от понимания эволюционных стратегий в интерпретации Пианки (Ріanka, 1970, 1978).

Оценка способности вида к реколонизации депопулированного пространства важна для понимания связи уровня биологического разнообразия с динамичностью/нарушенностью среды. Как и другие черты жизненной стратегии вида, эффективность колонизации в значительной степени определяется сочетанием многих черт биологии. Каждая из черт может значительно варьировать, а их комбинированное действие слабо предсказуемо. Поэтому способность к реколонизации удобнее рассматривать как функцию, являющуюся результатом компромисса различных особенностей биологии вида (Щипанов, 1995).

Ранее, анализируя темпы восстановления численности после истребительных мероприятий, я предложил гипотезу функционального структурирования (ГФС) популяции (Щипанов, 1995). ГФС подразумевает типизацию вариантов популяционных ответов, основанную на способности видов обеспечить быстрое восстановление на депопулированных участках и/или самоограничение локальной плотности. Способность вида к формированию демографических единиц, обеспечивающих реализацию одной из этих функций, дало возможность объединить виды мелких млекопитающих в несколько групп, различающихся по особенностям популяционной реакции. Эти исследования имели прикладную направленность. В частности, принадлежность вида к определённой функциональной группе позволяет ожидать отсутствие продолжительного эффекта дератизации и парадоксальный эффект при «профилактической дератизации», связанный с изменением демографического паттерна вследствие воздействия (Щипанов, 2001, 2002а). Поскольку типизация по принципу функционирования популяции в условиях экстремальных воздействий прогнозирует способность видов к быстрой реколонизации, она может оказаться полезной для понимания связи разнообразия с уровнями нарушенности/возмущённости среды. Другой точкой соприкосновения ГФС с анализом биологического

разнообразия является возможная связь внутривидового структурирования с типами функционального ответа видов, так как типизация связана с оценкой миграционных процессов. Это побудило меня обратиться к ГФС с точки зрения формирования биологического разнообразия.

В настоящей публикации я предполагаю вкратце рассмотреть концепции, базовые для классифицирования видов по типам функциональной структуры популяций. Дать обоснование группирования видов по типу функциональной структуры популяций. Определить строгие критерии динамичности среды используемые в ГФС. На примере мелких млекопитающих рассмотреть виды в среде с различной динамикой. Попытаться представить возможный сценарий эволюции типов функциональной структуры. Рассмотреть предполагаемые скорости эволюции и ожидаемое иерархическое (популяционное) структурирование видов с разными типами функциональной структуры.

Прежде чем перейти к дальнейшему изложению, следует остановиться на ограничениях, в рамках которых делаются построения. Богатство локальной фауны прежде всего определяется возможностью сосуществования сходных по требованиям к среде видов. Этот аспект давно и успешно анализируют в рамках теории плотностно-зависимого выбора местообитаний (Reisenzweig, 1981). Сосуществование видов может быть следствием особенностей использования пространства, биотических и абиотических свойств местообитаний (Reisenzweig, 1991). ГФС сфокусирована лишь на внутрипопуляционных процессах и не рассматривает всех перечисленных аспектов. Возмущение системы проанализировано с точки зрения краткосрочной популяционной реакции и не затрагивает варианты долгосрочных

изменений ёмкости среды. В качестве возмущающих факторов рассматриваются воздействия, прямо снижающие численность видов, но не изменяющие свойства местообитаний. Говоря о депопуляции территории, я подразумеваю, что плотность локального населения понизилась настолько, что восстановление за счёт размножения выживших особей не может быть обеспечено. Восстановление понимается как процесс возврата популяции к её состоянию до воздействия. ГФС не предполагает построения изодар как способа анализа изменения плотности в градиенте ёмкости и качества среды (см. Morris, 1988) и рассматривает лишь принципиальную способность вида выживать в среде с различной динамикой. Взаимодействия видов с разной функциональной структурой в сообществе, в зависимости от характеристик среды, представляет самостоятельную проблему, которая выходит за рамки настоящей публикации. Гетерогенность среды, влияющая на плотностно-зависимый выбор местообитаний (см. Shenbrot, 2014), в настоящем исследовании также не рассматривается. Для ГФС принципиально лишь насыщение локальной группировки до допустимой ёмкости местообитания независимо от уровня ёмкости: в этом смысле условия среды можно рассматривать как «выровненные». В своём анализе я допускаю, что среда достаточно однородна, если дистанции расселения позволяют преодолевать расстояния между потенциально пригодными участками и не требуют возникновения промежуточных поселений. Примеры, приводимые в тексте, преследуют цель показать, что предполагаемые популяционные реакции определённого типа могут осуществляться в принципе, но не служат для подтверждения или опровержения гипотезы.

2. Базовые концепции

ГФС является результатом обобщения ряда теоретических положений, без предварительного рассмотрения которых невозможны дальнейшие рассуждения.

r- и К-отбор. Типы отбора получили название в соответствии с коэффициентами логистического уравнения, описывающего скорость роста популяции в зависимости от уровня плотности. При приближении к порогу насыщения К коэффициент прироста г уменьшается на величину (1 - N/K), где N — достигнутая к этому моменту численность. При достижении порога прирост становится нулевым. Если на популяцию постоянно действуют факторы, понижающие её численность, прирост определяется только коэффициентом r, т. к. численность постоянно находится далеко от предела К (Pianka, 1970, 1978). Ближе к порогу К популяция начинает испытывать влияние собственной плотности, которая действует как фактор отбора. Таким образом, К-отбор является плотностно-зависимым, в отличие от плотностно-независимого r-отбора (Boyce, 1984; Mueller, 1997; Reznick et al., 2002).

Следует заметить, что интерпретация Пианки (Pianka, 1970, 1978) отличается от исходной идеи МакАртура и Вильсона (МасАrthur, Wilson, 1967), которые предполагали, что приспособленность вида связана с различными особенностями биологии, формирующимися под действием отбора, зависимого от собственной плотности вида. Пианка предлагает рассматривать относительную склонность вида, находящегося под действием *r*- или *K*-отбора, к одной из одноимённых (*r* или *K*) эволюционных стратегий. Исходя из предполагаемой альтернативности отбираемых биологических характери-

стик, г- и К-отбор представляет полярные состояния одного континуума. При этом противопоставляются быстрое и медленное развитие, раннее и позднее созревание, размеры тела, однократное и многократное размножение (Pianka, 1970). Наиболее распространено взаимное r- vs. К- сопоставление сравниваемых видов по массе тела. Предположительно, большая масса тела связана с большей предсказуемостью условий, меньшей чувствительностью к средовым аномалиям, большей продолжительностью развития и, соответственно, с меньшим репродуктивным потенциалом. Это считается признаками *K*-стратегии (Pianka, 1970).

Критика теории *r-К* отбора связана с упрощенным представлением о возможности выявления эволюционной стратегии видов. Один и тот же вид может подвергаться различному действию отбора в различных местообитаниях. У серых полёвок (Microtus), например, действие r- или K-отбора зависит от условий, в которых обитает конкретная популяция (Tamarin, 1978). У колумбийских земляных белок (Urocitellus columbianus) также обнаружено различие в стратегиях, связанное с обитанием на разных территориях (Dobson, Murie, 1987). В результате накопившихся противоречий, теория *r-К*отбора, доминировавшая в экологии на протяжении 1970-х – 1990-х гг., к 2000-м гг. в значительной степени утратила свою популярность. В настоящее время «попытки тестировать r-K-стратегии [видов] или использовать [эту] теорию для интерпретации результатов эмпирических исследований будут восприниматься как архаичные и наивные» (Reznik et al., 2002, с. 1509). «Противоречивость ряда положений *r-К*-парадигмы на время затмило потенциальную важность влияния собственной плотности, ограниченности

ресурса и динамичности среды как факторов отбора» (Reznik et al., 2002, с. 1518).

Однако несмотря на то, что акцент исследований эволюции специфических черт биологии вида сместился, плотностно-зависимая регуляция, опосредованная доступностью ресурса и флуктуациями среды, по-прежнему остаётся важной составляющей эколого-эволюционных исследований. Включение в модели фактора зависимости от собственной популяционной плотности, анализируемой в терминах *r*- и *K*-отбора, позволяет предсказывать и объяснять эффекты, которые не вытекают из моделей, учитывающих лишь внешнее воздействие (Reznik et al., 2002).

Физиологическая реакция на плотность. Гипотеза «популяционного гомеостаза» (Шилов, 1967, 1977), широко обсуждавшаяся в отечественной литературе в конце 1970-х – 1990-х гг. и почти неизвестная для зарубежной аудитории, в последнее время незаслуженно ускользает от внимания исследователей. По мнению И.А. Шилова, поддержание оптимальной численности так же важно для популяции, как гомеостаз внутренней среды для организма. Избыток или недостаток особей могут привести к краху популяции: избыток опасен потенциальным подрывом жизненно важного ресурса, недостаток может привести к катастрофе вследствие случайных колебаний условий среды.

Реальность вымирания вследствие недостаточной численности показана в исследованиях, посвящённых минимальной жизнеспособной популяции (Gilpin, Soule, 1986). С другой стороны, можно привести примеры, когда переэксплуатация ресурса также приводит к краху популяции. Так, землеройки-бурозубки (Sorex) переживают зиму, используя продукцию (беспозвоночных), накопленную в среде летом. Если в зимовку уйдёт из-

быточная по плотности популяция, кормов не хватит всем, т. к. специфическое территориальное поведение у зверьков отсутствует (Олейниченко, 2007). В этом случае крах популяции будет, как представляется, неизбежным. По-видимому, похожие ситуации можно представить и у мелких грызунов, запасы кормов у которых возобновляются сезонно.

Поддержание оптимальной плотности популяции, как биологической системы, подразумевает наличие обратной связи темпов размножения от достигнутого уровня плотности. В качестве такой обратной связи Шилов (1967) предлагает гипофизо-адреналовую регуляцию репродукции. В серии исследований на домовых мышах (Mus misculus) и крысах (Rattus) было показано, что гипофизоадреналовая реакция опосредует снижение темпов размножения при росте численности населения (Christian, 1950, 1955, 1970; Christian, Davis, 1964; Шилов, 1984). Было показано, что размножение домовых мышей блокируется при насыщении изолированной колонии (Crowcroft 1953; Crowcroft, Rowe, 1957). Шилов (1967) предположил, что высокая частота взаимодействие со знакомыми особями в привычной части пространства является сигналом насыщения популяции и приводит к запуску механизма гипофизо-адреналовой регуляции размножения. Эта идея подтверждается ссылкой на работы Петрусевича (Petrusewicz, 1960a,b, 1963), который обнаружил, что репродукция у домовых мышей возобновляется после любых, в том числе и не связанных со снижением плотности, нарушений пространственной структуры группировок.

Очевидно, что различные виды имеют различную пространственную структуру. Так, для домовых мышей в идеальных условиях характерна территориально-ие-

рархическая структура (Кроукрофт, 1970), а для лесных мышей (Sylvaemus uralensis) — групповая защита территории (Смирин, 1977); но и у лесных мышей в стабильной колонии возникает блок размножения (Щипанов и др., 1997). И.А. Шилов считал, что у видов эволюционно формируется специфическая система пространственных и поведенческих взаимоотношений — «пространственно-этологическая структура». Стабилизация специфической для вида пространственно-этологической структуры является непременным условием восприятия собственной плотности и, следовательно, необходима для реализации балансировки численности по принципу популяционного гомеостаза. Ключевым для реализации обратной связи по гипофизо-адреналовому механизму является стабилизация пространственных взаимоотношений в группе (Шилов, 1977).

Плотностно-зависимая селекция. Гипотеза Д. Читти (Chitty, 1958, 1960, 1967) предложена для объяснения циклических изменений популяционной плотности. Согласно Читти, популяция представляет пул генотипов, которые адаптированы к разной плотности: есть «послушные» (docile) особи с высоким репродуктивным потенциалом и «агрессоры» с низким репродуктивным потенциалом. Количество «агрессоров» возрастает при подъёме численности, они препятствуют выживанию и репродукции «послушных» генотипов. Увеличение числа «агрессоров» с пониженным репродуктивным потенциалом постепенно ведет к демографическому провалу, спаду темпов возобновления и повышенной смертности агрессоров на всём популяционном пространстве. Вслед за популяционным крахом единичные выжившие «послушные» особи получают временное преимущество и благодаря большему репродуктивному потенциалу заполняют пространство. При дальнейшем подъёме численности «агрессоры» вновь вытесняют «послушных» и цикл повторяется. В результате численность популяции регулируется в колебательном режиме соотношением альтернативных генотипов. Периодические изменения частоты наследуемых генетических маркеров (альбуминов и трансферринов) действительно были найдены у полёвок р. *Microtus* (Krebs, Myers, 1974). Однако проверка гипотезы сложна и её всеобъемлющее тестирование в «поле» проведено не было (Krebs, 1978).

Гипотеза Читти опирается на результаты наблюдений за серыми полёвками (Міcrotus) (Chitty, 1960) и вряд ли в «чистом виде» может быть применена к широкому кругу видов. Но независимо от того, реализуется ли гипотеза Читти в природных популяциях или нет, идеи Читти существенным образом повлияли на представление о плотностно-зависимом отборе генетически наследуемых особенностей биологии индивидов (Stenseth, 1981). Можно привести примеры различных наследуемых черт жизненной стратегии вида. Так, например, у домовой мыши из природных популяций селектированы высоко и низко агрессивные линии (Geert et al., 1994). При этом различия в агрессивности связаны с псвдоаутосомальным (ҮРАК) и непсевдоаутосомальными (ҮN-PAR) участками Y-хромосомы (Sluyter et al., 1996). Поведение мышей этих линий различно: в тестах они проявляют разный уровень настороженности (Hogg et al., 2000). Показано, что у человека наследование ряда особенностей социального поведения связано с репродуктивным потенциалом (Goldsmith, 1983; Rushton 1985; Rushton et al., 1986).

Идея плотностно-зависимого отбора различных генотипов в том или ином виде

рассматривается разными исследователями. В моделях, основанных на плотностно-зависимой приспособленности особей, сила колебаний со временем затухает при отсутствии внешних воздействий, но даже при достаточно редких воздействиях динамическое соотношение генотипов способно порождать популяционные циклы (Schaffer, Tamarin, 1973; Stenseth, 1978; Gaines et al., 1979). Стёрнс (Stearns, 1977) предполагал возможность селекции особей с ранним созреванием и ранним расселением при увеличении смертности взрослых особей («bet-hedging hypothesis»). Моделирование плотностно-зависимого отбора генотипов, основанное на разновозрастной дисперсии, показывает, что цикличный отбор альтернативных генотипов производит эффект, соответствующий тому, что мы называем популяционными циклами (Morris, 1984). Моррис рассматривает гипотезу Читти как частный случай и предполагает, что «эволюция особенностей биологии видов, в ответ на демографическую ситуацию, может выполнять функцию авторегуляции популяционной численности у широкого круга видов» (Morris, 1984, р. 8).

Хорошей иллюстрацией к сказанному является водяная полёвка (Arvicola amphibius). Цвет меха у неё связан с наследуемой стресс-реактивностью, агрессивностью и скоростью созревания самок. Чёрные и коричневые особи гомозиготны, бурые гетерозиготны. Бурые особи взрослеют раньше, чем коричневые, раньше расселяются и раньше начинают размножаться. Частота особей разного цвета меняется в ходе цикла, причём частота коричневых особей максимальна в пиковые годы, в то время как чёрные и бурые преобладают на фазах спада и депрессии (Евсиков, Мошкин, 1995).

3. Гипотеза функционального структурирования популяции

Скорость восстановления как компромисс специфических черт жизненной стратегии вида. Скорость восстановления — основная характеристика способности населения реагировать на внешние негативные воздействия, связанные с депопуляцией территории. Восстановление может занимать от нескольких недель до нескольких месяцев и даже лет независимо от того, был ли это контроль численности или природная катастрофа (Шилова, 1993; Щипанов, 2000; Shilova, Thchabovsкі, 2009; Неіп, Јасов, 2014). Исследования способности видов к реколонизации депопулированного пространства в естественной среде в значительной степени осложняются скудостью имеющихся данных. Наблюдения катастрофических явлений, приводящих к депопуляции, в природе довольно редки, лишь в уникальных случаях на таких участках проводили предварительные наблюдения. Вместе с тем, довольно большой и хорошо документированный материал, описывающий способности вида к реколонизации, был получен в результате мероприятий по контролю мелких млекопитающих (Шилова, 1993; Shilova, Thchabovsky, 2009; Hein, Јасов, 2014). Эксперименты по контролю численности позволяют увидеть «механизмы компенсации и устойчивого функционирования популяции при острых непредсказуемых воздействиях» (Shilova, Thchabovsky, 2009, p. 88).

В качестве основных факторов, влияющих на продолжительность восстановления, рассматривают масштаб воздействия, репродуктивный потенциал, социальные взаимодействия и особенности использования пространства (Shilova, Thchabovski, 2009; Hein, Jacob, 2014). Каждый из пере-

численных факторов может быть связан с темпами восстановления, однако зависимость имеет различный характер, при этом во всех случаях различия в характере и силе связи опосредованы биологическими особенностями вида. Так, масштаб воздействий, вызывающих длительное снижение численности, зависит и от распределения воздействия в пространстве, и от специфики биологии вида. На выборочно обработанной фосфидом цинка территории луговые собачки (Супотуѕ ludovicianus) восстанавливались в течение одного года, но после сплошной обработки на восстановление уходило до пяти лет (Knowles, 1986). Восстановление во всех случаях происходило за счёт вселения, однако если локальная популяция вымирала полностью, на восстановление требовалось дополнительно не менее одного года (Knowles, 1986). Обыкновенная полёвка (Microtus arvalis) восстанавливала свою численность после масштабного наводнения в течение двух лет (Jacob, 2003), но локальные истребительные мероприятия вызвали снижение численности лишь на несколько недель (Hamar, Tuta, 1971).

В.Н. Беклемишев (1960) обращал внимание на то, что контрольные мероприятия против насекомых эффективны, если они охватывают всю совокупность взаимодействующих локальных групп населения — «функциональную единицу вида»: в этом случае можно получить долгосрочный эффект. Такую общность взаимодействующих групп населения (субпопуляций) Беклемишев назвал «независимой популяцией», полагая, что численность в ней определяется соотношением рождаемости и смертности, в то время как в субпопуляциях в основном балансом иммиграции-эмиграции. Если равное по силе воздействие охватывает части разных «функциональных единиц», а не «независимую популяцию» целиком, восстановление будет происходить быстро. Эффект зависит не только от размеров, но и от расположения обрабатываемого участка относительно «независимой» популяции. Таким образом, при равном масштабе обработок предсказать продолжительность эффекта можно только, зная топографию взаимосвязей локальных группировок.

По-видимому, это справедливо и для мелких млекопитающих. По нашим данным, при обработке фосфидом цинка на зерновой приманке обширного участка (около 10 га) внутри большой колонии общественных полёвок (Microtus socialis) восстановление численности заняло около месяца. После обработки отдельного поселения площадью менее 1 га восстановление продолжалось более года (Щипанов и др., 1989; Щипанов, Касаткин, 1996).

Значимые масштабы воздействия невозможно определить априори, исходя из возможностей локомоции и репродуктивного потенциала вида. Так, монгольская песчанка (Meriones unguiculatus), после истребительных мероприятий на площади около 10 га, заселила освободившееся пространство в течение двух недель и восстановила численность уже через месяц (Орленев, Переладов, 1981). Сходная с ней по размерам и продуктивности полуденная песчанка при депопуляции участка площадью 1 га восстанавливалась в течение 4-х, а менее 0.1 га — в течение 8 месяцев (Попов и др., 1989). Таким образом, линейная зависимость времени восстановления от пространственного масштаба нарушений не прослеживается. Значимость масштаба воздействия для вида опосредована особенностями использования пространства резидентами, характером социальных взаимодействий, особенностями нерезидентной активности, способностью и мотивированностью зверьков к дальним перемещениям.

Особенности пространственного распределения сами по себе также не могут являться критерием для прогноза скорости восстановления. Полуденная песчанка (Meriones meridianus) на заросших бурьянистой растительностью прикошарных валах образует поселения с налегающими один на другой участками самок, однако восстановление депопулированного пространства в таких поселениях и в поселениях с изолированными участками не различается (Попов и др., 1989). Дело в том, что у полуденной песчанки использование территории на валах основано на тех же социальных отношениях, что и в закреплённых песках: самки привязаны к участку, но избегают прямых контактов (Шилова и др., 1983). В целом этот вид рассматривается как слабо социальный по сравнению с социально зависимой монгольской песчанкой (Попов, Чабовский, 1995). Это позволило предполагать положительную связь скорости восстановления с социальной зависимостью видов (Попов, Чабовский, 1995; Thchabovski, 2009).

Действительно, восприятие социального окружения представляется важным условием для начала восстановления: значимость нарушения больше для социально-зависимого вида. Однако существуют исключения. Так, ведущий одиночный образ жизни серый хомячок (Cricetulus migratorius) восстанавливается быстро (Щипанов, 2000, 2001). В отличие от полуденной песчанки этот вид не сохраняет верности участку, который используется лишь кратковременно, часто оседлы лишь самки в период выкармливания (Щипанов и др., 1989). Малая бурозубка (Sorex minutus) — социально индифферентный вид (Калинин, Щипанов, 2003) и поддерживает постоянную заселённость территории за счёт случайного рассеивания на большом пространстве (Shchipanov et al., 2005). Напротив, колониальный серый сурок (Marmota baibacina), известный как социальный вид, восстанавливает численность после обработок в течение нескольких лет, причём маленькая скорость восстановления определяется именно его социальной зависимостью. После обработок сурки перераспределяются в пространстве, образуют новые колонии и лишь во вновь устоявшемся социальном окружении начинают размножаться (Поле и др., 1991). Таким образом, скорость восстановления не обнаруживает прямой связи с социальным поведением: ход восстановления может быть модифицирован различиями в мотивации вида к переселению.

Хайн и Джекоб (Hein, Jacob, 2014) полагают, что скорость восстановления может коррелировать с положением вида в континууме r-K-стратегии, априори предполагая, что *r*-стратеги производят больше потенциальных иммигрантов. В цитируемой работе авторы (Hein, Jacob, 2014) со ссылкой на Пианку (Pianka, 1978) в качестве критерия используют массу тела, но обнаруживают лишь тенденцию к корреляции. Отсутствие достоверной связи определяется значительными различиями темпов восстановления у видов со сходной массой тела. Так, примерно равные по массе полуденная и монгольская песчанки показывают принципиально разные скорости восстановления.

У ряда видов скорость восстановления зависит от фазы популяционного цикла, на которой происходило воздействие. Полёвка-экономка (*Microtus oeconomus*) на Чукотке в некоторые годы, при относительно низкой плотности, практически моментально замещала изъятых особей,

поэтому в ходе долгосрочного отлова с изъятием не удавалось заметно понизить её численность. На других фазах цикла участки, с которых полёвки были изъяты, оставались незаселёнными в течение всего лета (около двух месяцев) несмотря на высокую плотность полёвок в примыкающих поселениях (Щипанов, Касаткин, 1992; Щипанов, 2001). Поскольку свойства среды, где проводилось изъятие, не изменялись, этот эффект не соответствует ожиданию, следующему из теории плотностно-зависимого выбора местообитаний: согласно последней, следовало бы ожидать заполнения местообитания, в котором численность была высока до изъятия (Reisenzweig, 1981). Однако наблюдавшееся отсутствие заселения освобождённых участков, при высокой плотности примыкающих группировок, хорошо согласуется с гипотезой флуктуации наследуемой толерантности к конспецификам и склонности к расселению (Chitty, 1967). С другой стороны, по нашим наблюдениям на западной Чукотке, полёвка-экономка, красная полёвка (Myodes rutilus) и сибирский лемминг (Lemmus sibiricus) в годы более равномерного рассеивания (возрастание численности) снижали плотность в благоприятных для этих видов местообитаниях (Щипанов и др., 1990; Щипанов, 2000). Такое распределение вполне соответствует теории плотностно-зависимого выбора местообитаний.

Таким образом, прогноз скорости восстановления при локальных воздействиях, не связанных с изменением свойств местообитания, требует знания разнообразных особенностей биологи, причём именно того вида, на которого это воздействие направлено. Различная комбинация одних и тех же черт биологии может кардинально изменить скорость и силу реакции популяции. Очевидно, что универсальный механизм популяционной реакции на внешнее повреждающее воздействие не может быть обнаружен на основе анализа отдельных специфических черт жизненной стратегии. Одна и та же отдельно взятая черта может наблюдаться у видов и с быстрой, и с медленной реколонизацией территории.

Контроль локальной плотности и обеспечение реколонизации как альтернативные функции. Критерий и индикаторы функций. Классификация явления удобна, если она основана на альтернативных признаках. Можно представить себе две альтернативные функции, связанные с реакцией популяции на динамичность среды. По сути, эти функции следуют из идеи МакАртура и Вильсона (MackArthur, Wilson, 1967): при насыщении жизненного пространства собственная плотность начинает действовать как фактор отбора. В этих условиях становится выгодным ограничение темпов прироста при плотности, близкой к насыщению, — самоограничение темпов прироста. Такое самоограничение можно рассматривать как функцию населения; в дальнейшем я буду называть эту функцию «контроль». Если же вид находится под постоянной угрозой локального истребления, он должен продуцировать некоторый избыток особей - «популяционный резерв» для заполнения депопулированного пространства. Продуцирование «популяционного резерва» предполагает сохранения темпов размножения после насыщения локальных группировок, т. е. пространственно несовместимо с функцией «контроль». Я рассматриваю такое плотностно-независимое размножение как функцию «репарации» — альтернативу функции «контроля».

Проявление функции «репарация» можно ожидать в экспериментах по ис-

кусственному снижению численности. Поскольку репарация происходит за счёт заполнения опустевшего пространства иммигрантами, может показаться, что репарирующие структуры довольно легко обнаружить. На самом деле практически во всех случаях реколонизация так или иначе связана с иммиграцией (Hein, Јасов, 2014). Однако можно ожидать, что если заполнение пустот основано на наличии популяционного резерва, реколонизация пройдёт быстрее, чем за счёт размножения и последующего расселения. Если восстановление занимает годы, как например у луговых собачек (Knowles, 1986), очевидно, что в действительности темпы реколонизации определяются размножением. Для анализа функциональной структуры вида необходимо установить строгие критерии выделения «контролирующих» и «репарирующих» субъединиц. Таким критерием может быть скорость заполнения пространства, если строго разграничить «быстрое» и «медленное» восстановление

Я использовал в качестве строгого критерия относительное время, считая восстановления «быстрым», если его время, отнесённое к суммарной продолжительности беременности и выкармливания выводка, было меньше единицы. Если это время было больше единицы, восстановление рассматривалось как «медленное». «Быстрое» восстановление обеспечивают демографические единицы с функцией «репарация», а «медленное» — с функцией «контроль». Вместе с тем, критерий относительного времени реколонизации ограничен в практическом применении. Выявление относительного времени восстановления требует проведения экспериментов, связанных с изъятием особей, что неприемлемо для многих видов. Это побудило меня рассмотреть некоторые демографические характеристики, которые совпадают с одной из альтернативных функций, для тех случаев, когда функция определена по критерию скорости восстановления в эксперименте или, по счастливой случайности, в природе. Всего удалось использовать данные по 14 видам (50 наблюдений). Эти случаи были рассмотрены ранее в ряде публикаций (Щипанов, 1995, 2000, 2002б). Объём и разнородность материала не позволяют провести статистический анализ соответствия функции и демографии. Выбор демографических индикаторов основан на предположениях, вытекающих из рассмотренных выше гипотез. Ниже я постараюсь обосновать выбор этих демографических характеристик, проиллюстрировав рассуждения несколькими примерами.

С точки зрения скорости реколонизации важен демографический паттерн иммигрантов. Иммигранты не только заполняют образовавшиеся пустоты, но и способны ускорить реабилитацию локальной популяции за счёт интенсивной репродукции взрослых особей (Getz et al., 2005). Действительно, во всех случаях, когда наблюдалось быстрое восстановление, среди вселенцев присутствовали взрослые самки, из которых часть находилась на последних стадиях беременности (Щипанов, 1995, 2000). Присутствие взрослых, тем более беременных самок среди нерезидентного населения выглядит по меньшей мере бессмысленным, если не вредным с точки зрения индивидуальной приспособленности. Наиболее «расселяющимся» (dispersive) полом являются самцы (Greenwood, 1983), а гипотеза приспособленности резидентов (Resident Fitness Hypothesis, RFH) предполагает, что индивидуальным отбором поддерживается оседлость самок (Anderson, 1989). Однако RFH допускает

ситуации, когда взрослым самкам выгоднее покидать свой участок — например, в поисках ограниченно доступного по времени ресурса. Согласно RFH, переселение определяется конфликтом мотиваций: одни и те же черты биологии могут мотивировать животное в одной ситуации занять, а другой — покинуть свой участок. У мелких млекопитающих несмещённое расселение, т. е. случаи, когда выборка нерезидентов по демографическому составу не отличается от выборки из оседлого населения, не является исключительным событием (Lidicker, 1975, 1985). Как минимум, у четырёх видов серых полёвок среди иммигрантов при колонизации территории отмечены беременные самки (Lidicker, 1985). С использованием бипарентальных генетических маркеров смещение пропорции «расселенцев» в сторону самок было обнаружено у обыкновенной бурозубки (Goudet et al., 2002; Fivaz et al., 2003).

Появление мотивации к перемещению трудно предсказуемо, т. к она может порождаться множеством проксимальных механизмов (Dobson, Jones, 1985). Мне кажется, яркую иллюстрацию к сказанному может дать малая белозубка (Crocidura suaveolens). В целом землеройки обладают самым высоким среди наземных млекопитающих уровнем обмена (Taylor, 1999). Но в отличие от бурозубок (*Sorex*), белозубки обладают способностью к временному понижению обмена — торпору. Бурозубки, которые не обладают торпором, вынуждены постоянно кормиться и активны круглосуточно (Churchfield, 1990). Торпор позволяет белозубкам ограничивать свою активность утренним и вечерним пиками. Самое жаркое дневное и самое холодное ночное время суток зверьки проводят в общем гнезде (Щипанов, 1986). Агрессия у малых белозубок

проявляется только во время ловли подвижных жертв, в остальное время зверьки толерантны к конспецификам (Щипанов и др., 1987). В условиях неволи в период сбора в общее гнездо в группу можно было внедрить практически неограниченное количество особей. Белозубки становились агрессивны, когда просыпались и начинали охотиться. Приходящие на «охотничий участок» новые зверьки ещё не начали охотиться. В этот период они ещё не агрессивны и изгоняются охотящимися особями. В природе участки нескольких зверьков (в среднем 6) перекрываются центральными частями и изолированы на периферии, что соответствует распределению, ожидаемому исходя из наблюдений в условиях неволи (Щипанов и др., 1987). На площадку мечения постоянно приходят новые зверьки. Зверьки, пришедшие в конце периода активности, могут внедриться в группу. После начала охоты особи, которые проснулись позже, оказываются лишенными «охотничьих» территорий. Таким образом, состав нерезидентного населения у этого вида определяется случайной последовательностью просыпания зверьков. Такой механизм, с одной стороны, позволяет поддерживать высокий процент нерезидентного населения, с другой — состав потенциальных иммигрантов соответствует случайной выборке из оседлого населения. Способность к колонизации новых территорий у этого вида может быть проиллюстрирована на примере калмышких «сенобаз». Гигантские стога длиной до 25 м и высотой около 3 м после постановки полностью заселялись (26-30 особей на стог прессованного сена) за 12-20 дней. Уже через месяц после постановки стога в нём появлялись детеныши белозубок (в отличие от бурозубок, молодняк белозубок легко отличается по непропорционально большой голове и ногам). Это свидетельствовало о вселении в объект самок на поздних стадиях беременности (Щипанов, 1985).

Демографический паттерн нерезидентного населения не всегда является постоянной характеристикой вида. У некоторых видов паттерн может изменяться периодически или зависеть от ситуации, в которой находится популяция. Выше, касаясь гипотезы Читти, я уже обсуждал межгодовые изменения характеристик нерезидентной составляющей как возможное следствие динамического баланса генотипов в популяции. На Чукотке в те годы, когда наблюдалось интенсивное расселение полёвки-экономок и красной полёвки, локальные группировки характеризовались пониженной плотностью, состав населения на площадке мечения был изменчив. За месяц обновлялось более 10% взрослого населения, в том числе отмечено вселение беременных самок, которые вскоре приносили выводки. В эти годы восстановление на депопулированных участках проходило быстро (Щипанов, 1995).

Связь стабильности состава, размножения и дисперсии известно у прерийной полёвки (Microtus ochrogaster). У этого вида возможно формирование группировок с разной социальной организацией (Getz et al., 2005). Коммунальные группы характеризуются определённостью структуры и стабильностью состава. Размножение в «коммунальных группах» ограниченно за счёт исключения из размножения части взрослых особей. Формирование таких групп основано на высоком уровне филопатрии, в том числе и молодых особей. Иной тип социальных групп у этого вида представлен одиночными парами. Около 24% взрослых самок нерезидентны и оседают после неопределённых по направлению и дистанции перемещений. В этих группировках и взрослые, и молодые особи менее филопатричны, а состав населения непостоянен. Предположительно заселение депопулированных участков территории происходит за счёт группировок, состоящих из одиночных пар (reproductive units) (Getz et al., 1993, 1994).

Изменение демографических характеристик в связи с условиями формирования группировок удобно проиллюстрировать на примере хорошо и разносторонне изученной домовой мыши. Известно, что расселение в «диких» популяциях домовых мышей происходит на существенно более высоком уровне, чем это наблюдается в комменсальных популяциях (Роcock et al., 2005). В комменсальных популяциях мыши строго территориальны и защищают свой участок даже при экстремальных уровнях плотности (Gray et al., 2000). Свободно живущие в природе мыши не территориальны (Fitzgerald et аl., 1981) и их участки в разной степени перекрываются, иногда почти полностью (Triggs, 1991). В Австралии благополучие свободно живущих домовых мышей обеспечивается постоянной колонизацией и быстрой реколонизацией пригодных для вида местообитаний, окраин полей, бурьянов и суходольных тростников (Newsome, 1969; Singleton, 1989). Похожая картина описана у домовых мышей, обитающих в Калмыцкой степи: распределение «диких» мышей в пространстве варьирует, участки могут быть одиночными, перекрываться частично или полностью (Краснов, Хохлова, 1994). Как и в Австралии, выживание «дикой» популяции домовых мышей основано на постоянной реколонизации местообитаний, временно пригодных для выживания, — окраин суходольных тростников вокруг озёр и островков бурьянистой растительности, которые обычно формируются на заброшенных кошарах. В любом из этих местообитаний существует непредсказуемый риск гибели: случайные пожары обычны в сухой период, кратковременные наводнения во время сезонных ливней, после которых кайма тростников оказывается залитой. Пятна бурьянистой растительности возникают лишь в летне-осенний период. В результате домовая мышь попадает в ситуацию, когда «стации переживания» в привычном смысле отсутствуют.

В начале 1980-х гг., когда проводились эти наблюдения, заселение пятен бурьяна начиналось сразу после начала бурной весенней вегетации в апреле, а в середине мая мыши уже достигали здесь своей предельной плотности (Щипанов, 1985). Несмотря на то, что колония достигала насыщения вскоре после начала формирования, размножение шло с равной интенсивностью на протяжении всего репродуктивного периода, до октября. Постоянное количество взрослых мышей на наблюдаемых участках поддерживалось за счёт баланса иммиграции-эмиграции. В результате персональный состав взрослой части населения не стабилизировался и в течение месяца обновлялся почти на треть. Только кормящих самок можно было считать связанными с определённым пространством, но и они после выкармливания выводков покинули свои участки. Некоторые из них были зарегистрированы на расстоянии более километра от места мечения. Среди нерезидентных домовых мышей наблюдалось некоторое количество самок, у которых при внешнем осмотре можно было обнаружить беременность. Наблюдения за эстральным циклом позволили установить, что: 1) самки могут эмигрировать с участка сразу после спаривания в начале беременности; 2) доли эстральных самок среди резидентной и нерезидентной части не различались, таким образом, нерезидентные самки имели такую же возможность спариваться, как и оседлые; 3) некоторые самки покинули участок перед родами и были обнаружены на расстоянии около километра от места первоначальной регистрации (Щипанов, 1985).

Таким образом, репродуктивный потенциал нерезидентного населения в «природе» был достаточно высок для того, чтобы в любом, даже краткосрочно пригодном для оседлого обитания месте формировались демографические единицы с функцией «репарация». Но те же самые мыши, обитая в домах, формировали типичную для вида территориально-иерархическую структуру. Состав колоний был стабилен, а размножение подавлено (Краснов, Хохлова, 1994).

Различия в использовании пространства и структурированности колоний в «природе» и в домах, по-видимому, связаны с различиями в условиях их формирования. Домовые мыши охраняют только освоенную территорию. Для её освоения зверьку необходимо около недели. В открытых стациях поселение формировалось при постоянной иммиграции и зверьки просто не успевали освоить свои участки. Особи, живущие в домах, могли освоить территорию зимой, когда иммиграция практически отсутствует. В результате мыши, живущие в круглогодично благоприятных условиях помещений, могут образовать структурированную группу, которая охраняет свою территорию и минимизирует размножение. Группировки в домах достигают высокой плотности, однако не являются источником нерезидентных мышей, поддерживающих реколонизацию, т. е. реализует лишь функцию «контроль». Таким образом, в Калмыкии существовали группировки с функцией «контроль»

Табл. 1. Некоторые демографические характеристики, соответствующие функциям «контроля» и «репарации».

Table 1. Some demographic features corresponding to the functions of "control" and "reparation".

Функция Function	Относительное время восстановления Relative time of recovery	Восстановление Assigned recovery rate	Hepeзидентов в cyточном улове (%) Nonresidents in dayly capture (%)	Изменения состава группы за месяц (%) Changes of composition of a group (%)	Демографический паттерн нерезидентов Demographic pattern of nonresident population
Репарация Reparation	< 0.3	Быстрое Fast	> 10	> 10	Пропорцио- нальный Unbiased
Контроль Control	> 1.6	Медлен- ное Slow	< 5	< 3	Преобладание молодняка и взрослых самцов Predominance of adult males and young individuals

(в домах) и с функцией «репарация» (в открытых стациях). В соответствии с ГФС можно ожидать, что восстановление после разрушения локальных групп будет происходить не за счёт более плотных группировок с функцией «контроль» (в домах), а за счёт более разреженного населения с функцией «репарация» (в «природе»). Действительно, вслед за разрушением группировки в постройки вселялись мыши не из соседних «домашних» групп, а из открытых стаций (Хохлова, Князева, 1983).

В рассмотренных примерах функция «репарация» сопровождалась текучестью состава группировок. Закономерность связи текучести состава с выполнением этой функции хорошо согласуется с общими положениями концепции популяционного гомеостаза. Авторегуляторные механизмы могут действовать лишь в пространственно и социально упорядоченной группировке (Шилов, 1977). Можно ожидать, что если по каким-либо причинам структурирование группировки не произошло, размножение не будет блокировано, несмотря на локальное насыщение. В нестабилизированной по пространственно-этологической структуре группировке выселение будет определяться случайными факторами, а паттерн эмигрантов будет соответствовать демографическому паттерну резидентной популяции. Это послужило основанием для того, чтобы

посмотреть, насколько характеристики текучести оседлого состава будут совпадать со скоростью восстановления на локально депопулированных пространствах.

Ещё одним возможным индикатором функции «репарация» может служить доля нерезидентов, в норме присутствующих в оседлой группировке. Если «популяционный запас» достаточен, чтобы обеспечить быстрое восстановление, то и количество нерезидентов, которое обнаруживается в популяции в норме, должно быть довольно велико.

Табл. 1 даёт представление о пороговых значениях доли нерезидентов в улове, текучести состава и демографическом паттерне нерезидентов при разном относительном времени восстановления. Следует оговорить, что значения, приведенные в таблице, являются пороговыми лишь для рассмотренных мной 50 случаев, когда исходное состояние популяции было известно и можно было корректно оценить скорость восстановления популяции до её состояния перед воздействием. Вполне возможно, что расширение исследований может изменить пороговые значения или выявить несоответствие между индикаторами. Такое сопоставление до сих пор не проводили. Однако, по моим данным, пороговые значения демографических характеристик не перекрываются и могут служить индикаторами альтернативных функций. Вероятно, можно было бы ограничиться одной демографической характеристикой. Но, во-первых, хотелось бы проверить надёжность такой индикации, убедившись, что все использованные характеристики коррелируют. Во-вторых, получение некоторых характеристик представляет методическую сложность, и в случае, если характеристики окажутся эквивалентны, можно будет выбрать более удобную для получения в полевых условиях.

Типы функциональной структуры. Толерантность видов с разными типами функциональной структуры в различной среде. Ряд видов способны изменить демографические характеристики группировок в ответ на внешнее воздействие (например, монгольская песчанка) и/или в местообитаниях с повышенным риском проявления негативных факторов (домовая мышь). У некоторых видов демографические параметры изменяются в ходе популяционного цикла (полёвка-экономка, красная полёвка, сибирский лемминг). Существуют виды, у которых во всех случаях наблюдаются лишь индикаторы функции «репарация». Это, например, серый хомячок и малая белозубка, которые даже в местах концентрации сохраняли текучесть состава, несмещённый демографический паттерн и высокую долю нерезидентов (Щипанов, 2001). И наоборот, есть виды, которые в течение многолетних наблюдений, независимо от воздействия (в данном случае экспериментального), демонстрируют только функцию «контроль» (полуденная песчанка).

Если рассматривать локальные группировки как функциональные единицы популяции, можно предложить следующую типизацию видов (табл. 2):

- *группа 1*: вид способен сформировать субъединицы с обеими функциями;
- группа 2: вид способен сформировать субъединицы только с функцией «репарация»;
- *группа 3*: вид способен сформировать субъединицы только с функцией «контроль».

Виды группы 1 неоднородны. В ответ на воздействие может наблюдаться немедленная реакция: это *подгруппа 1а*. Если скорость восстановления опосредована соотношением генотипов, это *подгруппа*

Табл. 2. Классификация видов по функциональной структуре популяций. **Table 2.** Classification of species by functional structure of their populations.

		Груп	пы ГФС	
Функция		HF	S groups	
Function		1	2	3
	a	b	2	3
Репарация Reparation	+/-	±	+	0
Контроль Control	+/-	±	0	+

Обозначения. + — функциональные единицы присутствуют облигатно; ± — наблюдаются в отдельные годы; +/— формируются в зависимости от ситуации (могут быть обнаружены в разных типах местообитаний); 0 — недопустимые. Abbreviations. + — functional units are presented obligatory; ± — observed in different years; +/— dependent on situation (could be found in different habitats); 0 — unacceptable.

1b. Относящиеся сюда виды могут проявлять отложенную реакцию.

Необходимость и достаточность реализации одной из альтернативных функций определяется лишь силой воздействия. Неважно, что именно вызвало коллапс популяции, — пожар, наводнение, специализированный хищник, эпизоотия или истребительные мероприятия. Если популяция не успела восстановиться до следующего воздействия, то она будет истреблена. Поэтому силу внешнего воздействия удобно оценивать в популяционных потерях. Если потери настолько велики, что восстановление за счёт размножения уцелевших особей невозможно и требуется восстановление за счёт «популяционного резерва», становится необходимой «репарация». Если же воздействие было относительно слабым, и восстановление может происходить за счёт размножения в остаточной популяции, для реабилитации достаточен «контроль».

Таким образом, силы воздействия могут быть строго разделены на: а) пороговое воздействие, при котором восстановление за счёт размножения остаточной популяции невозможно, и б) подпороговое воздействие, при котором размножение остаточной популяции достаточно, чтобы покрыть популяционные потери. Очевидно, что часто повторяющиеся подпороговые воздействия могут так же, как и пороговое воздействие, вызвать необходимость восстановления за счёт популяционного резерва. Однако этот случай, с точки зрения необходимости реализации функции «репарация», не отличается от однократного порогового воздействия.

Среда, к которой особи настолько хорошо адаптированы, что популяция не подвергается пороговым воздействиям, допускает только функцию «контроль». Это среда, в которой преимущество имеют виды группы 3 («хорошие конкуренты»). Напротив, если особи не имеют

специфических адаптаций ни к одному типу местообитаний на своём ареале, их выживание целиком основано на реализации функции «репарация». Эти виды представляют группу 2: они «хорошие колонизаторы», но плохие конкуренты, и получают преимущество только в среде, где не могут удержаться виды группы 3.

Адаптации большинства видов не совершенны, и хотя многие колебания среды для них не являются катастрофичными, всё же вероятность пороговых воздействий сохраняется. С учётом стохастичности большинства природных явлений можно ожидать, что интервалы между пороговыми воздействиями могут иногда быть достаточно велики для того, чтобы группировка достигла перенасыщения. Если в этот период функция «репарация» не заменена функцией «контроль», популяция может потерпеть крах вследствие переэксплуатации ресурса. В то же время, если «контроль» не замещается функцией «репарация», популяция потерпит крах вследствие последовательной элиминации локальных популяций в те периоды, когда пороговые воздействия повторяются часто. Виды группы 1 способны формировать группировки, выполняющие обе эти функции: 1а способны переключать режим функционирования в ответ на воздействие, 1b изменяют режим функционирования независимо, и средовые аномалии могут лишь синхронизировать и/или усилить популяционную циклику. Таблица 3 иллюстрирует возможные комбинации воздействий и допустимые пределы выживания видов с различной функциональной структурой.

4. Эволюция структуры. Гипотетический сценарий.

Повторяющиеся средовые колебания могут действовать так же, как и любой

другой фактор индивидуального отбора. Вследствие селекции отбираются индивидуальные адаптации, выводящие особь из-под действия средового фактора. Так, например, торпор или зимняя спячка позволяют избежать влияния погодных аномалий и сложных сезонных условий; способность к плаванью позволяет избежать последствий наводнения в околоводных местообитаниях, способность устраивать глубокие норы в сочетании с адаптацией к пониженному содержанию кислорода — переживать пожары, и т. п.

В зависимости от адаптированности к конкретным условиям, одни и те же средовые аномалии воспринимаются видом в ряду амплитуд от лёгкого беспокойства до катастрофы. Чем больше приспособлены особи вида к условиям определённого местообитания, тем ближе к порогу насыщения поднимается численность популяции. В результате эволюционное взаимодействие вида со средой характеризуется двумя разнонаправленными процессами. С одной стороны, под действием среды постепенно возрастает адаптированность особей. С другой стороны, возрастание численности хорошо адаптированных особей изменяет местообитание, поскольку обусловливает изменения в сети взаимосвязанных видов (объектов питания, хищников, паразитов, инфекций и т. д.). Таким образом, благодаря собственной эволюции вид изменяет условия среды, к которым он адаптируется. Оба процесса имеют временной лаг. Виду требуется время для адаптации, а последующие изменения в экосистеме, вслед за изменившимся статусом вида (увеличением плотности популяции), требуют времени для изменения связанных с ним видов. В результате в своей эволюционной истории группа периодически может попадать в среду, которая характеризуется (для неё) разной

 Табл. 3. Динамические условия среды, определяющие необходимость и достаточность выживания видов, относящихся к определенной ГФС группе.

 Таble 3. Environmental dynamics specifying necessity and sufficiency for survival of species belonging to certain HFS
 group.

ا بر ن	Воздействия <i>Impacts</i>	Условия восстановления	Фун	Функция <i>Function</i>	ГФС гру HFS gro	ГФС группа (по табл. 2) HFS group (as in table 2)	ra61. 2) table 2)
Максимальные интервалы по отношению к времени насыщения Махіта інтегуаls		Conditions for recovery					
with respect to time of saturation		1	Контроль	Репарация	-	<i>c</i>	, c
			Control	Reparation	4	1	,
^		Иммиграция	Н	Н	Н	0	0
V		Immigration	0	Н	Д	Н	0
۸		Размножение остаточной популяции	Н	0	Д	0	Н
V		Reproduction in residual population	Д	Д	Д	Д	Д

Обозначения / Abbreviations. H – необходима/necessary, A – допустима/sufficient, 0 – недопустима/unacceptable.

динамичностью — разной силой и периодичностью повреждающих воздействий. В зависимости от доли более или менее адаптированных к среде особей популяция может достигать большей или меньшей плотности и, соответственно, испытывает большее давление r- или K-отбора. Поэтому эволюцию функциональной структуры уместно рассматривать в терминах баланса этих типов отбора.

Цикл видов 1а. Как показано в табл. 3, существование видов группы 1 возможно при любой динамике среды. Особенностью видов подгруппы 1а является «неспецифическая популяционная адаптация» — способность полностью сместить функционирование популяции в сторону «контроля» в стабильной среде или в сторону «репарации» в динамичной среде (Щипанов, 2000, 2002б). В результате в благоприятных местообитаниях виды могут оказаться представлены только субъединицами с функцией «контроль», а в пессимальных местообитаниях только с функцией «репарация», как это показано на временном срезе «В» (рис. 1). Популяции, реализующие функцию контроля, подпадают под действие К-отбора, т. е. вынуждены адаптироваться к собственной плотности (MacArthur, Wilson, 1967). Такая адаптация требует не только минимизации размножения (этого виды 1а могут достичь за счёт авторегуляторных механизмов), но и ограничения иммиграции. Неконтролируемая иммиграция может привести к переэксплуатации ресурса так же, как и избыточное размножение. В то же время, популяции с функцией «репарация» подпадают под действие *r*-отбора. Особи имеют большие шансы сохранить свои гены в потоке поколений, если они размножаются с максимальной интенсивностью независимо от локальной плотности, а их потомки

расселяются по возможно большему пространству. В демографических единицах с функцией «контроль» самки имеют больше шансов вырастить потомков, если они постоянно находятся на своём участке, а с функцией «репарация» — если они на время выкармливания попали на участок, обеспеченный ресурсами. В последнем случае отбор не поддерживает постоянной связи самки с территорией: условия, допустимые для выкармливания выводка, ограничены во времени и непредсказуемо (для конкретных особей) распределены в пространстве. Соответственно, в оптимальных местообитаниях отбор препятствует нерезидентности репродуктивноактивных самок, а в пессимальных этому не препятствует, так что паттерн нерезидентного населения остаётся несмещённым. Поскольку популяции с функцией «контроль» вынуждены охранять свою территорию от избыточной иммиграции, приток генов из демографических единиц с функцией «репарация» ограничен. Таким образом, возникают ограничения потока генов между группировками с альтернативными функциями. Это создаёт условия для образования самостоятельных видов групп 2 и 3.

Следует заметить, что демографические единицы с контролирующей функцией разобщены, т. к. эта функция предполагает минимизацию иммиграции. Поэтому можно ожидать образование сразу нескольких видов группы 3, разбросанных на бывшем ареале вида 1а. Демографические единицы с репарационной функцией, напротив, связаны между собой интенсивной миграцией и, скорее всего, останутся одним видом.

У вновь возникших видов группы 3 первоначально сохраняется возможность изменения темпов размножения в зависимости от уровня численности. Это

оставляет потенциальную возможность возвращения в состояние 1а. Примером такого состояния вида может служить уже обсуждаемый выше серый сурок. Его успешное размножение происходит в структурированных группах. После истребительных работ сурки перераспределяются в пространстве, формируют новые колонии из 5-50 особей и лишь затем приступают к размножению. На это уходит около 2 лет. При этом у серого сурка сохраняется способность к авторегуляции: в зависимости от численности колонии изменяется число эмбрионов на самку и количество самок, участвующих в размножении (Поле и др., 1991).

По-видимому, эволюционная судьба вида группы 3 зависит от скорости адаптации к локальным условиям. Если приспособленность особей отстает от изменений среды, вид имеет шанс вернуться в состояние 1а: я буду называть такой вид За. Для этого достаточно увеличения смертности в оптимуме, т. к. уменьшится интенсивность отбора против самок, размножающихся в разреженной неструктурированной группе. Замечу, что успех размножения вида группы 3 связан с формированием жёсткой пространственноэтологической структуры, т. к. действие К-отбора направлено против особей, размножающихся в неструктурированных группировках. Однако поскольку сохраняется способность к авторегуляции, вид За сможет в будущем формировать оба типа функциональных субъединиц. Можно ожидать, что функция «контроль» в группах, обеспечивающих авторегуляцию, будет связана со стабилизацией пространственно-этологической структуры, а функция «репарация» — с отсутствием упорядоченности групп. В результате возникает новый вид 1а, который может значительно расширить свой ареал и возобновить цикл (см. рис 1). Следует заметить, что виды группы 3 ограничены в притоке особей из удалённых популяций и, соответственно, в притоке локально неадаптивных генов. Все это должно способствовать усилению действия отбора особей, адаптированных к локальным условиям. У этих видов можно ожидать появление ряда фенотипически различных, но генетически близких форм.

Если скорость адаптации вида группы 3 была высока и он оказался хорошо приспособленным к локальным местообитаниям, никакие внешние воздействия не будут действовать на него с пороговой силой. Компенсация популяционных потерь за счёт минимальной репродукции позволяет насыщать среду своими потомками и препятствует внедрению чужих генов. В этом случае можно ожидать генетически

Рис. 1. Трансформация вида 1а. Образование видов 2-й и 3-й групп.

Fig. 1. Transformations of 1a species. Emergence species of the 2nd and 3rd groups.

Обозначения. Ст – группировки с функцией контроля, сохраняющие обратную связь размножения и плотност, Cg – группировки с функцией контроля и генетически фиксированным уровнем размножения, Rt – группировки с функцией репарации сохраняющие возможность обратной связи размножения и плотности, Rg – группировки с функцией репарации и генетически фиксированным уровнем размножения плотности.

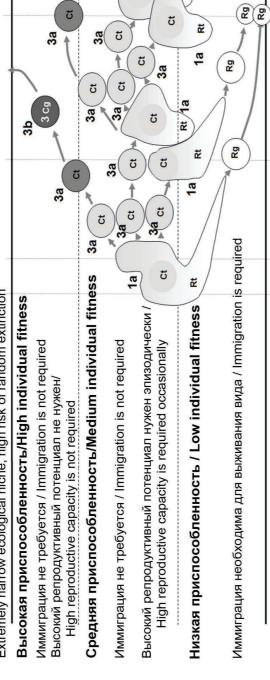
Abbreviations. Ct – demographic units with control function, rate of reproduction is attributed to population density, Cg – demographic units with control function, rate of reproduction is genetically controlled, Rt – demographic units with reparation function, rate of reproduction is attributed to population density, Rg – demographic units with reparation function, rate of reproduction is genetically controlled.

19

ರ

Сверхадаптация/Overadaptation

Сверхузкая экологическая ниша. Высокий риск случайного вымирания Extremely narrow ecological niche, high risk of random extinction



Среда не позволяет поддерживать минимальную плотность популяции / Environment does not permit minimal population density

Heприспособленность / Unfitness

O

m

V

закреплённое снижение плодовитости: нет смысла платить высокую физиологическую цену за лишние репродуктивные усилия. Поскольку риск перенаселения уже предотвращён генетическим контролем воспроизводства, нет необходимости и в оценке своей численности, а, соответственно, и в формировании устойчивых социальных связей. Связь с территорией важна больше, чем знание соседей. Такой вид в период процветания становится доминантом в местообитаниях, к которым он адаптирован. Скорее всего, такие виды (назову их виды 3b) представляют тупиковые ветви. Их адаптацию можно назвать «сверхадаптацией». Значимое изменение среды катастрофично для вида 3b. Однако у вида 3b возможно и другое развитие событий, если он обитает на пространстве, общем с близкородственным видом группы 2. Этот вариант характерен для циклической динамики видов 1b.

Такой сценарий позволяет ожидать одновременное существование родственных видов, относящихся к разным функциональным группам (временной срез D на рис 1).

Цикл видов 1b. Как показано на рис. 1, виды группы 1а могут разделиться на виды групп 2 и 3, которые подпадают под действие разнонаправленного (*r*- или *K*-) отбора. Виды группы 2 находятся под действием *r*-отбора. Вероятность гибели потомков высока и непредсказуемо распределена в пространстве, поэтому

чем больше потомков и чем больше пространство, на котором они распределятся, тем больше шансов, что гены родителей сохранятся в популяции. Таким образом, можно представить себе селекцию генотипов, адаптированных к низкой плотности. Селекция генотипов, адаптированных к высокой плотности, обсуждалась выше у видов группы 3b.

Виды группы 2 характеризуются высоким уровнем и дальними дистанциями расселения. Они попадают в различные местообитания, и могут оказаться на участках территории, заселённых видами группы 3b. Если разделение видов произошло недавно, или если по каким-то иным причинами у родственных видов групп 2 и 3 не возникло надёжных репродуктивных барьеров, возможно возникновение гибридных популяций. Такая популяция несёт аллели, адаптированные к низкой плотности (высокий потенциал размножения, мотивация и дистанции дисперсии), и аллели, адаптированные к высокой плотности (потенциал размножения и уровень дисперсии снижены). За счёт баланса генотипов такая популяция может быть довольно устойчивой и в динамичной, и в статичной среде. Поскольку в популяции присутствуют генотипы, адаптированные к низкой плотности, она имеет тенденцию к широкому распространению. Поскольку популяция гетерозиготна (образовалась как гибридная), происходит распространение аллелей, адаптированных и к низкой, и

Рис 2. Трансформация вида 1b. Амплификация родственных парапатричных форм.

Fig. 2. Transformations of 1b species. Amplification of allied parapatric forms.

Обозначения. Сд – группировки с функцией контроля и генетически фиксированным уровнем размножения, Rg – группировки с функцией рекуперации и генетически фиксированным уровнем размножения, H – гибридная популяция.

Abbreviations. Cg – demographic units with control function, rate of reproduction is genetically controlled, Rg – demographic units with reparation function, rate of reproduction is genetically controlled, H – hybrid population.

Ç

3b cg

Сверхадаптация/Overadaptation

Сверхузкая экологическая ниша. Высокий риск случайного вымирания Extremely narrow ecological niche, high risk of random extinction

Высокая приспособленность/High individual fitness

Иммиграция не требуется / Immigration is not required Высокий репродуктивный потенциал не нужен/ High reproductive capacity is not required

Средняя приспособленность/Medium individual fitness

Иммиграция не требуется / Immigration is not required

Высокий репродуктивный потенциал нужен эпизодически / High reproductive capacity is required occasionally

Низкая приспособленность / Low individual fitness

I

Rg

Rg

Rg

Иммиграция необходима для выживания вида / Immigration is required

Henpиспособленность / Unfitness

Среда не позволяет поддерживать минимальную плотность популяции / Environment does not permit minimal population density

к высокой плотности. Это позволяет ожидать заселения обширных территорий с разнообразными условиями обитания. Так может появиться новый вид группы 1b.

Если на ареале вида оказываются благоприятные местообитания, в которых динамичность среды относительно низкая, возможна пространственная сегрегация населения внутри вида. Различная толерантность к разным уровням популяционной плотности может способствовать образованию локальных группировок, состоящих из особей, адаптированных к высокой плотности, и окружённых «аурой» особей, адаптированных к низкой плотности. Такая сегрегация может либо привести к образованию новых видов 3b, либо к созданию хорошо различимых внутривидовых форм, представленных гибридными популяциями. В итоге у видов с наследуемой толерантностью к разной популяционной плотности образуется самостоятельный цикл (рис. 2).

Генетические процессы и дивергенция в связи с различной функциональной структурой. Скорость дивергенции определяется соотношением скорости мутирования, генетического дрейфа, селекции и миграции (Wright, 1931). Первые три процесса способствуют усилению межпопуляционных различий, а миграция препятствует дивергенции. Поскольку именно различия в миграционных процессах определяют принадлежность вида к определённой функциональной группе, можно ожидать связь протекания основных генетических процессов с функциональной структурой вида.

Специфика основных генетических процессов наиболее ожидаема у видов группы 2 миграция генов преобладает над дрейфом и селекцией: идёт постоянный приток иммигрантов из местообитаний различного типа.

В результате у видов группы 2 пул генов представлен аллелями, притекающими из тех местообитаний, в которых отбор действовал в разном направлении. Вероятность взаимопроникновения аллелей уменьшается с расстоянием между популяциями и можно наблюдать постепенное изменение их частот. Эта ситуация соответствует модели изоляции расстоянием (Wright, 1943). Можно ожидать, что удалённые выборки из популяций вида группы 2 будут значимо отличаться, в то время как любая пара соседних выборок не будет иметь значимых различий. Поток генов у видов 2 группы обеспечивается за счёт миграции как самцов, так и самок, поэтому разнообразие ядерных и митохондриальных маркеров будет сходным. По-видимому, отбор изменяет виды группы 2 очень медленно, и они могут дольше, чем виды из других групп, сохранять архаичные признаки. Вместе с тем, несмотря на пониженную приспособленность отдельных особей, вид в целом может существовать длительное время благодаря способности к перманентной репарации, которая, несмотря на постоянные катастрофы, позволяет поддерживать заселённость обширного разнородного пространства.

Основой благополучия видов группы 3 является минимизация миграции. У этих видов можно представить образование относительно независимых локальных популяций. Межпопуляционный поток генов обеспечивается миграцией самцов: можно ожидать выделение материнских линий и меньшую структурированность населения по ядерным маркерам. Благодаря ослабленной миграции различия между локальными популяциями вследствие дрейфа могут возникать относительно быстро. Селекция генотипов, приспособленных к локальным условиям, у видов из

группы 3 ожидается быстрее, чем у видов групп 1 и 2. В этой группе видов наиболее вероятно появление узкоареальных форм, адаптированных к локальным условиям.

Соотношения генетического дрейфа, миграции и селекции у видов группы 1а во многом схоже с процессами в группе 2, однако на обширном ареале вида 1а, скорее всего, найдутся местообитания с мало динамичной для него средой. В таких местообитаниях население реализует функцию «контроль». Соответственно, приток генов извне ослаблен и популяция постепенно накапливает аллели, адаптивные в локальных условиях. Однако периодическое (после пертурбаций) вселение из группировок с функцией «репарация» препятствует окончательному отделению этих популяций. В этом случае можно ожидать возникновения хорошо отличаемых локальных форм, которые выглядят как виды, если не принимать во внимание изменчивость на всём ареале. Однако представить себе окончательное оформление таких популяций в самостоятельный вид, минуя стадию вида 3а, всё же довольно сложно.

У видов группы 1b ситуация может выглядеть сложнее. Наличие особей, адаптированных к разной популяционной плотности, может привести к созданию локальных группировок с преобладанием генотипов, толерантных к высокой плотности и окружённых «аурой» особей, адаптированных к низкой плотности. Такие группировки относительно малы, разобщены и могут накапливать различающие их признаки в результате генетического дрейфа, т. е. относительно быстро. В результате вид 1b может демонстрировать популяционную структурированность в однородном пространстве. Вместе с тем, поддержание жизнестойкости вида 1b осуществляется за счёт

широко перемещающихся нерезидентных самок, поэтому митохондриальные маркеры могут быть непредсказуемо рассеяны по всему ареалу. Поскольку различия между внутривидовыми формами у вида 1ь определяются в основном случайными процессами (дрейфом в полуизолированных ядрах локальных популяций), внутривидовые различия между отдельными группировками и формами (как по митохондриальным, так и по ядерным маркерам) не обязательно связаны с дистанцией. Если же внутривидовые формы приобрели признаки, препятствующие гибридизации с другими формами вида, мы, возможно, наблюдаем начальный этап дивергенции. Предположительно такие процессы происходят в настоящее время у обыкновенной бурозубки (Щипанов, Павлова, 2016а, б); этот вид отнесён нами к группе 1b на основании демографических индикаторов (Shchpanov et al., 2005).

5. Обсуждение

Гипотеза функционального структурирования (ГФС) популяции обобщает возможные типы популяционного ответа на возмущения среды и может оказаться полезной при обсуждении некоторых проблем биологического разнообразия. Я вижу по крайне мере две точки соприкосновения. Во-первых, ГФС позволяет объяснить некоторые случаи отклонения зависимости разнообразие/возмущённость от унимодальной формы. Во-вторых, она позволяет ожидать у видов, относящихся к определённой функциональной группы некоторой типичной для данной группы внутривидовой подразделённости.

ГФС не рассматривает взаимодействие видов в сообществе или выбор местообитаний в зависимости от популяционной плотности и гетерогенности среды. В этом отношении она не связана

с теорией плотностно-зависимого выбора местообитаний (Rosenzweig, 1981). C точки зрения ГФС более интересно обсудить зависимость уровня разнообразия от динамичности (нарушенности) среды с использованием стохастических моделей, включающих в условие разное соотношение сил *r*- и *K*-селекции (Bohn et al., 2014). Давление r-отбора, в понимании Бон и др., всегда повышает склонность к колонизации, в то время как K-отбор всегда способствует повышению конкурентоспособности. На самом деле эти допущения прямо не следуют из теории и появляются в литературе как признаки, сопутствующие одной из стратегий (Flemming, 1979).

ГФС близка, но не идентична теории r-K-отбора. В отличие r-K-теории, ГФС допускает существование видов, которые могут обладать субъединицами, продуцирующими — периодически или в зависимости от динамичности среды — и хороших «колонизаторов», и хороших «конкурентов» (в терминах Bohn et al., 2014). Более того, само возникновение разнообразия видов в ГФС является результатом конфликта *r*- и *K*-отбора. В этой модели задаётся соотношение силы r- и K-отбора как фактор смещения компромисса (trade-off) в пользу либо хороших конкурентов, либо успешных колонизаторов (Bohn et al., 2014). Но если в модели можно менять силу отбора, то в реальности трудно представить себе действие отбора, независимое от характеристик среды. ГФС позволяет представить себе сообщества, в которых, в зависимости от функциональной структуры популяций входящих в него видов, эффект действия обора будет сказываться в разной степени.

Так, в модели Бон и др. (Bohn et al., 2014), при отсутствии r- и K-отбора, зависимость разнообразия от нарушенно-

сти становится плоской. По-видимому, в реальности это может наблюдаться в сообществе, образованном видами группы 1b. У этих видов толерантность к действию *r*- или *K*-селекции связана с периодическим изменением баланса генотипов, адаптированных к разной плотности, и не зависит непосредственно от внешних воздействий. Если сообщество представлено видами группы 3, уменьшается эффект действия K-, а если видами группы 2, то *r*-отбора. В результате, в зависимости от присутствия в сообществе видов из разных функциональных групп, могут быть получены разные формы зависимости разнообразия от уровня возмущённости

ГФС хорошо согласуется с выводами (Johst, Huth, 2005) о связи динамики видов с характером и мозаичностью сукцессионных изменений. Действительно, мелкие млекопитающие с разными типами функциональной структуры популяций будут получать предпочтение на разных сукцессионных стадиях. Так, виды группы 2, скорее всего, получат преимущество на ранних динамичных стадиях сукцессии. Здесь не могут выживать сильные конкуренты из группы 3, а виды группы 1а представлены субъединицами с репарационной функцией, состоящими из особей, не защищающих территорию, и поэтому более слабыми конкурентами, но «хорошими колонизаторами». Длительные зрелые сукцессионные стадии, напротив, благоприятны для существования видов группы 3 и демографических единиц видов 1а с функцией «контроль», т. е. «хороших конкурентов». Таким образом, если установлена принадлежность видов к соответствующим функциональным группам, можно, с одной стороны, прогнозировать изменение разнообразия при изменении/ нарушении среды, с другой, — на основании присутствия в сообществе видов из разных групп можно оценивать уровень дестабилизации среды.

Другая точка соприкосновения ГФС и анализа видового разнообразия связана с внутривидовым структурированием. Так, виды группы 1 с большей вероятностью будут образовывать «популяционные системы» в понимании Алтухова (2003). Особенностью популяционной системы, в частности, является то, что различия между географически разобщёнными выборками могут быть велики и значимы, но сами по себе такие различия не свидетельствуют о прерывании потока генов. Напомню, что «популяционные системы» могут формироваться при довольно высоком уровне межпопуляционной миграции (Алтухов, 2003). Аллель, которая должна была бы исчезнуть в популяции в результате дрейфа, попадает в неё снова из другой локальной популяции, где её частота в результате дрейфа могла увеличиться. Таким образом, в популяционной системе можно ожидать избыток редких аллелей. Формирование популяционных систем у видов 1а может определяться мозаичностью среды, тогда как у видов 1b популяционные системы могут возникать в однородной среде. Кроме того, амплификация форм в цикле видов 1b, как это показано на рис. 2, может приводить к образованию парапатричных внутривидовых группировок, статус которых установить довольно сложно.

По-видимому, такая ситуация наблюдается у Sorex araneus. Вид разделяется не менее чем на 74 парапатрично распределённые расы с разной степенью несовместимости кариотипа и уровнями межрасовой гибридизации (Щипанов, Павлова, 2016б). Ширина гибридных зон, как показатель уровня ограничений генного потока, соответствует уровню

различий кариотипов и позволяет предполагать, что наблюдаемые расы «встали на путь видообразования» (Bulatova et al., 2011). Между тем, разделение на расы не прослеживается по молекулярным маркерам и не сопровождается морфологической дифференциацией: генетические и морфометрические дистанции внутри рас равны дистанциям между расами (Horn et al., 2012; Polly, 2007; Shchipanov et al., 2014). На мой взгляд, противоречивость этих оценок во многом объясняется формированием «популяционной системы» у вида, недавно образовавшего хромосомные расы на общей генетической основе. В этом случае различия между частотами аллелей в локальных выборках, независимо от признака «раса», определяются процессами дрейфа. Это значит, что генетическая дистанция между выборками, определяемая по частотам аллелей, возникает «случайно» и не зависит от принадлежности к определённой расе.

Хотелось бы заметить, что далеко не все виды имеют такие же надёжные маркеры рас и так же хорошо изучены, как обыкновенная бурозубка. Приведённый пример показывает, что к присвоению видового статуса на основе только молекулярной, или даже только хромосомной изменчивости, у видов 1b следует относиться с осторожностью. ГФС позволяет ожидать значимые различия также и между выборками внутри видов групп 1а и 2, но, в отличие от видов групп 1b, уровень их различий должен быть связан с географической дистанцией.

Таким образом, систематизация видов, основанная на способности популяционных субъединиц обеспечить скорость реколонизации, соответствующую динамичности системы, может внести свой вклад в изучение закономерностей форми-

рования и поддержания биологического разнообразия.

Благодарности

Работа поддержана грантами РФФИ (12-04-00937 и 15-04-04759) и Программой фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

Литература

- Алтухов Ю.П. 2003. Генетические процессы в популяциях (3-е изд.). Москва: Академкнига. 431с.
- Беклемишев В.Н. 1960. Пространственная и функциональная структура популяций. Бюллетень Московского общества испытателей природы, Отд. биологический. 65 (2): 41–50.
- Евсиков В.И., Мошкин М.П., Потапов М.А., и др. 1995. Генетико-эволюционные и экологические аспекты проблемы популяционного гомеостаза млекопитающих. Экология популяций: Структура и динамика. (1). Москва: Россельхозакад. С. 63–96.
- Калинин А.А., Щипанов Н.А. 2003. Плотностно-зависимое поведение землероекбурозубок (Sorex araneus, S. caecutiens и S. minutus) в естественных и экспериментальных условиях Известия Российской академии наук, серия биологическая, 6: 689–697.
- Краснов Б.Р., Хохлова И.С. 1994. Пространственно-этологическая структура группировок. Соколов В.Е., Карасева Е.В. (ред.). Домовая мышь: Происхождение. Распространение. Систематика. Поведение. Москва: Наука. С. 188–214.
- Кроукрофт П. 1970. Артур, Билл и другие (все о мышах). Москва: Мир. 158 с.
- Олейниченко В.Ю. 2007. Поведение сеголеток обыкновенной (*Sorex araneus*), средней (*Sorex caecutiens*) и малой (*Sorex minutus*) бурозубок на освоенной и чужой территориях. Зоологический журнал, 86 (10): 1259–1271.
- Орленев Д.П., Переладов С.В. 1981. Восстановление структуры популяций монго-

- льской песчанки после искусственнй депрессии численности. Экология, 2: 58–66.
- Поле С.Б., Бибиков Д.И., Кузин И.П. 1971. Территориальное размещение и подвижность сурков при нарастании их численности. Материалы VII научной конференции противочумных учреждений Средней Азии и Казахстана, Алма-Ата: Министерство Здравоохранения СССР. С. 329–332.
- Попов С.В., Чабовский А.В., Шилова С.А., Щипанов Н.А. 1989. Механизмы формирования пространственно-этологической структуры поселений полуденной песчанки в норме и при искусственном понижении численности. Фауна и экология грызунов. Москва: Изд-во Московского госуд. универ. С. 5–58.
- Попов С.В., Чабовский А.В. 1995. Плотность популяции, социальная среда и поведение: возможные взаимосвязи. Экология популяций: структура и динамика. Материалы совещания. (1). Москва: Россельхозакад. С. 183–202.
- Смирин Ю.М. 1977. Об устойчивости внутрипопуляционных группировок лесных мышей. Бюллетень Московского общества испытателей природы, Отд. биологический, 82 (3): 5–11.
- Хохлова И.С., Князева Т.В. 1983. Влияние структуры группировок домовых мышей на особенности паразитирования на них блох. Профилактика природноочаговых инфекций. Тезисы докладов Всесоюзной научно-практической конференции, Ставрополь. С. 165–167.
- Шилов И.А. 1967. О механизмах популяционного гомеостаза у животных. — Успехи современной биологии, 64 (2): 333— 351.
- Шилов И.А. 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. Москва: изд-во Московского госуд. универ. 261 с.
- Шилов И.А. 1984. Стресс как экологическое явление. Зоологический журнал, 63 (6): 805–812.

- Шилова С.А. 1993. Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих. Москва: Наука. 201 с.
- Шилова С.А., Дервиз Н.В., Шилов А.И., и др. 1983. Некоторые черты территориального распределения и поведения полуденных песчанок *Meriones meridianus* (Rodentia, Cricetidae) в условиях измененных антропогенным воздействием. Зоологический журнал, 62 (6): 916–921.
- Щипанов Н.А. 1985. Комплексы мелких млекопитающих в сельскохозяйственном ландшафте (на примере сенобаз Калмыцкой АССР). Автореф. ... дисс. канд. биол. наук. Москва: Московский госуд. универ. 25 с.
- Щипанов Н.А. 1986. К экологии малой белозубки (*Crocidura suaveolens*). — Зоологический журнал, 66 (7): 1051–1060.
- Щипанов Н.А. 1995. Функциональная организация: гипотеза неспецифической адаптации. Экология популяций: структура и динамика. Материалы совещания. Ч. 1. Москва: Россельхозакад. С. 160–182.
- Щипанов Н.А. 2000. Некоторые аспекты устойчивости мелких млекопитающих. Успехи современной биологии, 120 (1): 73–87.
- Щипанов Н.А. 2001. Экологические основы управления численностью мелких млекопитающих. Избранные лекции. Москва: Гриф и К. 182 с.
- Щипанов Н.А. 2002а. Экологические основы управления популяциями мелких млекопитающих, связанных с распространением природноочаговых инфекций. Дезинфекционное дело, 3: С. 37–49.
- Щипанов Н.А. 2002б. Функциональная организация популяций: возможный подход к изучению популяционной устойчивости. Прикладные аспекты (на примере мелких млекопитающих). Зоологический журнал, 81 (9): 1048–1077.
- Щипанов Н.А., Касаткин М.В, Олейниченко В.Ю. 1990. Пространственное распределение сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus*) на участке Чаунской тундры при низкой численности. Зоологический журнал, 69 (3): 156–159.

- Щипанов Н.А., Касаткин М.В. 1992. Разногодичные изменения пространственной структуры популяции полевки-экономки в зоне тундры. Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биологический, 97 (4): 14–27.
- Щипанов Н.А., Касаткин М.В. Общественная полевка (*Microtus socialis*) в измененном ландшафте Южного Дагестана: популяционный аспект выживания. Зоологический журнал, 75 (9): 1412–1425.
- Щипанов Н.А., Орленев Д.П., Касаткин М.В. и др. 1989. Мелкие млекопитающие в сельскохозяйственном ландшафте предгорий Дагестана. Экологические проблемы Ставропольского края и сопредельных территорий: доклады научно-практической конференции, Ставрополь. Ставрополь. С. 335–357.
- Щипанов Н.А., Шилов А.И., Бодяк Н.Д. 1987. Наблюдения за поведением малых белозубок (*Crocidura suaveolens*) в условиях неволи. Зоологический журнал, 66 (10): 1540-1551.
- Щипанов Н.А., Шилова С.А., Смирин Ю.М. 1997. Структура и функции различных поселений лесной мыши (*Apodemus uralensis*). Успехи современной биологии, 117 (5): 624–639.
- Anderson P.K. 1989. Disprsal in rodents: A resident fitness hypothesis. Special publication No. 9, American Society of Mammologist. 141 p.
- Bohn R, Pavlick R, Reu B., Kleidon A. 2014. The strengths of *r* and K-selection shape diversity-disturbance relationships. PLoS ONE, 9, e95659.
- Boyce M.S. 1984. Restitution of *r* and *K*-selection as a model of density-dependent natural selection. Annual Review of Ecology and Systematics, 15: 427–447.
- Bulatova N., Jones R.M., White T.A. et al. 2011. Natural hybridization between extremely divergent chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus*, Soricidae, Soricomorpha): hybrid zone in European Russia. Journal of Evolutionary Biology, 24 (7): 573–586.
- Cadotte M.W. 2007. Competition-colonization trade-offs and disturbance effects at multiple scales. — Ecology, 88 (4): 823–829.

Chesson P. 2000. Mechanism of maintenance of species diversity. — Annual Review of Ecology and Systematics, 31: 343–366.

- Chitty D. 1958. Self-regulation of numbers through changes in viability. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22: 227–280.
- Chitty D. 1960. Population processes in the voles and their relevance to general theory. Canadian Journal of Zoology, 38 (1): 99–113.
- Chitty D. 1967. The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations.
 Proceedings of the Ecological Society of Australia, 2: 51–78.
- Christian J.J. 1950. The adrenal-pituitary system population cycles in mammals. Journal of Mammalogy, 31 (3): 241–259.
- Christian J.J. 1955. Effect on population size and reproductive organs of male mice in population of fixed size. American Journal of Physiology, 182 (2): 292–300.
- Christian J.J. 1970. Social subordination, population density and mammalian evolution. Science, 168: 84–90
- Christian J.J., Davis D.E. 1964. Endocrines, behavior and population. Science, 146: 1550–1560.
- Churchfield S. 1990. The natural history of shrews. London: Christopher Helm. 178 p.
- Connell J. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. High diversity of trees and corals is maintained only in a non-equilibrium state. Science, 199: 1302–1310.
- Crowcroft P. 1953. Territoriality in wild house mice *Mus musculus* L. — Journal of Mammalogy, 36 (3): 299–301.
- Crowcroft P., Rowe F.P. 1957. The growth of confined colonies of the wild house mouse (*Mus musculus* L.): The effect of dispersal on female fecundity. Proceedings of the Zoological Society of London, 131: 359–370.
- Dobson F.S, Jones W.T. 1985. Multiple causes of dispersal. The American Naturalist, 126 (7): 855–858.
- Dobson F.S., Murie J.O. 1987. Interpretation of intraspecific life history patterns: Evidence from Colambian ground squirrels. — American Naturalist, 129 (2): 382–397.

- Fitzgerald B.M., Karl B.J., Moller H. 1981. Spatial organization and ecology of a sparce population of house mice (*Mus musculus*) in New Zealand forest. Journal of Animal Ecology, 50 (2): 489–518.
- Fivaz F., Balloux F., Lugon-Moulin N., Hausser J. 2003. Postglacial recolonization of the Valais (Switzerland) by the shrew *Sorex antinorii*: is dispersal sex-biased? A preliminary study. Mammalia, 67 (2): 253–262.
- Flemming T.H. 1979. Life-history strategies. Ecology of small mammals. Stoddart D.M. (ed). Chapmen & Hall, London. P. 1–62.
- Fox J.W. 2012. The intermediate disturbance hypothesis should be abandoned. Trends in Ecology and Evolution, 28 (2): 86–92.
- Gaines M.S., Schaffer W.M., Rose R.K. 1979. Additional comments to reproduction strategies and population fluctuations in Microtine rodents. Ecology, 60 (6): 1284–1284.
- Geert A., van Oortmerssen G.A., Sluyter F. 1994. Studies on wild house mice. v. aggression in lines selected for attack latency and their y-chromosomal congenics. Behavior Genetics, 24 (1): 73–78.
- Getz L.L., McGuire B., Pizzuto T., et al. 1993. Social organization of the prairie vole *Microtus ochrogaster*. Journal of Mammalogy, 74 (1): 44–58.
- Getz L.L., McGuire B., Hofmann J.E. et al. 1994. Natal dispersal and philopatry in prairie voles *Microtus ochrogaster*: settlement, survival, and potential reproductive success. — Ethology, Ecology and Evolution, 6: 267–284.
- Getz L.L., McGuire B., Carter C.S. 2005. Social organization and mating system of free-living prairie voles, *Microtus ochrogaster*: a review. Acta Zoologica Sinica, 51 (2): 178–186.
- Gilpin M.E., Soule M.E. 1986. Minimal viable populations: process of species extinction.
 Soulé M. (ed.). Conservation biology: the science of scarcity and diversity. Sunderland (MA): Sinauer Associates. P. 13–34.
- Goldsmith H.H. 1983. Genetic influences on personality from infancy to adulthood. Child Development, 54 (2): 331–355.

- Goudet J., Perrin N., Wasser P. 2002. Tests for sex-biased dispersal using bi-parentally inherited genetic markers. Molecular Ecology, 11 (6): 1103–1114.
- Gray S., Jensen S.P., Hurst J.L. 2000. Structural complexity of territories: preference, use of space and defence in commensal house mice, *Mus domesticus*. Animal Behaviour, 60 (6): 756–772.
- Greenwood P.J. 1983. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals.

 Animal Behaviour, 28 (4): 1140–1162.
- Grime J.P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. — Nature, 242: 344– 347.
- Hamar M., Tuta A. 1971. Rhythm of recovery of Microtus arvalis populations and effectiveness of some insecticide treatments. Organisation Européenne et Méditerranéenne pour la Protection des Plantes Publications, Serie A, 58: 65–72.
- Hein S., Jacob J. 2014. Recovery of small rodent populations after population collapse.
 Wildlife Research. http://dx.doi.org/10.1071/WR14165.
- Hogg S., Hof M., Wurbel H. et al. 2000. Behavioral profiles of genetically selected aggressive and nonaggressive male wild house mice in two anxiety tests. Behavior Genetics, 30 (6): 439–446.
- Horn A., Basset P., Yannic G. et al. 2012. Chromosomal rearrangements do not seem to affect the gene flow in hybrid zones between karyotypic races of the common shrew (*Sorex araneus*). Evolution, 66 (3): 882–889.
- Jacob J. 2003. The response of small mammal populations to flooding. Mammalian Biology, 68 (2): 102–111.
- Johst K, Huth A. 2005. Testing the intermediate disturbance hypothesis: when will there be two peaks of diversity? Diversity and Distributions, 11 (1): 111–120.
- Kadmon R., Benjamini Y. 2006. Effects of productivity and disturbance on species richness: A neutral model. The American Naturalist, 167 (6): 939–946.
- Knowles C.J. 1986. Population recovery of black-tailed prairie dogs following control with zinc phosphide. — Journal of Range Management, 39 (3): 249–251.

- Krebs C.J., Myers J.H. 1974. Population cycles in small mammals. Advances in Ecological Research, 8 (5): 276–399.
- Krebs C.J. 1978. A review of the Chitty Hypothesis of population regulation. Canadian Journal of Zoology, 56 (12): 2463–2480.
- Lidicker W.Z. Jr. 1975. The role of dispersal in the demography of small mammals. — Golley F.B., Petrusewicz K., Ryszkowski L. (eds). Small mammals their production and population dynamics. London: Cambridge University Press. P. 103–128.
- Lidicker W.Z. Jr. 1985. Dispersal. Tamarin R.H. (ed.). Biology of New World *Micro-tus*. Special publication No. 8. Provo (UT): The American Society of Mammologists. P. 420–454.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton University Press. 203 p.
- Mackey R., Currie D. 2001. The diversity-disturbance relationship: Is it generally strong and peaked? Ecology, 82 (12): 3479–3492.
- Morris D.W. 1984. Rodent population cycles: life history adjustments to age-specific dispersal strategies and intrinsic time lags. Oecologia, 64 (1): 8–13.
- Morris D.W. 1988. Habitat-dependent population regulation and community structure.

 Evolutionary Ecology, 2 (2): 253–269.
- Mueller L.D. 1997. Theoretical and empirical examination of density-dependent selection. Annual Review of Ecology and Systematics, 28: 269–288.
- Petrusewicz K. 1960. Some regularities in male and female numerical dynamics in mice population. Acta Theriologica, 4 (8): 103–137.
- Petrusewicz K. 1960. An increase in mice population inducted by disturbance of the population. Bulletin de l'Academie Polonaise des Sciences. Serie des Sciences, 8 (5): 301–304
- Petrusewicz K. 1963. Population growth induced by disturbance in the ecological structure of the poulation. Ekologia Polska, 11 (3): 87–125.
- Pianka E.R. 1970. On *r* and *K*-selection. The American Naturalist, 104 (3): 592–597.

Pianka E.R., 1978. Evolutionary ecology. 3d ed. New York: Harper and Row. 416 p.

- Pocock M.J.O, Hauffe H.C., Searle J.B. 2005. Dispersal in house mice. — Biological Journal of the Linnean Society. 84: 565–583.
- Polly P.D. 2007. Phylogeographic differentiation in *Sorex araneus*: morphology in relation to geography and karyotype. Russian Journal of Theriology, 6 (1): 73–84.
- Reznick D., Bryant M.J., Bashey F. 2002. *r* and *K*-selection revisited: the role of population regulation in life-history evolution. Ecology, 83 (6): 1509–1520.
- Rosenzweig M.L., 1981. A theory of habitat selection. Ecology, 62 (2): 327–335.
- Rosenzweig M.L. 1991. Habitat selection and population interactions: the search of mechanism. The American Naturalist, 137 (1): 5–28.
- Rosenzweig M.L., Abramsky Z. 1993. How are diversity and productivity related? Ricklefs R.E., Schluter D. (eds). Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives. Chicago: University of Chicago Press. P. 52–65.
- Roxburgh S., Shea K., Wilson J. 2004. The intermediate disturbance hypothesis: Patch dynamics and mechanisms of coexistence.
 Ecology, 85 (2): 359–371.
- Rushton J.P. 1985. Differential K theory: the sociobiology of individual and group differences. Personality and Individual Differences, 6 (4): 441-452
- Rushton J. P., Fulker D.W., Neale M.C., et al. 1985. Altruism and aggression: individual differences are substantially heritable. Journal of personality and social psychology, 50 (6): 1192
- Schaffer W.M., Tamarin R.H. 1973. Changing reproductive rates and population cycles in lemmings and voles. Evolution, 27 (1): 111–124.
- Shchipanov N.A., Kalinin A.A., Demidova T.B. et al. 2005. Population ecology of redtoothed shrews, *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*, and *S. isodon*, in Central Russia. Merrit J., Curchfield S., Hutterer R., Sheftel B. (eds). Advances in the biology of shrews, II. New York: International Society of Shrew Biologists. P. 201–216.

- Shchipanov N.A., Voyta L.L., Bobretsov A.V., Kuprianova I.F. 2014. Intra-species structuring in the common shrew *Sorex araneus* (Lipotyphla: Soricidae) in European Russia: morphometric variability could give evidence of limitation of interpopulation migration. Russian Journal of Theriology, 13 (2): 119–140.
- Shea K., Roxburgh S., Rauschert E. 2004. Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. Ecology Letters, 7 (6): 491–508.
- Shenbrot G. 2014. Population and community dynamics and habitat selection of rodents in complex desert landscapes. Mammalia, 78 (1): 1–10.
- Shilova S.A., Thchabovsky A.V. 2009. Population response of rodents to control with rodenticides. Current Zoology, 55 (2): 81–91.
- Singleton G.R. 1989. Population dynamics of an outbreak of house mice (*Mus domesticus*) in the mallee wheatlands of Australia hypothesis of plague formation. Journal of Zoology, 219 (3): 495–515.
- Sluyter F., van Oortmerssen G.A., de Ruiter A.J., Koolhaas J.M. 1996. Aggression in wild house mice: current state of affairs. Behavior Genetics, 26 (5): 489–496.
- Stearns S.C. 1976. Life-history tactics: A review of ideas. Quarterly Review of Biology, 51 (1): 3–47.
- Stearns S.C. 1977. The evolution of history traits. Annual Review of Ecology and Systematics, 8: 145–171.
- Stearns S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford: Oxford Univ. Press. 262 p.
- Stenseth N.C. 1981. On Chitty's theory for fluctuating populations: the importance of genetic polymorphism in the generation of regular cycles. Journal of Theoretical Biology, 90 (1): 9–36.
- Stenseth N.C., 1978. Demographic strategies in fluctuated populations of small rodents. Oecologia, 33 (2): 149–172.
- Tamarin R.H. 1978. Dispersal, population regulation, and *K*-selection in field mice. The American Naturalist, 112 (4): 545–555.
- Taylor J.R.E. 1998. Evolution of energetic strategies in shrews. Wójcik J.M., Wolsan M.

- (eds). Evolution of shrews. Białowieża: Mammal Reaearch Institute. P. 309–346.
- Triggs G.S. 1991. The population ecology of house mice (*Mus musculus*) on the Isle of May, Scotland. Journal of Zoology, 225 (3): 449–468.
- White P.S., Jentsch A. 2012. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. Progress in Botany, 62: 399–450.
- Wilbur, H.M., Tinkle D.W., Collins J.P. 1974. Environmental certainty, trophic level, and resource availability in life history evolution. The American Naturalist, 108 (6): 805–816.
- Wright S. 1931. Evolution in Mendelian populations. Genetics, 16 (1): 97–159.
- Wright S. 1943. Isolation by distance. Genetics, 28 (2): 114–138.
- Wright S. 1951. The genetic structure of population. Annals of Eugenics, 15 (1): 323–354.